

MEMOIRE DE THÈSE
présenté pour l'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LILLE 1 - SCIENCES ET
TECHNOLOGIES

Discipline : Géosciences, Ecologie, Paléontologie, Océanographie

PAR
Maud MOISON

Approche expérimentale et numérique du comportement
individuel de *Temora longicornis* (Müller, 1792), copépode
calanoïde typique de la Manche orientale : réponses aux forçages
biotiques et abiotiques.

Soutenue à Wimereux, dans le laboratoire d'Océanologie et de Géoscience,

le 15 décembre 2009

MEMBRES DU JURY :

François CARLOTTI	(DR, CNRS)	Rapporteur
Jean-Claude DAUVIN	(PR, Université de Lille 1)	Examineur
Joëlle LERAY-FORGET	(PR, Université du Havre)	Examineur
Koenraad MUYLAERT	(MCF, K.U. Leuven)	Examineur
François G. SCHMITT	(DR, CNRS)	Directeur de thèse
Sami SOUISSI	(PR, Université de Lille 1)	Co-directeur de thèse
Micky TACKX	(PR, Université de Toulouse)	Rapporteur

MEMOIRE DE THÈSE
présenté pour l'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LILLE 1 - SCIENCES ET
TECHNOLOGIES

Discipline : Géosciences, Ecologie, Paléontologie, Océanographie

PAR
Maud MOISON

Approche expérimentale et numérique du comportement
individuel de *Temora longicornis* (Müller, 1792), copépode
calanoïde typique de la Manche orientale : réponses aux forçages
biotiques et abiotiques.

Soutenue à Wimereux, dans le laboratoire d'Océanologie et de Géoscience,

le 15 décembre 2009

MEMBRES DU JURY :

François CARLOTTI	(DR, CNRS)	Rapporteur
Jean-Claude DAUVIN	(PR, Université de Lille 1)	Examineur
Joëlle LERAY-FORGET	(PR, Université du Havre)	Examineur
Koenraad MUYLAERT	(MCF, K.U. Leuven)	Examineur
François G. SCHMITT	(DR, CNRS)	Directeur de thèse
Sami SOUISSI	(PR, Université de Lille 1)	Co-directeur de thèse
Micky TACKX	(PR, Université de Toulouse)	Rapporteur



REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué au sein du Laboratoire de Océanographie et Géoscience (LOG), à la Station Marine de Wimereux de l'USTL.

Je remercie doublement le directeur du laboratoire François G. Schmitt pour m'avoir accueillie au sein de ce laboratoire mais aussi pour avoir endossé le rôle de directeur de thèse. Merci notamment pour son aide précieuse au travers de son regard de numéricien et sa motivation.

Je remercie également le Pr. Sami Souissi, qui a co-dirigé cette thèse, pour ces conseils avisés et pour la liberté et la confiance qu'il a bien voulu m'accorder

Je remercie les rapporteurs de cette thèse : Pr. François Carlotti et Pr. Micky Tackx pour la rapidité avec laquelle ils ont lu mon manuscrit et l'intérêt qu'ils ont porté à mon travail. Merci également aux autres membres du jury, Pr. Jean-Claude Dauvin, Pr. Joëlle Leray-Forget et le Dr. Koenraad Muylaert qui ont accepté de juger ce travail :

La qualité et la continuité des données présentées ici sont le fruit d'un travail d'équipe sur le terrain et au sein de la station, je remercie tous les membres du laboratoire qui ont participé de près ou de loin à la réalisation de ce travail :

Merci à Dominique Menu pour son savoir faire manuel et la qualité du matériel fabriqué

Merci à l'équipage du navire le Sépia : Noël, Charly et Greg, pour leurs précieux coups de main lors des sorties « SOMLIT »

Merci à Elsa Breton pour sa disponibilité et ses commentaires

Un grand merci à Eric Lecuyer pour son inestimable aide et ses conseils lors des prélèvements SOMLIT.

Enfin une pensée à tout le personnel de la station qui ont apporté bonne humeur lors des pauses café.

Merci a mes *collègues*, qui ont fait du bureau un environnement vivant et « multipote » : Sylvie (notre James Blunt gabonaise), Huang (notre cuistot chinois), Benjamin (notre mexicain, mais plus fan de mescal que de fajitas!), et David (mon bras gauche, présent dès l'origine de l'aventure).

Merci aux autres doctorants et alliés lointains (Gaël, Delphine, Sofiane : plus que 2 ou 3 typhons et c'est bon!), et proches : la maison de fous Ouimereusiennes et la colloc Boulonnaise. L'aventure continue...

Merci a mes amis, bien que lointains, présents et d'un soutien sans faille : j'attends avec impatience un canapé rennais...

Je remercie bien sur toute ma famille, mes sœurs et frère, et particulièrement mes parents :

Merci tout d'abord d'avoir appris et retenu le mot « copépode ».

Mais surtout merci de votre patience, de votre soutien et particulièrement de votre compréhension !





TABLE DES MATIERES

Tables des matières	7
Liste des tableaux	11
Liste des figures et photos	15
Liste des encadrés	19
Introduction	21
II. Revue de la littérature et généralités	27
2.1 Le zooplancton	29
2.2 Place et rôle des copépodes dans l'écosystème marin : des espèces clefs	31
2.2.1 Définition d'un copépode (phylogénie, morphologie et cycle de vie).....	31
2.2.2 Distribution et présence des copépodes dans l'écosystème	37
2.2.3 Rôle trophique et importance des copépodes.....	39
2.3 Etude du comportement des copépodes.....	42
2.3.1 Notion du statut « plancton » versus activité de nage.....	42
2.3.2 Les différents types de comportements observés.....	45
2.3.3 Méthodes d'études	49
2.4 Sensibilité des copépodes et adaptations comportementales.....	52
2.4.1 Effet des facteurs abiotiques (température, viscosité, turbulence)	52
2.4.2 Effet des facteurs biotiques (proies, prédateurs).....	57
2.4.3 Mécano et chimio réception : « nanobiosenseurs »	62
Conclusion :.....	65
III. Equipement et méthodes expérimentales	67
3.1 Le site d'étude	69
3.1.1 L'écosystème « Manche orientale »	69
3.1.2 Le point d'échantillonnage « SOMLIT ».....	79
3.2 Le Sujet d'étude :.....	82
3.2.1 Les caractéristiques de <i>Temora longicornis</i> (Müller, 1792).....	82
3.2.2 Intérêts de l'espèce choisie	90
3.3 Méthode d'observation	91
3.3.1 Lieu et méthode d'échantillonnage	91
3.3.2 Acclimatation et sélection des individus.....	93
3.3.3 Acquisition des enregistrements	93
3.3.4 Matériels utilisés et obtention des trajectoires	95

IV. Méthodes d'analyse	97
4.1 Analyse statistique.....	100
4.1.1 Forme des trajectoires et occupation de l'espace.....	100
4.1.2 Analyse des vitesses instantanées.....	104
4.2 Analyse dynamique symbolique.....	111
4.2.1 Principes de l'analyse symbolique.....	111
4.2.2 Définition des états de nages.....	112
4.2.3 Entropies et prédictibilité.....	112
4.2.4 Transition entre les différents états.....	115
4.2.5 Temps d'activité et temps de résidence.....	117
4.3 Comparaison des méthodes d'extraction des trajectoires manuelle et semi-automatique.....	118
V. Effet de différents facteurs environnementaux	123
5.1 Réponse à la variation de salinité.....	125
Introduction.....	125
Matériels et méthodes.....	129
Résultats.....	132
Discussion.....	140
5.2 Réponse à la variation de température.....	143
Introduction.....	143
Matériels et méthodes.....	145
Résultats.....	149
Discussion.....	160
5.3 Effet de la présence de proies.....	165
Introduction.....	165
Matériels et Méthodes.....	167
Résultats.....	169
Discussion et conclusion.....	178
VI. Variabilité temporelle du comportement de <i>Temora longicornis</i>	185
Introduction.....	187
Caractéristique de l'environnement lors du suivi de l'activité de nage de <i>T. longicornis</i> ..	190
Déroulement de l'expérimentation.....	191
Choix des « saisons ».....	193
Structure des trajectoires et des vitesses.....	194
Analyse symbolique.....	201
Discussion.....	206
Conclusion.....	212

VII Discussion générale	213
Analyse de la méthode.....	216
Schéma comportemental de <i>Temora longicornis</i>	221
Vers le comportement <i>in situ</i> et populationnel.....	224
Conclusion et perspectives	227
Références bibliographiques	233
Annexes.....	257



LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Exemple de classification du plancton basée sur la taille présentant les différentes catégories et leurs principaux représentants, d'après Dussart, 1992.

Tableau 2 : Récapitulatif de la taxonomie des copépodes : classification scientifique (a) et principales caractéristiques des différents ordres (b).

Tableau 3 : (a) Résumé des types d'activités observées en général chez les copépodes et leurs caractéristiques principales ; (b) Exemples de vitesses maximales observées chez quelques espèces calanoïdes.

Tableau 4 : Principales espèces méroplanctoniques (a-b) et principales espèces de Mammifères (c) ainsi que les espèces de copépodes majoritaires (d) de la Manche orientale.

Tableau 5 : Classification scientifique de l'espèce étudiée : *Temora longicornis*.

Tableau 6 : Principales espèces de poissons commercialement exploitées, prédatrices de *Temora longicornis*

Tableau 7 : Récapitulatif des caractéristiques de chacun des logiciels d'extraction des trajectoires

Tableau 8 : Valeurs des vitesses instantanée moyennes (Vitesse moy.) et maximales (Vitesse max.) pour les deux méthodes

Tableau 9 : Récapitulatifs des caractéristiques des deux expériences (expérience du 23/01/2007 et expérience du 22/07/2008), pour chaque condition de salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle).

Tableau 10 : Les vitesses instantanées moyennes (V_{moy}) et maximales (V_{max}) ; ainsi que les angles instantanés moyens (Angle) et le ratio NGDR calculés et moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux expériences du 23/01/2007 (a, c) et du 22/07/2008 (b, d).

Tableau 11 : Valeur des exposants b calculées à partir des régressions en loi de puissance de chacun des spectres d'énergie de chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux expériences du 23/01/2007 (a) et du 22/07/2008 (b).

Tableau 12 : Valeurs des temps de résidences moyens (T) et du temps total (P) passé dans chaque état : pause (1), nage lente (2), nage rapide (3) pour chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), lors des deux manips du 23/01/2007 (a) et du 22/07/2008 (b) ; ainsi que les transitions entre chaque état (pause (1), nage lente (2), nage rapide (3)) pour chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), lors des deux manips du 23/01/2007 (c) et du 22/07/2008 (d).

Tableau 13 : Récapitulatifs des caractéristiques des deux expériences [expérience du 31/08/07 (E) et expérience du 26/02/08 (H)] pour chaque condition de température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] chez les femelles (a) et les mâles (b).

Tableau 14 : Les angles instantanés moyens (Angle) et le ratio NGDR calculés et moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] et chaque sexe (femelle et mâle), pour les deux expériences du 31/08/2007 (a) et du 26/02/2008 (b).

Tableau 15 : Valeur des exposants b calculées à partir des régressions en loi de puissance de chacun des spectres d'énergie, , pour chaque expérience de chaque température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] et chaque sexe (femelle et mâle), pour les deux expériences du 31/08/2007 (a) et du 26/02/2008 (b).

Tableau 16 : Valeurs des entropies de Shannon (H) estimée pour chaque expérience de chaque température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] et chaque sexe (femelle et mâle), pour les deux expériences du 31/08/2007 (a) et du 26/02/2008 (b).

Tableau 17 : Valeurs des temps de résidences moyens (T) et du temps total (P) passé dans chaque état : pause (1), nage lente (2), nage rapide (3) pour chaque température [environ 13°C (H_1/E_1), 16°C (H_2/E_2), 20°C (H_3/E_3) et 24°C (H_4/E_4)] et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux expériences 26/02/2008 (a) et du 31/08/2007 (b).

Tableau 18 : Valeurs des transitions entre chaque état (%): pause, nage lente, nage rapide pour chaque température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux expériences 26/02/2008 (a) et du 31/08/2007 (b).

Tableau 19 : Récapitulatifs des caractéristiques des quatre expériences, pour chaque condition de nutrition (témoin et avec proies) et chaque sexe (mâle et femelle).

Tableau 20 : Les vitesses instantanées moyennes (V_{moy}) et maximales (V_{max}) ; ainsi que le ratio NGDR calculés et moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque condition de nutrition (témoin et avec proies) et chaque sexe (mâle et femelle).

Tableau 21 : Valeurs des entropies de Shannon (H) estimée pour chaque condition de nutrition (témoin et avec proies) et chaque sexe (mâle et femelle).

Tableau 22 : Valeurs des temps de résidences moyens (T) et du temps total (P) passé dans chaque état : pause (1), nage lente (2), nage rapide (3) pour chaque condition de nutrition (témoin et avec proies) et chaque sexe (mâle et femelle).

Tableau 23 : Valeurs des moyennes des probabilités de transitions entre les trois états pause (1), nage lente (2), nage rapide (3), en fonction des conditions de nourriture (sans et avec proies) pour chaque sexe (mâle et femelle).

Tableau 24 : Ratio NGDR calculés et moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque sexe, les vingt premières minutes (Début) et les vingt dernières minutes (Fin) de l'expérience avec proies, chez les mâles et chez les femelles, en fonction de la zone de l'aquarium (Haut et Bas).

Tableau 25 : Récapitulatifs des caractéristiques des expériences, pour chaque sexe (mâle et femelle) : la différence entre la température *in situ* et la température de l'expérience (T_{exp}), le nombre de trajectoires extraites (Nbre traj), le nombre de données totales analysées (Nbre pt) et la taille des individus testés (Taille).

Tableau 26 : Délimitation des saisons et regroupement des dates par « saisons ».



LISTE DES FIGURES ET PHOTOS

Figure 1 : Exemple de zooplanctons holoplanctoniques : (a) le copépode *Paraeuchaeta antarctica*, (b) le cténophore *Beroe sp.*, (c) la méduse *Aurelia aurita* ; et méroplanctoniques : (d) une larve de poissons, (e) une larve nectochète d'annelide polychète, (f): une larve pluteus d'Ophiure.

Figure 2 : Schéma de la morphologie générale externe d'un copépode.

Figure 3 : Traits du cycle de vie d'un copépode (modifié par S. Souissi, d'après Katona 1971).

Figure 4 : Schéma fonctionnel du rôle des appendices dans les différentes activités des copépodes.

Figure 5 : Modèles des principaux comportements natatoires des copépodes calanoïdes, d'après Mauchline (1998) et Woodson et al, 2005: (a) modèle « nage lente », (b) modèle «nage lente et coulée », c) modèle « saut et coulée ».

Figure 6 : Principales caractéristiques de le Manche orientale, Situation géographique et zonation (a) ; Bathymétrie (b), Forçages hydrodynamiques (c), Courant côtier (d).

Figure 7 : Illustration du phénomène de « mousse » crée par le bloom *Phaeocystis globosa*.

Figure 8 : Situation du point d'étude: le point côte SOMLIT et caractéristiques principale du site d'échantillonnage.

Figure 9 : Répartition géographique de *Temora longicornis* : Distribution mondiale (a) et ouest européenne (b). Données fournies par: Ocean Biogeographic Information System, Marine Biology Laboratory, Alaska Ocean Observing System, UK National Biodiversity Network, National Museum of Natural History, GBIF-Spain, GEO-Tag der Artenvielfalt (accessible via le GBIF Data Portal, www.gbif.net, 2007-02-22).

Figure 10 : Photo de *Temora longicornis* adulte mâle (a) et femelle (b).

Figure 11 : Matériels utilisés en mer: Le bateau océanographique le Sépia II (a) ; Filet a plancton WP2 (b).

Figure 12 : Schéma du montage et matériels utilisés en laboratoire.

Figure 13 : Interface du Logiciel Adobe® Premiere® Pro et exemple du type d'image obtenue.

Figure 14 : Interface du Logiciel Labtrack présentant quelques trajectoires extraites.

Figure 15 : Trajectoires obtenues par l'utilisation de Track-it (—) et de Labtrack (—)

Figure 16 : Valeurs des vitesses instantanées en fonction du temps, estimée en utilisant les données extraites en utilisant le logiciel Labtrack (LT) et Track-it (TI).

Figure 17 : Evolution de la salinité au niveau du point côte SOMLIT, moyenne (a) et profil le long de la colonne d'eau (b) de la salinité durant la période d'étude, d'après le site SOMLIT (<http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr>).

Figure 18 : Fonctions des densités de probabilités de vitesses instantanées calculées à partir des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux manip du 23/01/2007 (a) et du 22/07/2008 (b).

Figure 19 : Spectres d'énergie des vitesses instantanées calculées à partir des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux expériences du 23/01/2007 (a) et du 22/07/2008 (b), ainsi que leurs régressions en loi de puissance.

Figure 20 : Fonctions des moments $z(q)$ calculées à partir des coordonnées x et y des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux expériences du 23/01/2007 (a) et du 22/07/2008 (b).

Figure 21 : Evolution de la température au niveau du point côte SOMLIT, moyenne (a) et profil le long de la colonne d'eau (b) de la température durant la période d'étude, d'après le site SOMLIT (<http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr>).

Figure 22 : Les vitesses instantanées moyennes (a) et maximales (b), calculées et moyennées sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque température et chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), pour les deux expériences du 31/08/2007 (□--□) et du 26/02/2008 (■—■).

Figure 23 : Fonctions des densités de probabilités des vitesses instantanées calculées à partir des trajectoires extraites pour chaque expérience du 26/02/2008 (H —) et du 31/08/2007 (E ---) de chaque température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] et chaque sexe mâle (a) et femelle (b).

Figure 24 : Spectres d'énergie des vitesses instantanées calculées à partir des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] et chaque sexe (mâle (a-c), femelle (b-d)), pour les deux expériences du 26/02/2008 (a-b) et du 31/08/2007 (c-d), ainsi que leurs régressions en loi de puissance (--).

Figure 25 : Evolution de l'exposant b en fonction de la température pour chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), pour les deux expériences du 31/08/2007 (□--□) et du 26/02/2008 (■—■).

Figure 26 : Temps total de coulée calculé et moyenné sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque température et chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), pour les deux expériences du 31/08/2007 (□--□) et du 26/02/2008 (■—■).

Figure 27 : Fonctions des densités de probabilités de vitesses instantanées calculées à partir des trajectoires extraites pour l'expérience témoin (—) et l'expérience avec proies (—) pour les mâles (—) et les femelles (—).

Figure 28 : Spectres d'énergie des vitesses instantanées calculées à partir des trajectoires extraites pour l'expérience témoin (trait clair) et l'expérience avec proies (trait foncé) et pour les mâles (a) et les femelles (b).

Figure 29 : Fonctions des moments $z(q)$ calculées à partir des coordonnées x et y des trajectoires extraites pour l'expérience témoin (trait clair) et l'expérience avec proies (trait foncé) et pour les mâles (a) et les femelles (b).

Figure 30 : Nombre de données (% Données) et activité totale relative pour chacun des trois états : % pause, % Nage lente, % Nage rapide, durant les vingt premières minutes (1) et les vingt dernières minutes (2) de l'expérience avec proies, chez les mâles (a) et chez les femelles (b), en fonction de la concentration relative en algues (% ϕ Algues).

Figure 31 : Récapitulatif général des caractéristiques (température et biomasse phytoplanktonique) du milieu de prélèvement : le point côte SOMLIT, ainsi que les dates de prélèvements.

Figure 32 : Ratio NGDR calculés et moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience et chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), au cours de 2006, 2007 et 2008.

Figure 33 : Les vitesses instantanées ($\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$) moyennes calculées et moyennées sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience et chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), au cours de 2006, 2007 et 2008.

Figure 34 : Les vitesses instantanées maximales calculées et moyennées sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience et chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), au cours de 2006, 2007 et 2008.

Figure 35 : Fonctions de densité de probabilité calculées sur l'ensemble des vitesses instantanées pour chaque expérience, chez les mâles (c-e) et les femelles (a-b-d), au cours de 2006 (a), 2007 (b-c) et 2008 (d-e).

Figure 36 : Spectres d'énergie calculés sur l'ensemble des vitesses instantanées pour chaque expérience, chez les mâles (c-e) et les femelles (a-b-d), au cours de 2006 (a), 2007 (b-c) et 2008 (d-e).

Figure 37 : Fonctions des moments calculées sur l'ensemble des coordonnées pour chaque expérience, chez les mâles (a) et les femelles (b), au cours de l'année 2007.

Figure 38 : Evolution des temps totaux passés en pause (a), nage lente (b) et nage rapide (c) moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience et chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), au cours de 2006, 2007 et 2008.

Figure 39 : Evolution des temps résidences (s) des pauses (a), de la nage lente (b) et de la nage rapide (c) moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience et chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), au cours de 2006, 2007 et 2008.

LISTE DES ENCADRES

Encadré 1 : Distance instantanée d_i , et Net to Gross Displacement Ratio NGDR.

Encadré 2 : Vitesse instantanée V_i et angle instantané A_i .

Encadré 3 : Densité de probabilité Pdf .

Encadré 4 : Spectre d'énergie $E(f)$.

Encadré 5 : Moment d'ordre q : fonctions de structure.

Encadré 6 : Entropie de Shannon.

Encadré 7 : Analyse symbolique



Introduction



I. INTRODUCTION

Les copépodes et la place qu'ils tiennent au sein du milieu marin sont souvent comparés à ceux des insectes dans l'écosystème terrestre. Autrement dit, ces petits crustacés surclassent tout autre organisme multicellulaire au sein de l'écosystème aquatique tant du point de vue abondance et biodiversité que du point de vue écologique. Ces dernières décennies ont vu s'accroître le nombre d'études mettant en évidence l'importance de la boucle microbienne dans les chaînes alimentaires pélagiques, celle-ci accélérant le flux énergétique entre les producteurs primaires et les niveaux trophiques supérieurs (Azam et al, 1983 ; Cotner et al, 2002 ; Legendre et Rivkin, 2009). Toutefois, la portée du rôle écologique des copépodes ne peut être remise en cause. En effet, nous ne pouvons ignorer le fait que les poissons, et notamment la majorité des poissons d'importance économique, ont un régime alimentaire basé presque exclusivement sur les copépodes à au moins un stade critique de leur cycle de vie : le stade larvaire. De plus, les copépodes sont les brouteurs principaux des microalgues exerçant ainsi un contrôle sur la croissance phytoplanctonique. Ainsi, quel que soit le rôle quantitatif réel des copépodes, ils sont des organismes clés, participant de façon majeure au cycle du carbone.

C'est pourquoi, les recherches impliquant ces animaux ont été et restent abondamment représentées dans la bibliographie. Néanmoins, historiquement, les études et les modèles écologiques concernant ce compartiment planctonique ont été réalisés au niveau de l'écosystème, et donc, ont considéré l'influence de forçages à grande échelle. Ainsi, les processus physiques et biologiques ayant une influence sur la dynamique des communautés planctoniques, et particulièrement celles des copépodes, sont relativement bien connus (par exemple : Alldredge et King, 2009). Inversement, l'impact relatif des facteurs

environnementaux sur le comportement natatoire des copépodes, en particulier au niveau individuel, n'est pas bien compris. Cela est dû notamment au fait que ces petits crustacés ont été longtemps considérés comme des membres passifs du milieu pélagique, ne pouvant lutter activement contre les courants.

Toutefois, au cours des deux dernières décennies, notre compréhension du comportement des copépodes a été révolutionnée par l'application de nouvelles techniques, et plus particulièrement de la vidéo à grande vitesse. Ainsi, ces recherches et observations récentes ont conduit à la prise de conscience de l'importance des interactions comportementales entre les organismes et les caractéristiques physiques, chimiques ou biologiques du milieu à des échelles de temps et d'espace plus fines. Parce qu'elles agissent sur leur capacité à percevoir et à réagir aux informations mécaniques et chimiques dans leur environnement, et donc sur leur capacité à se reproduire, se nourrir ou même à échapper aux prédateurs, les fluctuations des pressions environnementales ont une incidence directe sur la *fitness* de ces animaux. Par conséquent, l'étude des réponses comportementales des organismes à des échelles plus fines est un aspect essentiel pour la compréhension de la dynamique démographique et la structure des communautés planctoniques pélagiques (Hamner, 1988; DeMott et Moxter, 1991; Mackas et al, 1993, Alldredge et al, 2002; Fernandez et Acuna, 2003; Cowles, 2004 ; Genin et al, 2005).

Les études du comportement individuel se sont généralement attachées à décrire l'impact d'un facteur abiotique (température, turbulence, lumière...) ou biotique (proie, prédateur, congénère...) sur celui-ci. Ainsi, la réponse de certaines espèces à la variation d'un facteur contrôlé en laboratoire est assez bien connue. Ces résultats sont transposés dans le milieu naturel comme étant la conséquence d'une variation rapide et parfois extrême d'une contrainte du milieu sur le court terme. Mais, à notre connaissance, aucune étude à ce jour n'a tenté d'effectuer un suivi du comportement natatoire sur le long terme. Il est encore bien

difficile de pouvoir utiliser ces données pour comprendre le fonctionnement du compartiment planctonique et à fortiori celui de l'écosystème. Notamment, des questions primordiales concernant le comportement des copépodes restent sans réponse : quelles sont les conséquences de l'ensemble des pressions du milieu sur l'activité de ces organismes ? Comment, sur le long terme, agissent les facteurs environnementaux ? Les variations saisonnières de ces contraintes se reflètent-elles sur le comportement des copépodes ? Y a-t-il une différence de l'activité natatoire d'une année sur l'autre ou retrouve-t-on un schéma annuel ?

Le but de cette thèse est de présenter de nouvelles méthodes d'études ainsi que la réponse comportementale des copépodes, observée face aux variations du milieu, tout au long de l'année. Cette recherche a été menée sur l'espèce calanoïde adulte : *Temora longicornis* (Müller, 1792), en Manche orientale, d'avril 2006 à août 2008. Lors de ce travail, nous nous sommes attachés à développer et utiliser de nouvelles approches statistiques en utilisant des méthodes provenant des domaines de la théorie de l'information et de la physique statistique. L'analyse symbolique de différents états de nage est aussi utilisée afin d'évaluer les réactions comportementales de façon plus fonctionnelle.

La thèse s'articule en deux volets :

Le premier volet consiste à étudier les répercussions immédiates de certains facteurs environnementaux clefs (température, salinité et présence de proies) sur la modification de l'activité de nage de cette espèce. Ce volet permet d'une part de tester et de valider les différentes méthodes d'analyses utilisées et d'autre part de mieux comprendre l'influence de ces contraintes. Cette première partie est donc indispensable à la mise en place et à la compréhension du second volet.

En effet, dans un deuxième temps, il s'agit d'évaluer si des variations de l'activité nage de *Temora longicornis* male et femelle tout au long de l'année sont perceptibles et si ces fluctuations peuvent être mises en relation avec certains facteurs environnementaux.

Ce manuscrit présente donc les différents résultats obtenus au cours de ces recherches.

Dans une première partie, une synthèse bibliographique présente succinctement les différentes connaissances sur la biologie générale des copépodes, et notamment celle des calanoïdes, ainsi qu'un état de l'art concernant le comportement de nage de ces organismes.

La deuxième section présente le site d'étude et explique le choix du modèle. Les méthodes d'analyse utilisées sont détaillées dans un troisième chapitre. Enfin, une quatrième partie montre l'effet des variations de la température et de la salinité ainsi que l'impact de la présence de proies sur l'activité de nage de *Temora longicornis*, mâle et femelle. Pour finir, le suivi interannuel du comportement de ces animaux, de même que l'interaction des différents facteurs environnementaux avec celui-ci, sont détaillés dans une cinquième subdivision. Le manuscrit est clos par une discussion générale et une critique de ces études ainsi que leurs applications possibles, notamment dans la compréhension et l'évaluation de l'importance du comportement des copépodes sur les processus à plus grande échelle écologique.

*II. Revue de la
bibliographie et
généralités*



II. REVUE DE LA BIBLIOGRAPHIE ET GENERALITES

2.1 Le zooplancton

Le plancton par définition se compose d'organismes (animaux, plantes, archéobactéries ou bactéries) dérivant au grés des courants dans la zone pélagique des océans, des mers, ou des étendues d'eau douce. Ainsi, n'étant pas capables de s'affranchir des courants, leur position dans la masse d'eau est essentiellement déterminée par les mouvements du milieu. Par cette définition, cette communauté s'oppose au necton pouvant nager à contre-courant et contrôler leur position (céphalopodes, poissons et mammifères marins).

Tableau 1 : Exemple de classification du plancton basée sur la taille présentant les différentes catégories et leurs principaux représentants, d'après Dussart, 1965 modifié dans Dussart 1992.

Nom	Taille	Organismes caractéristiques
Ultra nanoplancton	moins de 2µm	virus et bactéries
Nanoplancton	de 2 a 20µm	champignons, organismes chlorophylliens (diatomées, coccolithophores), protozoaires (zooflagellés)
Microplancton	de 20 a 100µm	organismes chlorophylliens (diatomées, dinoflagellés, coccolithophores), protozoaires (ciliés)
Mésoplancton	de 100 a 200µm	métazoaires, protozoaires (ciliés)
Macroplancton	de 200 a 2000µm	métazoaires (méduse, cténophore, salpe, copépode)
Mégaplancton	plus de 2000 µm	métazoaires (cladocères, mysidacés, méduse, siphonophore, cténophore, salpe, euphausiacés)

Se nourrissant de matières organiques exogènes, une partie du plancton est hétérotrophe et constitue le zooplancton (du grec zoon (ζῷον), se traduisant par « animal », et Planktos (πλαγκτος), signifiant « vagabond »). Ce groupe comprend un grand nombre d'espèces diverses, majoritairement des animaux microscopiques tels que des petits protozoaires mais

aussi des espèces de grandes tailles comme les métazoaires (Tableau 1), des organismes holoplanctoniques (cycle de vie entier planctonique) et des organismes méroplanctoniques (stade larvaire planctonique). Aussi sont regroupés indifféremment d'une part crustacés (copépodes), chordés (salpes), cnidaires (méduses) (Figure 1 a-d), et d'autre part œufs et larve de poissons, annélides, crustacés, échinodermes (Figure 1 e-h)...

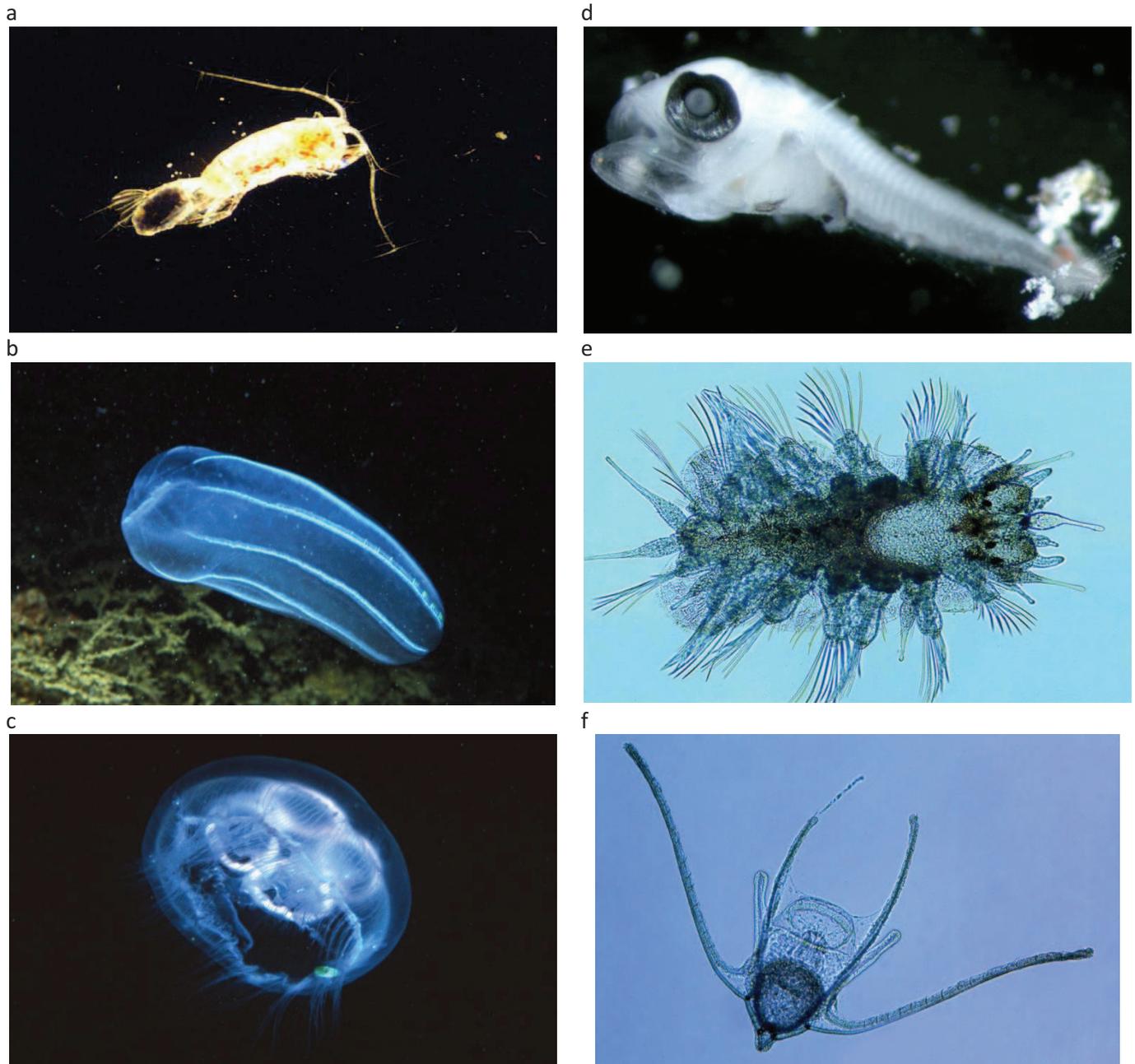


Figure 1 : Exemple de zooplanctons holoplanctoniques : (a) le copépode *Paraeuchaeta antarctica*, (b) le cténophore *Beroe sp.*, (c) la méduse *Aurelia aurita* ; et méroplanctoniques : (d) une larve de poissons, (e) une larve nectochète d'annelide polychète, (f): une larve pluteus d'Ophiure.

Cet éventail d'organismes présente un panel de comportements alimentaires tout aussi variés: filtration, prédation, symbiose avec le phytoplancton autotrophe. Les espèces considérées s'attaquent au bactérioplancton, phytoplancton, zooplancton et détritus. En conséquence, l'abondance et la distribution du zooplancton sont fortement dépendantes des nutriments ambiants, de l'état physique de la colonne d'eau, et de l'abondance des autres espèces planctoniques. Le zooplancton va se positionner principalement dans les eaux de surface.

Le compartiment zooplanctonique joue un rôle important dans les cycles biogéochimiques, notamment dans le cycle du carbone, transférant celui-ci des niveaux inférieurs vers les plus hauts niveaux trophiques. Ainsi il est considéré comme un grand consommateur primaire, consommant et contrôlant la biomasse phytoplanctonique, notamment lors de bloom printaniers. Il rend disponible ce carbone pour les réseaux trophiques supérieurs tels les larves et les juvéniles de poissons ainsi que les écosystèmes abyssaux (via la sédimentation de leurs fèces ou de leurs cadavres).

2.2 Place et rôle des copépodes dans l'écosystème marin : des espèces clefs

2.2.1 Définition d'un copépode (phylogénie, morphologie et cycle de vie)

Les copépodes forment une sous-classe appartenant aux sous-embranchements des crustacés. Ils forment un groupe extrêmement diversifié comprenant dix ordres contenant quelques 210 familles, 2400 genres et plus de 14000 espèces décrites dont plus de 10000 sont marines (Tableau 2).

Tableau 2 : Récapitulatif de la taxonomie des copépodes : classification scientifique (a) et principales caractéristiques des différents ordres (b).

(a)

Classification	
Règne:	Animal
Embranchement:	Arthropode
Sous embranchement:	Crustacé
Classe:	Maxillopode
Sous classe:	Copépode

(b)

Ordres	Nombre d'espèces considérées	Forme*	Milieu*	Compartiment*
Calanoides	41 familles, 195 genres et 1800 espèces	libre	marin	plancton
Cyclopoides	90 familles, 340 genres et 2770 espèces	libre et parasite	marin et continental	
Gelyelloides	1 famille, 1 genre et 2 espèces	libre	continental souterrain	
Harpacticoides	54 familles, 463 genres et 3000 espèces	libre	marin	benthos
Misophrioides	3 familles, 16 genres et 34 espèces	libre	marin	benthos
Monstrilloide	1 famille, 4 genres et 76 espèces	parasite	marin	
Mormonilloides	1 famille, 1 genre et 2 espèces	libre	marin	plancton
Platycopioïdes	1 famille, 4 genres et 11 espèces	libre	marin	benthos
Poecilostomatoides	61 familles	parasite	marin	
Siphonostomatoïde	37 familles, 245 genres et 1430 espèces	parasite	marin	

* Caractéristiques majoritaires

La diversité réelle reste néanmoins encore largement sous-estimée (notamment chez les harpacticoïdes benthiques, les poecilostomatoïde et les siphonostomatoïdes), certains chercheurs ont estimé que ce nombre pourrait facilement doubler d'ici le milieu du XXI^e siècle (Humes, 1994). Environ la moitié de ces espèces sont des endo- ou ectoparasites et ont des corps fortement modifiés (principalement des monstrilloïdes et des siphonostomatoïdes). Présents dans les écosystèmes d'eau douce et marins, ils se fixent sur les poissons, les requins, les mammifères marins, et plusieurs espèces d'invertébrés tels que les mollusques, les tuniciers ou les coraux. Le sujet de cette thèse portant sur le comportement natatoire des

copépodes, nous ne considérerons par la suite que les formes non parasites, soit les formes libres, de ce groupe très varié. Avec plusieurs milliers d'espèces connues, les harpacticoïdes, les cyclopoïdes, et les calanoïdes sont les groupes de copépodes les mieux représentés.

Morphologie

La taille des copépodes est typiquement de l'ordre du millimètre mais ils peuvent atteindre jusqu'à un centimètre (espèces polaires et abyssales). Leur corps en forme de lame est protégé par un exosquelette presque totalement transparent. Ils possèdent un seul œil médian, (généralement au centre de la tête), ce qui les rend pour la plupart très sensibles à la lumière (il existe toutefois des espèces souterraines aveugles). Les Copépodes ont généralement un corps court avec une tête arrondie ou muni d'un rostre. (Figure 2).

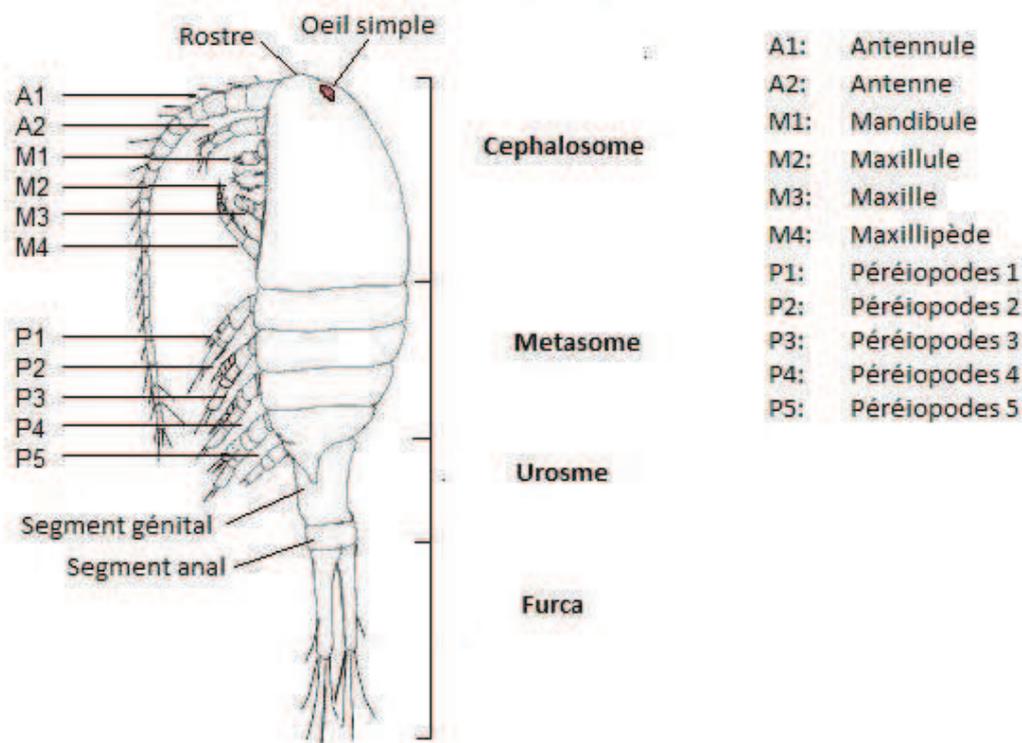


Figure 2 : Schéma de la morphologie générale externe d'un copépode.

La tête ou cephalosome (six segments fusionnés) et le thorax ou metasome (5 segments) constituent souvent un ensemble homogène appelé prosome, dont chaque segment porte une paire d'appendices. L'abdomen ou urosome est généralement plus étroit, et contient cinq segments sans appendices, plus ou moins fusionnés en fonction de l'espèce.

Concernant les appendices, les copépodes possèdent deux paires d'antennes, la première paire « antennule » étant souvent longue et bien visible alors que la seconde « vraie antenne » est bien plus courte. Antennules et antennes jouent un rôle sensoriel mais aussi locomoteur ou préhenseur dans de nombreux cas.

Toujours au niveau du céphalosome, on trouve ensuite 4 paires d'appendices entourant la bouche et impliquées dans la capture de la nourriture : les mandibules, les maxillules, les maxilles et les maxillipèdes. Les segments thoraciques portent, quant à eux, chacun une paire de péréiopodes. Généralement biramées, c'est à dire en forme de Y, ces péréiopodes participent à la locomotion. La dernière paire de péréiopode est souvent modifiée en organe de copulation. Sa morphologie est différente selon le sexe : à peine visible chez la femelle, elle est hypertrophiée et en forme de crochet chez le mâle.

Le premier segment abdominal « segment génital » porte les orifices génitaux. Le dernier segment présente deux extensions plus ou moins développées formant la furca.

Les appendices portent souvent un grand nombre de soies. Ces soies peuvent jouer un rôle sensoriel ainsi que dans la prédation et la locomotion (Gill, 1986). De plus, de nombreuses espèces de copépodes possèdent des axones myélinisés dont la structure complexe ressemble à celle des axones des vertébrés, ce qui leur confère une rapidité et une puissance de réaction rares chez les invertébrés (Davis et al, 1999 ; Weatherby et Lenz, 2000).

Reproduction et Cycle de vie

Chez les copépodes la reproduction est sexuée et se fait toujours via un accouplement, car contrairement à beaucoup d'autres espèces aquatiques, il n'y a pas d'émission directe de gamètes dans le milieu. Le processus reproductif a lieu tout au long de l'année ou saisonnièrement selon l'espèce, la disponibilité en nourriture et l'environnement.

Dans un premier temps, le mâle mature est attiré par l'émission de phéromones par la femelle. Au cours de l'accouplement, le mâle copépode attrape la femelle à l'aide de sa cinquième paire de péréiopodes et de sa première paire d'antennes, parfois modifiée à cet effet. Le mâle produit alors un spermatophore et le transfère à l'ouverture des organes génitaux de la femelle grâce à ses membres thoraciques. L'accouplement est très rapide. Ensuite, soit le contenu du spermatophore est transféré vers une spermathèque où il est conservé, la fécondation se fera alors au fur et à mesure de la production des œufs par la femelle, soit ces derniers sont directement fécondés. Les œufs sont alors parfois relâchés directement dans l'eau (surtout chez les espèces calanoïdes), mais beaucoup d'espèces les enferment dans un sac ovigère présent sur l'urosome de la femelle jusqu'à leur éclosion (majoritairement chez les espèces cyclopoïdes et les harpacticoïdes). La femelle peut produire quelques dizaines à quelques centaines d'œufs par jour. En général, les œufs libres, de part leur forme et leur contenu lipidique induisant une vitesse de sédimentation faible, éclosent en pleines eaux. Mais il arrive parfois, lorsque les conditions sont défavorables, que ceux-ci tombent sur le fond et restent quiescents pendant des périodes prolongées, ce sont des œufs de « diapause ou de résistance ». Ainsi, les œufs n'éclosent que lorsque l'environnement devient moins stressant et / ou lorsqu'ils sont remis en suspension grâce aux courants (Hairston, 1996 ; Marcus, 1996).

Le développement des copépodes est constitué de 12 stades distincts répartis en 6 stades naupliens (N1 à N6) et 6 stades copépodites (C1 à C6), le dernier étant le stade adulte (Figure 3).

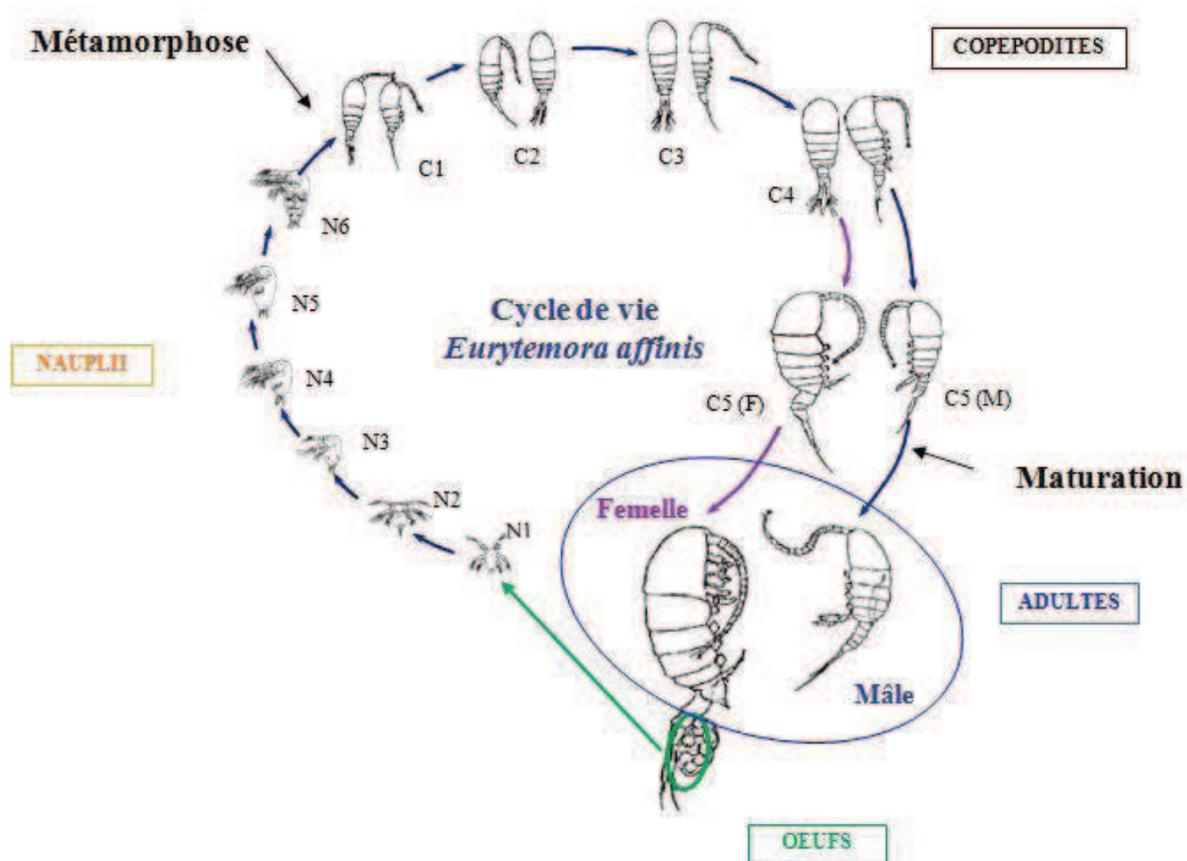


Figure 3 : Traits du cycle de vie d'un copépode (modifié par S. Souissi, d'après Katona 1971)

Les œufs éclosent en larves nauplius. Celles-ci, de forme ovoïde, se composent d'une tête avec trois paires d'appendices (antennules, antennes et mandibules), sans thorax ou abdomen réellement différencié. Après cinq mues nauplius, l'ébauche d'une segmentation et de nouveaux appendices commencent à émerger. Ce n'est qu'au passage du premier stade « copepodite » que la larve commence à ressembler à l'adulte ; en effet l'abdomen est clairement segmenté et deux paires de périopodes thoraciques sont visibles. Après une

nouvelle période de cinq mues, le copépode prend enfin, petit à petit sa forme adulte avec l'augmentation régulière du nombre de segmentations et du nombre d'appendices. Au passage à l'âge adulte, l'individu devient mûre et les caractères sexuels sont bien visibles (différentiation du segment génital et de la dernière paire de péréiopode).

Les copépodes sont des organismes poïkilothermes. La durée de leur développement est donc fortement influencée par la température. Elle dépend également, mais dans une moindre mesure, de la présence de ressources nutritives. L'ensemble du processus, de l'éclosion jusqu'à l'âge adulte, peut durer selon les espèces une semaine (espèces plutôt tempérées) à un an [espèces polaires (Fransz et al, 1984 ; Drits et al, 1994)].

2.2.2 Distribution et présence des copépodes dans l'écosystème

Répartition géographique :

En termes de taille, de diversité et d'abondance, les copépodes peuvent être considérés comme les insectes des mers. Sir Alister Hardy (1970) a même estimé que les copépodes sont les animaux métazoaires les plus nombreux dans le monde, surpassant les insectes. En effet, ils ont colonisé tous les écosystèmes aquatiques : tous les régimes de salinité, des environnements d'eau douce aux environnements marins et hypersalins; tous les régimes de température et donc toutes les latitudes (des écosystèmes polaires aux tropicaux en passant par les écosystèmes tempérés) et toutes les altitudes, des milieux montagneux (Himalaya, Loffler, 1968 ; Elgmork et Halvorsen, 1998) aux fosses abyssales (fosse des Philippines, Wolff, 1960). Ainsi, des espèces planctoniques et benthiques sont présentes aux niveaux des marécages et tourbières, des étangs, mares et lacs, des grottes marines ou d'eau douce, des

gouffres, ou lits de rivière, des estuaires et écosystèmes intertidaux ou côtiers, des abysses et milieux marins ouverts... Des copépodes ont même été découverts dans des étendues d'eau transitoires se formant à la suite de fortes pluies, dans des mousses ou dans des forêts humides.

Variabilité spatio-temporelle de la distribution :

Les copépodes sont l'une des principales composantes du zooplancton. Ils représentent rarement moins de 60 % et parfois plus de 80 % de la biomasse zooplanctonique. Néanmoins, leur densité est très variable suivant les écosystèmes et la période considérée. Elle peut atteindre, par exemple, chez les espèces planctoniques 70 000 individus par mètre cube dans les eaux peu profondes de la mer du Nord, mais moins de 100 par mètre cube à une profondeur de 4000 mètres dans l'Atlantique Nord et jusqu'à 1,5 millions par mètre cube en « essaims » dans les milieux de récifs coralliens lors d'événements reproductifs (Hamner et Carleton, 1979). Certaines espèces exploitant l'interface glace-eau de la glace polaire peuvent atteindre des densités de 12500 individus par mètre carré au cours de la prolifération d'algues de la fin du printemps (Kern et Carey, 1983).

Chez les espèces benthiques, les densités sont en moyenne de l'ordre de 200 à 300 individus par 10 centimètres carrés de surface de sédiments dans les écosystèmes peu profonds (à environ 100 mètres), mais elles peuvent s'échelonner de 0 à plus de 6000. Cette densité décroît avec la profondeur jusqu'à 20 à 30 individus par 10 centimètres carrés de surface de sédiment (avec une fourchette de 1 à plus de 400).

Leur dynamique et leur densité vont aussi varier en fonction de différents facteurs environnementaux notamment la température et la quantité de nourriture mais aussi la lumière

et la turbulence. Dans les écosystèmes tempérés par exemple, les copépodes présentent généralement un pic d'abondance au printemps en relation avec l'élévation des températures et le bloom du phytoplancton ou du microphytobenthos. En été, les ressources phytoplanctoniques s'épuisent et les prédateurs se développant à leur tour, les copépodes connaissent généralement un déclin. Une nouvelle prolifération de moindre intensité a lieu en automne lors du deuxième bloom phytoplanctonique. D'un point de vue spatial, les copépodes sont plus abondants au niveau des zones hautement productives, c'est-à-dire près des côtes, de la surface ou dans les zones d'upwelling pour les milieux marins, dans les lacs, les rivières ou les estuaires riches en sels nutritifs pour les milieux continentaux.

2.2.3 Rôle trophique et importance des copépodes

Rôle trophique

Compte tenu de la diversité spécifique, la variabilité morphologique et les fenêtres environnementales occupées, le type de nourriture et le comportement alimentaire vont être très différents d'une espèce à l'autre, mais aussi d'un stade à l'autre et d'une saison à l'autre. On peut établir néanmoins différentes catégories. Les copépodes planctoniques herbivores sont presque toujours des filtreurs. Leurs appendices buccaux créent des courants (« feeding current »), les proies sont alors concentrées vers un « tamis » formé de soies, puis ingérées par la bouche. Les proies ainsi capturées sont le plus souvent des algues unicellulaires de petite taille (5 à 50 μm environ) constituant l'essentiel du phytoplancton en eau douce et dans les océans. Parmi ces algues, on retrouve les diatomées, les dinoflagellées, les chrysophycées, ou les cryptophycées. Certains copépodes herbivores, en particulier ceux des mers froides, emmagasinent de l'énergie sous forme de gouttelettes lipidiques lors de la prolifération

printanière du plancton. Ces gouttelettes peuvent occuper plus de la moitié du volume du corps chez les espèces polaires.

La plupart des grandes espèces de copépodes sont des prédateurs. Elles capturent directement leurs proies après avoir détecté leur mouvement (mécanoréception) ou leurs signaux chimiques (chémoréception). On va donc retrouver dans leur régime alimentaire des proies plutôt mobiles : les radiolaires, les rotifères, des larves d'autres crustacés ou encore d'autres copépodes. Le cannibalisme n'est pas rare (Basedow et Tande, 2006; Camus et al, 2009).

Enfin, beaucoup de copépodes benthiques se nourrissent des détritiques organiques ou des bactéries. Leurs pièces buccales sont adaptées pour gratter et attraper.

Néanmoins, beaucoup de copépodes planctoniques oscillent entre ces différents comportements notamment en fonction de la disponibilité des proies. Ainsi chez ces espèces omnivores, on va retrouver parmi leur proies des algues ou du petit zooplancton et même des détritiques.

Qu'ils appartiennent au plancton ou au benthos, et quel que soit leur régime alimentaire, les copépodes se montrent souvent extrêmement sélectifs. Ils sont ainsi capables de trier les particules qu'ils ont capturées pour ne conserver que celles jugées intéressantes au point de n'ingérer parfois que certaines espèces très précises d'algues ou de protozoaires. Le principal critère de sélection mis en évidence est souvent la taille des proies mais la composition chimique et la qualité nutritive de celles-ci jouent également un rôle très important. Ce mécanisme permet ainsi aux copépodes d'éviter l'ingestion de certaines espèces toxiques mais aussi d'améliorer le rapport entre le gain d'énergie apporté par la proie et la perte d'énergie nécessaire à sa capture et à son assimilation.

Espèces clefs des écosystèmes aquatiques

Les copépodes jouent un rôle important non seulement du point de vue de l'écologie mondiale, notamment pour son rôle dans le cycle du carbone, mais aussi du point de vue de l'économie maritime. Ces animaux occupent en effet une position clé dans la chaîne alimentaire.

Le copépode comme on l'a vu dans le chapitre précédent est la forme de zooplancton la plus abondante et la plus présente dans tous les environnements aquatiques. Il constitue donc le premier lien majeur dans la chaîne alimentaire transférant la matière organique produite par les producteurs primaires phytoplanctoniques et les boucles microbiennes vers les niveaux trophiques plus élevés comme les poissons, les mammifères marins, les oiseaux de mer et autres crustacés. Ils sont une source alimentaire majeure pour de nombreuses espèces marines et notamment des espèces économiquement importantes. La plupart des poissons exploités commercialement, notamment dans les eaux tempérées, se nourrissent directement de copépodes au cours de leur développement larvaire (bar, sardine, morue, hareng....) et parfois, comme le hareng, tout au long de leur vie (Turner, 1984). Ainsi ils forment la base de pratiquement toutes les chaînes alimentaires pélagiques. Mais, les poissons pélagiques ne sont pas les seuls à utiliser les copépodes comme source de nourriture. Les Harpacticoïdes sont aussi un élément prédominant dans le régime alimentaire des poissons plats et des salmonidés. Ces espèces de copépodes ayant une valeur nutritive élevée, elles ont aussi un rôle essentiel à jouer dans le développement de la pisciculture (Gee, 1989).

De plus, de par la prédation exercée sur les populations algales et microbiennes, les copépodes contrôlent ces populations évitant parfois le développement excessif de ces dernières qui pourrait conduire à l'asphyxie de certains milieux.

En outre, les copépodes participent par divers mécanismes au recyclage de la matière organique et permettent le transport ou la rétention d'éléments fondamentaux comme le carbone ou l'azote que la physique seule ne permettrait pas. Notamment, le flux de pelotes fécales produit par les copépodes vers les fonds océaniques a un impact significatif sur le cycle des nutriments et les taux de sédimentation, apportant de façon relativement rapide la majorité du carbone vers les environnements profonds.

De même que leur densité (voir le chapitre précédent) l'activité des copépodes et donc leur influence au niveau des différents réseaux trophiques vont varier en fonction des différents facteurs environnementaux : température et quantité de nourriture, et dans une moindre mesure la lumière et la turbulence. C'est pourquoi, à l'échelle individuelle, l'influence de ces différents facteurs sur le comportement alimentaire et a fortiori sur l'activité de nage est largement étudiée et représente une composante non négligeable dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes marins.

2.3 Etude du comportement des copépodes

2.3.1 Notion du statut « plancton » versus activité de nage

Longtemps les copépodes ont été considérés comme des particules de la colonne d'eau, incapables de mouvement propre, dont le déplacement était essentiellement dû aux propriétés physiques de la masse d'eau. Néanmoins, des zones d'agrégations de zooplancton ont été observées verticalement et horizontalement (Bollens et Frost, 1989; Dam et Peterson, 1993; Buskey, 1998...). Ainsi, Powell et Okubo (1994) et Abraham (1998) ont constaté que l'analyse spectrale de la densité du zooplancton ne suit pas toujours une loi de puissance de

pende 5/3, caractéristique de la turbulence (Kolmogorov, 1941 ; Frisch, 1995). Ces chercheurs suggèrent que c'est le comportement agrégatif qui accroît la variance observée aux petites échelles (dizaines de centimètres à millimètres). Ces zones à relativement forte densité sont souvent attribuées à des processus physiques mais aussi peut être le reflet de comportements individuels différentiels (Banas et al, 2004). En effet, les processus physiques tels que les vagues, les courants, la stratification, la turbulence, peuvent affecter la position des copépodes et donc la dynamique de la population mais seulement à de grandes échelles spatiales et temporelles. Toutefois, à des échelles intermédiaires, les copépodes sont susceptibles d'avoir adapté des stratégies optimisant l'efficacité de recherche et minimisant les dépenses d'énergie. Ces réponses comportementales qui conduisent à des agrégations sont imputables soit à des interactions sociales (Yamazaki, 1993), soit à une réaction individuelle simultanée à des signaux environnementaux (Okubo et Anderson, 1984; Okubo, 1986).

Ainsi le zooplancton peut présenter un comportement collectif facilitant la recherche du partenaire lors des périodes d'accouplement et réduisant le risque de prédation (au même titre que les bancs de poissons) (Ambler, 2002), mais aussi des réponses à des signaux environnementaux comme la lumière, les perturbations hydrodynamiques, ou la présence de composés chimiques provenant notamment de prédateur (Banas et al, 2004) (voir paragraphe suivant). La phototaxie par exemple est connu pour générer des essaims chez certains copépodes cyclopoïdes (Ambler et al, 1991). En outre, les copépodes sont connus pour s'agréger aux niveaux des zones de fronts (présentant des forts gradients physico-chimiques) riches en phytoplancton. Ce comportement favorise sûrement l'accroissement du taux de prédation tout en réduisant l'effort de recherche de nourriture (Holliday et al, 1998 ; Leising et Franks, 2000). De même, certains copépodes effectuent une migration verticale quotidienne le long de la colonne d'eau alternativement entre la surface et les profondeurs (Neill, 1990).

Certains tels *Centropages typicus* remontent la nuit vers la surface pour se nourrir de phytoplancton, et pendant les heures de clarté demeurent dans les couches relativement profondes, limitant de fait le risque de prédation (Calbet et al, 1999 ; Saiz et Alcaraz, 1990). D'autres, à l'instar de *Anomalocera ornate*, effectuent une montée vers des eaux peu profondes au lever du soleil, suivi d'une descente en eaux profondes au coucher du soleil. Cette dernière stratégie pourrait offrir une protection contre la migration des prédateurs nocturnes. Les espèces estuariennes sont capables elles aussi de migrer verticalement sur un cycle de marée à des profondeurs différentes suivant le sens du flux afin de se maintenir dans un habitat favorable (Morgan et al, 1997 ; Devreker et al, 2008 ; Schmitt et al, 2009).

Ainsi, si la dynamique de l'individu et a *fortiori* de la population est déterminée en premier par les caractéristiques physiques de l'écosystème (topographie du fond, vent, vagues courants...), les copépodes sont capables dans une certaine mesure soit de se maintenir soit de migrer activement en faisant preuve d'un comportement complexe dont les composantes varient en fonctions du milieu.

2.3.2 Les différents types de comportements observés

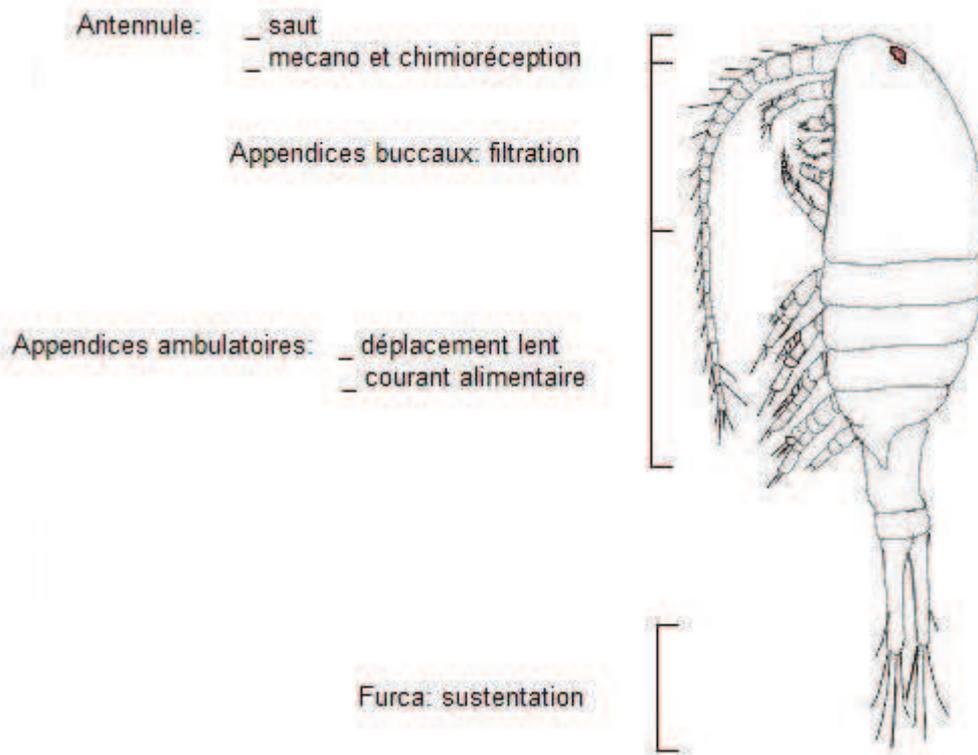


Figure 4 : Schéma fonctionnel du rôle des appendices dans les différentes activités des copépodes

Dans les écosystèmes aquatiques, les copépodes vivent à la frontière entre un « monde visqueux » et un « référentiel inertiel » (nombre de Reynolds de l'ordre de 1) (Naganuma, 1996). Cela est dû, en partie, à leur taille, et en partie à l'échelle de vitesse observée chez ces organismes (Strickler, 1975; Yen, 2000). En conséquence, l'alimentation chez ces animaux se situe dans le monde visqueux, les proies étant plus petites et plus lente. C'est pourquoi, chez la plupart des calanoïdes, la nage lente (soit des vitesses de quelques millimètres par seconde) (tableau 3a) est étroitement associée à la prédation. Lors de période de déplacement lent, l'animal effectue des mouvements rapides des petits appendices ambulatoires permettant aussi l'acquisition d'aliments par la création de courants d'alimentation (figure 4) (Alcaraz et al, 1980; Paffenhöfer et al, 1982; Strickler, 1982). Ainsi la nage lente a une influence directe sur la détection, la capture et la manipulation des aliments. Ce schéma de mouvements, alliant

déplacement lent et alimentation, se traduit par un faible nombre de Reynolds et un régime d'écoulement laminaire qui ont, du point de vue de la dépense énergétique, un faible coût (Vlymen, 1970 ; Alcaraz et Strickler, 1988).

Tableau 3 : (a) Résumé des types d'activités observées en général chez les copépodes et leurs caractéristiques principales, d'après Colwes et Strickler (1983).

(b) Exemples de vitesses maximales observées chez quelques espèces calanoïdes

(a)

Type d'activité	Description et caractéristique	Occurrence	Durée de l'activité (en seconde)	Vitesse
Nage lente	mouvements réguliers des appendices buccaux et des périoopodes	usuel	1 - dizaine	quelques mm.s ⁻¹
Pause	pas de mouvement des appendices	usuel	1 - dizaine	-
Toilettage	brossage des pièces buccales par les 1ères antennes nettoyage des antennes mpar les maxillipèdes	occasionnel	dixième - 1	
Nage rapide	mouvements rapides des antennules	rare	dixième - 1	dizaines cm.s ⁻¹

(b)

Espèces	Vitesse (mm.s ⁻¹)	Références
<i>Copépodes calanoides</i>	~ 300	Mauchline, 1998
<i>Cyclops scutifer</i>	> 500	Strickler, 1975
<i>Euchaeta rimana</i>	> 1000	Yen et Strickler, 1996
<i>Rhincalanus nasutus</i>	2085	Pavlova, 1981

Néanmoins, certaines des proies montrent des vitesses relativement élevées. De plus, les prédateurs des copépodes, telles les larves de poissons, sont des organismes plus grands et plus rapides. Ainsi, le copépode, évoluant aussi dans un mode inertiel, présente d'autres mécanismes comportementaux permettant d'échapper à des prédateurs, ou d'attaquer des proies (Alcaraz et al, 1980; Strickler, 1982; Paffenhöfer et al, 1982). Ces mécanismes sont le

résultat du battement très rapide des péréiopodes et des antennules avec parfois un mouvement sec de l'abdomen (Gill et Crisp, 1985 ; Alcaraz et Strickler, 1988) et se traduisent par des mouvements de fuite dont les vitesses peuvent atteindre généralement 500 longueurs de corps par seconde (Vitesse : 50 cm.s^{-1} , Accélération : 1200 cm. s^{-2}) (tableau 3b). Les conséquences de ce mode de déplacement sont un nombre de Reynolds élevé, révélateur de régimes d'écoulements turbulents (Strickler, 1975) et une dépense énergétique accrue, jusqu'à 400 fois le coût d'un déplacement en nage lente (Alcaraz et Strickler, 1988 ; Marrase et al, 1990; Strickler, 1975). C'est pourquoi ce type de comportement est présent plus rarement : quelques événements par minute (Tiselius et Jonsson, 1990), et d'une courte durée : d'un dixième à une à deux secondes (Cowles et Strickler, 1983). Leur occurrence et leur durée dépendent de l'intensité du stress. Ces sauts se manifestent communément en réponse aux perturbations du fluide (voir paragraphe suivant) (Viitasalo et al, 1998; Kiørboe et Visser, 1999; Fields et al, 2002).

La viscosité de l'eau comparée à la densité des copépodes font que l'organisme possède une flottabilité négative. Ainsi lors des pauses, et malgré la présence de nombreuses soies notamment au niveau de la furca, lorsqu'ils arrêtent tout mouvement d'appendice, les copépodes coulent lentement (Strickler, 1982). La vitesse de chute est fonction de l'orientation du corps mais reste faible, inférieure au millimètre par seconde (Tiselius et Jonsson, 1990). Ces périodes de « repos » permettent donc aussi l'exploration de l'environnement.

Par le toilettage, l'organisme se débarrasse de la nourriture et des particules détritiques accumulées lors de la filtration du milieu et des différents déplacements. Les premières antennes brossent les pièces buccales, les maxillipèdes nettoient les antennes et maxilles (Cowles et Strickler, 1983). Ce comportement particulier permet de conserver l'intégrité et l'efficacité des propriétés sensorielles des appendices les membres sensoriels.

Ainsi l'activité natatoire des copépodes calanoïdes peut être comparée à une succession de ces différents comportements (figure 5). L'existence et la prédominance de certains états est fonction de l'espèce, du sexe, de l'âge mais aussi des facteurs biotiques et abiotiques (voir paragraphe suivant). Ainsi certaines espèces, comme les *Calanus*, vont alterner préférentiellement des périodes de nage lente avec des périodes de repos. D'autres encore vont présenter un modèle basé sur de long temps de pause entrecoupé de court saut (*Calanus finmarchicus*). Malgré leur importance écologique, les sauts et le toilettage occupent, en général, une fraction du temps moindre que les deux autres activités.

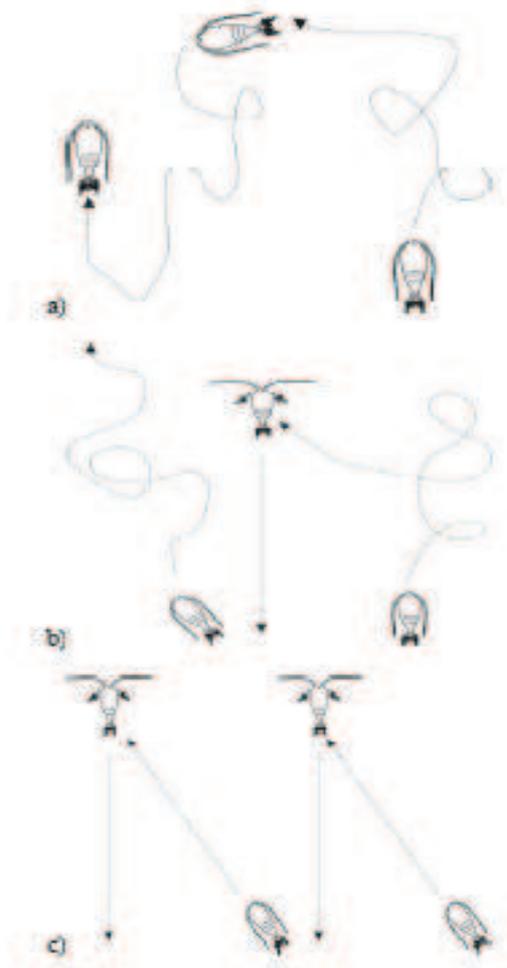


Figure 5 : Modèles des principaux comportements natatoires des copépodes calanoïdes, d'après Mauchline (1998) et Woodson et al, 2005: (a) modèle « nage lente », (b) modèle « nage lente et coulée », c) modèle « saut et coulée ».

Les capacités natatoires des stades plus jeunes (nauplii et copépodites) sont moins bien connues que celles des stades adultes. Les plus grands changements morphologiques ont lieu entre le dernier stade nauplii et le premier stade copépodite, c'est donc à cette période que l'on trouve les principales différences de comportements, (Landry, 1978; Paffenhöfer et Knowles, 1980; Paffenhöfer et al, 1996). La plupart des copépodites chez les espèces calanoïdes sont capables de créer des courants alimentaires lors des périodes de nage lente, au contraire des stades nauplii (Paffenhöfer et al, 1996). De par leur « simplicité » morphologique, les nauplii présentent un comportement rudimentaire. Selon Titelman et Kiørboe (2003a), la locomotion de nauplii de la plupart des espèces de copépodes peuvent être classés en deux groupes. Certains nauplii sont actifs un très faible pourcentage de temps, en effectuant des petits sauts, et présentant donc des déplacements intermittents, tandis que d'autres nagent en continu.

Les types de comportements décrits dans ce paragraphe correspondent à des archétypes classiques présents en général chez les espèces de copépodes planctoniques libres. Ces différents modèles peuvent être perturbés par le stress et la pression de certains facteurs environnementaux.

2.3.3 Méthodes d'études

Par l'observation directe des mouvements, il est possible d'obtenir des informations sur le comportement des copépodes, tels que leur cycle de migration verticale ou la création de courants de nage (Gauld, 1958) et de courants alimentaires. Toutefois, l'étude détaillée de leur répertoire d'activités exige des techniques qui permettent l'observation à des échelles de temps et d'espace appropriées (Alcaraz et al, 1980; Paffenhöfer et al, 1982; Strickler, 1975). C'est pourquoi, grâce au développement et à l'amélioration d'outils technologiques et

particulièrement de la vidéo numérique, deux stratégies complémentaires sont utilisées dans l'étude de l'activité natatoire du zooplancton :

_ L'approche *in situ* est essentielle pour étudier la dynamique d'une population (Buskey et al, 1996). Néanmoins, peu d'expériences ont été réalisées sur le comportement de nage des copépodes dans leur milieu naturel (Schulze et al, 1992). Ceci est en partie dû à la trop faible densité des copépodes constatés en générale dans la nature pour ce type d'étude. Il est donc difficile de les filmer sur une échelle spatiale appropriée à l'observation de leurs activités de nage (zone d'étude de quelques millimètres à quelques centimètres). En outre, à cette échelle, l'identification précise d'une espèce donnée dans des assemblages mixtes présents dans les écosystèmes aquatiques peut être difficile. Ainsi cette méthode est particulièrement adaptée aux espèces présentant un comportement grégaire (formation d'essaim) et permet des études comportementales en conditions réelles sans le stress de la capture.

_ La deuxième approche, expérimentale, permet d'examiner la réponse comportementale face aux variations de facteurs contrôlés en laboratoire. Ces facteurs peuvent être abiotiques (la salinité, la température, la lumière, la turbulence...), et biotiques (la nourriture, les congénères, les prédateurs). Cette méthode permet aussi d'étudier la réaction de l'organisme face à des stress environnementaux grâce à des simulations d'événements extrêmes et rares. Le zooplancton est alors prélevé à l'aide de filet à plancton ou de bouteille Niskin (si la densité est suffisante) et de pompe ou des filets multinappes, permettant d'échantillonner à différentes profondeurs. Les animaux récoltés sont ensuite sélectionnés, acclimatés ou conditionnés durant une période plus ou moins longue avant d'être filmés.

Ainsi au travers de vidéo et par l'observation directe, des données brutes (coordonnées) peuvent être extraites et des aspects macroscopiques de leur comportement de nage peuvent être identifiés. De cette manière, nous pouvons facilement définir les périodes de nage lente, de pauses, de saut ou encore de toilettage. De même, la circulation de l'eau crée par le

mouvement des appendices est bien visible (Cannon, 1928). Cependant, à cause de la petite taille et de la vitesse élevée des appendices, des méthodes de haute résolution spatiale et temporelle, permettant de décomposer précisément le mouvement, sont parfois nécessaires. Cette amélioration de la résolution peut être obtenue grâce à l'utilisation de caméra à haute vitesse (Alcaraz et al, 1980; Paffenhöfer et al, 1982; Strickler, 1977; Strickler, 1982), ou grâce à des mesures de micro-impédance (Gill et Poulet, 1986 ; Gill, 1987). Lors de certaines expériences, il a été nécessaire d'immobiliser les organismes (Hwang et Strickler, 2001 ; Davis et al, 2005 ; Karakoylu et al, 2009...), que ce soit pour les garder dans le plan focal du système optique, ou pour obtenir les enregistrements des impédances des éléments mobiles. Une question essentielle dans l'interprétation de ces résultats est de savoir si la fixation de l'individu modifie le comportement des copépodes. Selon Hwang et al. (1993), cela n'a aucun effet sur le temps alloué aux différentes activités de comportement, bien que les écoulements qui en résulteraient pourraient être partiellement modifiés (Alcaraz et al, 1980). Par le biais de la vidéo à haute fréquence (500 images par seconde), Cowles et Strickler (1983) ont estimé la fréquence des mouvements des appendices céphaliques de *Centropages typicus* (en présence de *Gymnodinium nelsoni*) à environ 50 Hz et ont pu décrire en détail les mouvements des appendices. Dans une autre étude, Poulet et Gill (1988) ont obtenu des fréquences plus basses (de l'ordre de 36,5 Hz), grâce à l'analyse spectrale des mouvements enregistrés à l'aide d'un système informatique mesurant l'impédance.

Des analyses quantitatives des positions dans l'espace et de la vitesse, du corps (Cowles et Strickler, 1983; Paffenhöfer et al, 1982...) ou des appendices (Gill et Poulet, 1988a ; Poulet et Gill, 1988), ainsi que des analyses symboliques ont été développées pour ce type d'étude (voir chapitre 4). Ces travaux de recherche ont aussi permis la mise en place de méthode de modélisation du comportement des copépodes (Caparroy et Carlotti, 1996; Caparroy et al, 1998). Toutefois, la principale difficulté rencontrée par les expérimentateurs avec cette

méthode est souvent de retranscrire au milieu naturel les résultats obtenus au laboratoire.

2.4 Sensibilité des copépodes et adaptations comportementales

Ainsi les indices visuels chimiques, mécaniques et biologiques vont influencer la position des copépodes dans la colonne d'eau (Bollens et al, 1994; Mackas et al, 1993; Manning et Bucklin, 2005). Sous la pression de facteurs biotiques et abiotiques ces animaux modifient leurs comportements et particulièrement leur activité natatoire.

2.4.1 Effet des facteurs abiotiques (température, viscosité, turbulence)

Les principaux facteurs physico-chimiques ayant une forte influence sur le comportement des copépodes sont la turbulence, la lumière, la température et la salinité.

Des faibles mouvements de fluide (par exemple, la turbulence à petite échelle) peuvent affecter les comportements individuels des copépodes (Yamazaki et Squires, 1996; Alcaraz, 1997). D'une part, la turbulence augmente les probabilités de rencontres proies-prédateurs et donc a une incidence sur les comportements impliqués dans l'alimentation (voir paragraphe suivant).

D'autre part, beaucoup de prédateurs de copépodes comme les larves de poissons chassent et attaquent leurs proies. Ils provoquent une déformation du fluide non seulement lors de l'approche mais aussi lors de la création d'un flux par succion. Ainsi, les mouvements brusques du fluide sont parfois perçus par le copépode comme une attaque possible d'un

prédateur (Singarajah, 1975; Strickler, 1975, 1977). La conséquence d'une turbulence à petite échelle est donc le renforcement des réponses d'évitement (réactions de fuite), tant en pourcentage de temps alloué à ce type de comportement qu'au niveau de leurs fréquences d'apparitions. Costello et al. (1990) ont observé une augmentation significative du pourcentage de temps passé en nage lente quelles que soient les conditions de nutrition. Chez les jeunes stades la réponse consiste essentiellement en un mouvement d'échappement, la distance de fuite augmentant avec l'âge (Titelman et Kiørboe, 2003b).

L'amplitude de la réaction à ce stress physique dépend de l'intensité de celui-ci (Marrase et al, 1990; Strickler, 1977), mais aussi de la sensibilité différentielle des différentes espèces et stades de développement des copépodes (Field et Yen, 1997). En général, les individus vivant dans un milieu relativement turbulent sont moins sensibles que ceux vivant dans un régime plus calme. De même, le seuil nécessaire pour induire une réaction de fuite est très nettement supérieur chez les stades naupliens. De plus, Hwang et al. (1994) ont observé des phénomènes d'accoutumance, de sorte que lors de période de turbulence prolongée, les fréquences de réactions de fuite tendent à diminuer. Cet effet est crucial en termes de comportement social, afin d'éviter la dispersion des essaims de copépodes (Hwang et al, 1994). En outre, l'augmentation du nombre de sauts a des conséquences importantes pour le budget énergétique de ces organismes. Même à des concentrations élevées en nourritures, en des conditions de turbulence élevée, l'équilibre entre les gains énergétiques provenant d'une plus grande efficacité à se nourrir, et l'aggravation des pertes métaboliques dues à une fréquence plus élevée de mouvements de fuite, peut être clairement négative (Saiz et al, 1992; Alcaraz et al, 1994). Ceci peut expliquer le schéma de réponse en forme de cloche à l'intensité de la turbulence observée par Caparroy et al. (1998). En effet, *Centropages typicus* présente un optimum d'activité à des turbulences moyennes, lorsque le stress devient plus important la fonction de nutrition décroît.

Les rythmes quotidiens de l'activité d'alimentation sont en partie liés au facteur lumière. La fréquence et le pourcentage de temps alloués aux différentes composantes du mouvement des copépodes (vitesse de nage, forme de la trajectoire, sauts, migration verticale...) vont être fortement modulés par la longueur d'onde de la lumière. La gamme spectrale et l'intensité lumineuse pour lesquels les copépodes présentent la plus grande sensibilité va donc varier en fonction des espèces et de leurs stratégies d'alimentation. Ainsi, les espèces qui effectuent une migration nyctémérale répondent généralement à une gamme étroite de longueurs d'onde correspondant à la luminosité ambiante d'un crépuscule dans les eaux côtières. Au contraire, les espèces non migratrices n'ayant pas de rythme quotidien défini sont sensibles à une large gamme de longueurs d'onde, reflétant une possible adaptation aux habitats à large spectre comme les eaux côtières peu profondes (Cohen et Forward, 2002).

Un autre aspect du comportement natatoire des copépodes lié aux conditions d'éclairement de l'environnement est la réponse « photonégative » aux changements brusques de l'intensité lumineuse. Il consiste généralement en une augmentation soudaine de la vitesse de nage, accompagné de l'accroissement du nombre et de la durée des réactions de fuite. (Buskey et al, 1987; Buskey et Swift, 1983). Buskey et al. (1987) ont émis l'hypothèse que ces réponses pourraient être le reflet d'une adaptation à la lutte contre la prédation. Certains prédateurs (par exemple cténophores, cnidaires, poissons et méduses) sont bioluminescents la nuit et projettent des ombres sur leur proie au cours de la journée (Buskey et al, 1987). Ainsi un stress lumineux pourrait être interprété comme le signal d'un prédateur en approche.

Par rapport aux organismes terrestres, les espèces aquatiques et en particulier océaniques, sont soumises à des stress de température moins extrêmes. Néanmoins, les écarts de température allant jusqu'à 10 °C sont monnaie courante. Aux niveaux des faibles latitudes cet écart peut

même dépasser 15°C. Chez ces animaux poïkilothermes, des études antérieures ont montré que la respiration, la croissance le taux de reproduction ... sont fortement dépendants de la température. En effet, de nombreuses études ont montré l'impact du stress de température sur la physiologie et le cycle de vie des organismes (Devreker et al, 2007; Brugnano et al, 2009 ; Holste et John, 2009...). Néanmoins peu d'entre elles ont porté sur le comportement proprement dit. Une influence comparable du comportement et notamment de la réaction de fuite face à ce stress pourrait augmenter la vulnérabilité de l'animal face aux prédateurs. Ainsi, pour de nombreux organismes aquatiques, le défi consiste à maintenir un rendement élevé du point de vue comportemental face au déclin des capacités métaboliques dû aux baisses de température. Expérimentalement, il a été montré que chez certaines espèces tempérées, la vitesse de nage était fonction de la température ambiante. En effet la vitesse moyenne de déplacement augmente avec ce facteur environnemental (Larsen et al, 2008). Ainsi, l'activité natatoire et notamment la fréquence du battement des antennes s'intensifie avec la température (Gill et Crisp, 1985). Néanmoins, ce phénomène ne se vérifie pas chez toutes les espèces et pourrait être fonction de la latitude de la niche écologique. En effet, les études portant sur des espèces polaires montrent que les vitesses moyennes ainsi que le temps alloué à la nage restent inchangés sur toute la gamme des températures testées. De plus, le comportement de fuite n'est pas sensiblement affecté par ce stress (Lenz et al, 2005). En conséquence, les espèces des hautes latitudes semblent mieux adaptées aux variations extrêmes de température.

Ainsi, les variations de température de l'eau ont à la fois un effet physiologique et physique sur les organismes aquatiques (Podolsky et Emlet, 1993; Bolton et Havenhand, 1997). Ces organismes poïkilothermes présentent une réduction des taux métaboliques lorsque la température de l'eau baisse, résultant d'une diminution de la locomotion et des taux d'ingestion. Toutefois, une réduction de la température entraînera également une

augmentation de la viscosité de l'eau. Evidemment, la viscosité de l'eau est un facteur clé influençant le comportement des organismes aquatiques zooplanctoniques et notamment des copépodes qui se propulsent et se nourrissent grâce aux battements de leur appendices (Loiterton et al, 2004). Une diminution de la vitesse de nage est observée avec augmentation de la viscosité (Larsen et al, 2008). L'augmentation de la densité du milieu peut altérer la capacité de saut, ou bien encore à se nourrir en entravant les mouvements des différents appendices mais peut aussi empêcher l'exploration par coulée. Les variations de la densité peuvent aussi fournir des indices ou agir comme des obstacles à la migration du zooplancton qui conduisent à l'agrégation de ceux-ci aux limites des gradients de densité (Harder 1968; Tiselius et al, 1994; Lougee et al, 2002). Harder (1968) et Lougee et al. (2002) suggèrent que l'agrégation à ces frontières peut-être due à une adaptation, le maintien en suspension dans la colonne d'eau étant moins coûteux en énergie.

L'effet de la salinité sur le comportement a été très peu étudié et ces recherches se sont surtout focalisées sur des espèces vivant dans des écosystèmes dont les variations de salinités sont très importantes. McAllen et Taylor (2001) ont montré que *T brevicornis*, espèce vivant dans une zone parfois soumise aux inondations, présente une réduction de l'activité et de la consommation d'oxygène lorsqu'il est exposé à des salinités importantes. Seuront (2006) a déterminé que l'augmentation et la diminution de la salinité ont respectivement augmenté et diminué l'activité de nage de *Eurytemora affinis*, espèce caractéristique des estuaires. De même, la complexité des trajectoires des mâles et des femelles non ovigères a augmenté avec la salinité. Ces observations suggèrent une stratégie comportementale d'adaptation aux fluctuations de salinité chez des espèces vivant dans des milieux extrêmes. Ainsi chez *E. affinis*, des changements de salinité pourraient être le signal déclencheur d'une migration verticale impliquée dans le maintien des populations au niveau des régions estuariennes.

Le pourquoi et les conséquences de la variation de température et la salinité sur le comportement natatoire des copépodes seront discutés au chapitre 5.1.

2.4.2 Effet des facteurs biotiques (proies, prédateurs)

En général, la fréquence et le pourcentage de temps alloué aux différentes composantes du mouvement de copépodes sont en partie liés à des rythmes quotidiens de l'activité d'alimentation (pour une grande partie des copépodes, l'effort de nutrition maximal se situe la nuit dans les couches superficielles, comme vu précédemment dans le paragraphe 2.2) et en partie liés à la concentration en nourriture dans le milieu.

En effet, en milieu faiblement concentré en proie, les moments d'exploration de l'environnement vont être privilégiés. Inversement, en présence de nourriture, l'effort d'alimentation s'intensifie. Ainsi, avec l'augmentation de la concentration en proie, la vitesse moyenne de nage varie, la proportion de temps passée à nager augmente et la forme de la trajectoire est plus sinueuse, intensifiant la recherche de nourriture dans une zone restreinte (Caparroy et al, 1998 ; Mauchline 1998). Le temps alloué aux différents types de comportements ainsi que la fréquence et l'amplitude des battements des appendices sont directement liés à la concentration de nourriture. De manière générale, à faible concentration de nourriture, les copépodes se déplacent à la recherche de « piste » tout en maintenant l'équilibre entre les pertes dues au déplacement du métabolisme, et la faible énergie acquise avec les aliments. Les périodes de repos (coulée) entrecoupées de petit temps de nage rapide vont donc être privilégiées. A des concentrations plus élevées, les périodes de nages lentes, avec la création de courant d'alimentation, dominant, au détriment des moments de repos. Les fractions du temps allouées à la nage rapide et au toilettage augmentent également en

présence de proies (Costello et al, 1990).

Du fait de leur faible capacité de nage, ce facteur biotique n'a pas d'impact sur le comportement natatoire des premiers stades nauplius. Chez les plus grands stades nauplius le pourcentage de temps consacré au déplacement augmente avec la concentration en nourriture : les stades copépodites nagent en continu en augmentant leur effort de nutrition grâce à l'accroissement de la fréquence des mouvements des appendices (van Duren et Videler, 1995).

Au-delà de ce schéma général, il existe des variabilités comportementales inter-espèces. Tiselius et Jonsson (1990) ont identifiés trois types de stratégies : certaines espèces comme *Ternora longicornis*, *Pseudocalanus elongatus*, et *Paracalanus parvus* se déplacent lentement ou se maintiennent en suspension lors des activités liées à la nutrition, d'autres tels *Centropages typicus* et *C. hamatus* privilégient la nage rapide interrompue par des coulées, enfin *Acartia clausi* présente de longues périodes de repos combinées à des sauts de courtes durées.

De plus, le facteur hydrodynamique influence nettement la stratégie de nutrition. Des niveaux élevés de turbulence à petite échelle augmentent les probabilités de rencontre proies prédateurs (Rothschild et Osborn, 1988). En conséquence, la concentration de nourriture perçue par les copépodes est accrue (Marrase et al, 1990). Le nombre et la durée des périodes d'activités liées à la nutrition augmente (Costello et al, 1990; Hwang et al, 1994) ainsi que le taux de prédation (Caparroy et al, 1998).

Enfin, les études ont montré que la durée de l'activité prédatrice est très dépendante des caractéristiques de la nourriture offerte lors de l'expérimentation : espèces mobiles (dinoflagellés, ciliés, stades jeunes de copépodes) ou non mobiles (diatomées), assemblage mixte ou espèce unique. Tiselius et Jonsson (1990) ont émis l'hypothèse que l'alimentation en

position stationnaire est le plus efficace pour la capture de proies inertes, et la nage rapide associée aux périodes de coulée est plus adaptée pour la capture de proies actives.

Ainsi, les résultats suggèrent une importante plasticité dans le partage temporel des activités alimentaires.

Ces animaux adaptent donc leur comportement natatoire pour augmenter ou diminuer la probabilité rencontre avec d'autres organismes, ceci impliquent les proies mais aussi les partenaires potentiels. La proximité et les interactions entre les différents sexes d'une même espèce impliquent une modification et une adaptation du comportement dont les spécificités sont bien connues. En effet, dans un milieu hétérogène dilué, une tactique comportementale est indispensable afin d'augmenter le taux de rencontre (formation d'un essaim par exemple). Une fois les partenaires potentiels rencontrés, la capacité à se reconnaître en tant qu'espèce et en tant qu'individus matures est nécessaire. C'est pourquoi, le comportement copulatoire implique une séquence précise de mouvements influencés par des signaux chimiques et mécaniques du partenaire potentiel.

Une augmentation de la vitesse de nage accroît légèrement les probabilités de rencontre (Buskey, 1998). Chez certaines espèces, les mâles peuvent nager deux fois plus vite que les femelles, dans d'autres cas il semble y avoir peu ou pas de différence (exemple : *Dioithona oculata*).

En général, les mâles arborent une forme de trajectoires et un comportement natatoire qui augmentent la probabilité de traverser une « piste » laissée par une femelle. Les mâles suivent alors fidèlement sa trace, traquant celle-ci. Dans ce cas, le comportement de recherche des males comprend des changements rapides de vitesse et de direction, retournant parfois sur

« ses pas » si la direction suivie est la mauvaise. Si la piste est perdue, il y a un changement brusque de direction et une augmentation très nette de la vitesse (Bagøien et Kiørboe, 2005).

En balayant ainsi un volume restreint autour du point où la piste a été perdue, le mâle peut retrouver plus facilement la trace de la femelle. Ce comportement pourrait être une adaptation à la turbulence pouvant être responsable de la rupture d'une trace.

Les copépodes femelles montrent des réactions distinctes à la présence proche de mâles en produisant de tous petits sauts. Ces petits mouvements rapides pourraient être des indices destinés à augmenter la probabilité de rencontre avec les mâles, en produisant des signaux hydrodynamiques (van Duren et al, 1998).

Dans certains cas, les femelles présentent aussi un type de trajectoire « simplifiée » avec une direction verticale privilégiée (*Calanus marshallae*, Tsuda et Miller, 1998), tandis que pour d'autres il n'y a pas de forme particulière connue (*Temora longicornis*, Doall et al, 1998).

Le comportement natatoire peut être présenté comme un compromis entre deux nécessités contradictoires, la recherche de nourriture et de partenaires sexuels d'une part, et l'évitement des prédateurs de l'autre. Le succès de fuite d'un copépode dépend de sa capacité à détecter l'approche et l'attaque du prédateur ainsi que de sa rapidité et du type de réaction. Ainsi, les différences de capacités sensorielles et de caractéristiques comportementales impliquent une vulnérabilité différente suivant l'espèce de proie et de prédateur considérés. Beaucoup de prédateurs comme les poissons détectent leurs proies grâce à des systèmes sensoriels sophistiqués fondés sur la vision et les vibrations de l'eau. Un schéma irrégulier ou intermittent de nage basé sur une alternance de périodes de repos et de saut, comparé à un rythme de déplacement continu, peut générer des indices visuels ou hydrodynamiques alertant un prédateur potentiel (Peterson et Ausubel, 1984; Buskey et al, 1993). Néanmoins, lors des

périodes de repos, le mouvement des appendices cesse ce qui a pour conséquence une absence de déplacement de fluide et une augmentation des capacités de détection d'un prédateur en approche (Waggett et Buskey, 2007). De même, van Duren et Videler (1996) ont montré que la présence de prédateurs pouvait provoquer une diminution de la vitesse de nage chez les copépodes devenant, de fait, moins repérables. Ainsi, certains modèles comportementaux peuvent minimiser le taux de rencontre avec les prédateurs.

Les copépodes réagissent en général aux stimuli hydrodynamiques telles que ceux générés par l'approche et l'attaque d'un prédateur type poisson (Ohman 1988) ou aux stimuli lumineux en réponse aux ombres créées par les prédateurs tels que les méduses les cténophores et les cnidaires, qui ont tendance à nager principalement dans le plan vertical se nourrissant près de la surface pendant la journée (Buskey et al, 1986). L'approche d'un prédateur provoque une réaction de fuite consistant en une accélération soudaine hors de la trajectoire du prédateur suivi d'une coulée. Cette stratégie permet de diminuer les taux d'attaque ou de capture réussie mais n'est utilisée qu'en dernier recours, en raison, sans doute, de la forte dépense énergétique associée (Mauchline, 1998)

La résistance à la prédation dépend de l'espèce, de son schéma comportemental, de sa mobilité (Kaartvedt et al, 1997) et aussi de l'efficacité du saut. En outre, des espèces de copépodes semblent modifier leurs comportements de fuite par rapport à l'intensité du stimulus et donc du type de prédateur qu'ils rencontrent (Waggett et Buskey, 2007 ; Suchman, 2000). Viitasalo et al. (1998) ont comparé les comportements de fuite de deux calanoïdes : *Eurytemora affinis* et *Temora longicornis*, face à des larves de crevettes, des épinoches juvéniles et un stimulus hydrodynamique artificiel. La distance de réaction d'*E. affinis* est plus grande lorsqu'il s'agit d'attaques de mysidacés et la vitesse de fuite est plus élevée. Les deux espèces affichent des vitesses de fuite inférieures et des distances de réaction supérieures en présence du stimulus artificiel (Viitasalo et al. 1998).

De manière générale, les plus jeunes stades (nauplius et copépodite) sont moins efficaces dans la lutte contre la prédation. Bien qu'ils soient capables de mouvements de fuite (Titelman et Kiørboe, 2003b), ils présentent un comportement plus passif et une capacité de saut moindre que les adultes (Suchman, 2000). De plus, une fois encore, leur aptitude à échapper au prédateur dépend des caractéristiques et des capacités de l'espèce considérée. Ainsi, les stades nauplii *Temora longiconis* présentent une mobilité limitée ce qui semble réduire le taux de rencontre, mais lors d'un contact avec un prédateur, son comportement de fuite est moins efficace. En revanche, les nauplii *Acartia tonsa* compensent efficacement le taux élevé de rencontre dû à son type de déplacement, grâce à une sensibilité aux signaux hydrodynamiques élevée.

Les réponses comportementales des individus à la prédation modifient également la dynamique des populations. La lutte contre la prédation est le motif le plus fréquemment formulé pour expliquer la migration verticale quotidienne entreprise par une grande variété d'organismes planctoniques. Certaines espèces se réfugient dans des couches plus profondes durant la journée, échappant aux prédateurs chassant à vue. La présence seule de poissons semble pouvoir induire la migration verticale chez les populations de copépodes (Bollens et Frost, 1989). De même, la formation d'essaim au même titre que les bancs de poissons peut augmenter les chances de survie à la prédation du point de vue individuel.

2.4.3 Mécano et chimio réception : « nanobiosenseurs »

La richesse des réponses comportementales des copépodes est étroitement liée à l'existence d'un système sensoriel composé de « photo-récepteurs » et d'un ensemble complexe de « mécano-et chémo-récepteurs » (Strickler, 1975 ; Barrientos, 1980). Ces appendices sensoriels se situent sur tout le corps mais se concentrent le long des antennes, Ils sont formés

à leur surface de soies qui génèrent des signaux nerveux à la suite d'une déformation physique (Yen et al, 1992 ; Fields et al, 2002) ou la détection de composés chimiques. Un mouvement de fluide de quelques nanomètres peut être détecté (Yen et al, 1992). Les types de composés chimiques utilisés comme indices peuvent être des composés simples comme un acide aminé et de l'ammoniac ou des métabolites complexes et hautement spécifiques (Zimmer et Butman, 2000).

Les comportements alimentaires ainsi que les différentes stratégies face aux prédateurs vus précédemment sont les conséquences des réactions aux molécules chimiques et aux perturbations hydro-dynamiques (Yen et Bundock, 1997; Paffenhofer, 1998; Viitasalo et al, 1998; Kiørboe et al, 1999; Fields et al, 2002). En créant des courants d'alimentation, les copépodes sont capables de détecter des infimes variations de vitesse de déplacement des proies venant en sens inverse. De plus, les soies présentes sur les antennules permettent la détection de prédateurs (Yen et al, 1992; Lenz et Yen, 1993; Yen et Strickler, 1996; Fields et al, 2002). Néanmoins, ces courants peuvent être perturbés par la turbulence. Par conséquent, ces organismes peuvent avoir besoin de s'appuyer sur d'autres types d'indices. Les copépodes peuvent utiliser un signal chimique pour détecter la présence d'une proie et se diriger vers elle, augmentant ainsi la probabilité de capture (Jiang et al, 2002; Moore et al, 1999). Les exsudats du phytoplancton tels que les acides aminés sont parmi les molécules responsables du déclenchement des comportements alimentaires des copépodes (Gill et Poulet, 1988b) et la cause de formation d'essaim (Poulet et Ouellet, 1982). De même, des espèces sont aussi connues pour utiliser l'information chimique pour détecter la présence de prédateurs et générer des comportements de fuite et de migration verticale (van Duren et Videler, 1996 ; Bollens et al, 1994; Dodson et al, 1997). De même, l'accouplement et le comportement en matière de reproduction sont souvent des réponses directes à la présence d'indices hydrodynamiques ou chimiques (Strickler, 1998; Yen et al, 1998). Les phéromones dispersées

par les femelles sont détectées par les mâles, montrant alors un comportement incroyablement complexe en suivant le chemin tracé par ces composés jusqu'à la femelle (Yen et al, 2004; Doall et al, 1998; Strickler, 1998). La nécessité d'une identification précise des signaux hydrodynamiques et chimiques est impératif, la confusion entre une traînée de prédateurs et celui d'un congénère du sexe opposé étant fatale. Pour cette raison, le comportement de recherche lié à la reproduction montre en général un degré élevé de spécificité, mais n'est pas exempt (Doall et al, 1998).

Dans un espace en trois dimensions hétérogène, trouver une particule ou un organisme distant parfois d'une longueur équivalente à la taille d'un millier de copépodes serait tout à fait impossible sans indice ou piste orientant la recherche, restreignant la zone d'exploration et donc diminuant le coût énergétique. Les deux types de stimuli chimiques et physiques sont complémentaires : les signaux chimiques peuvent fournir des informations sur l'emplacement et l'identité de l'expéditeur (Leising et Franks, 2000). La vitesse, la taille et l'emplacement de l'émetteur peuvent être révélés par des stimuli physiques.

Néanmoins, les signaux chimiques ont tendance à fournir peu d'informations sur la direction à la source, en particulier dans un environnement turbulent. Les signaux mécaniques sont également limités par leur atténuation rapide dans un milieu aquatique. C'est pourquoi, des informations rapides sur la position et l'identité des organismes proches pourraient être fournies par la vision ou photoréception. Néanmoins, seulement quelques espèces de copépodes possèdent des photorécepteurs et sont capable de vision (Gophen et Harris, 1981).

Conclusion :

Il existe une interaction complexe entre l'action combinée des différents facteurs environnementaux et les différents types de réactions des copépodes. Le comportement résultant dépend de l'équilibre entre les gains fournis par l'alimentation ainsi que la possibilité de rencontre avec des partenaires et les pertes d'énergie dus aux déplacements ainsi que la probabilité d'être mangé. Les différentes réactions de l'individu évoluent de manière significative au cours de leur développement, avec un accroissement de la complexité des différents modèles de déplacement, illustrant le renforcement de leur sensibilité et de leur capacité de mouvement. Les différentes stratégies présentées par les copépodes et la richesse du répertoire des mouvements alloués aux différentes activités vitales expliquent leur succès considérable dans l'exploitation des environnements marins planctoniques.



III. Equipement et méthodes expérimentales



III. EQUIPEMENT ET METHODES

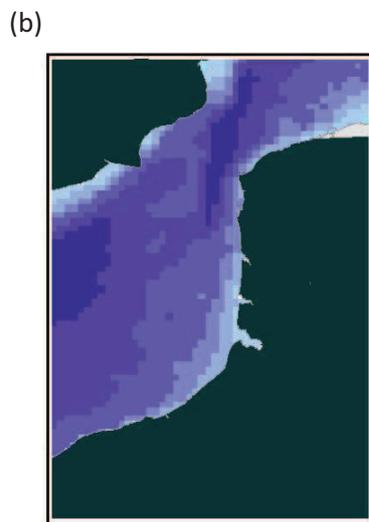
EXPERIMENTALES

3.1 Le site d'étude

3.1.1 L'écosystème « Manche orientale »

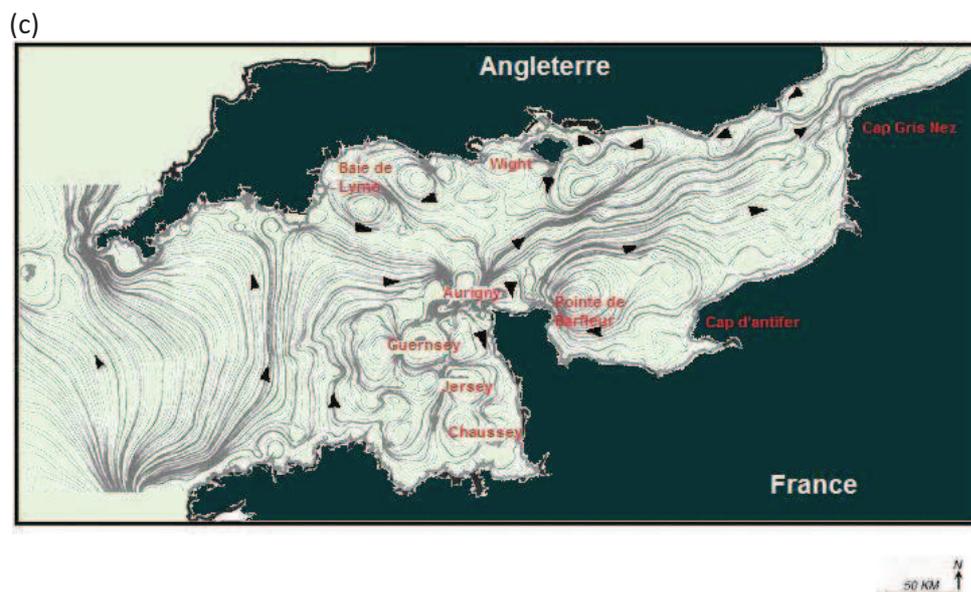
Définition et situation géographique

Zone de transition entre l'océan Atlantique à l'ouest et la mer du Nord à l'est, la Manche est une mer épicontinentale du plateau continental du nord-ouest de l'Europe, bordée par les côtes nord de la France et sud du Royaume-Uni. Elle s'étend sur une superficie d'environ 77000 km², longue de 500 kilomètres, et large, au maximum, de 250 km. Deux zones se distinguent d'un point de vue géographique et océanographique (Cabioch, 1968 ; Dauvin 2006) (figure 6 a-b). Le bassin occidental, à l'ouest du cap de la Hague, est la plus profonde des deux zones avec une bathymétrie maximale de 174 m, au nord-ouest de la presqu'île du Cotentin, au niveau de la fosse des Casquets. Elle est considérablement influencée par les eaux atlantiques de part sa large ouverture sur l'océan Atlantique au niveau des îles Scilly au nord et d'Ouessant au sud. Le bassin oriental est, quant à lui, plus continental avec des profondeurs maximales avoisinant les 50 m, il communique avec la mer du Nord par le détroit du Pas de Calais à l'est dont la largeur ne dépasse pas 35 km.



Bathymétrie

0 - 2	20 - 30
2 - 5	30 - 40
5 - 10	40 - 50
10 - 15	50 - 60
15 - 20	



(d)



Figure 6: Principales caractéristiques de le Manche orientale, Situation géographique et zonation (a) ; Bathymétrie (b), Forçages hydrodynamiques (c), Courant côtier (d)

Caractéristiques physiques et implications dans la structure de l'écosystème pélagique Manche orientale

En raison de cette topographie particulière du plateau continental, qui amplifie les ondes de marée, la Manche est une mer mégatidale, qui se caractérise par de très forts courants, dont le flot s'oriente au nord et le jusant au sud-ouest (Cabioch, 1968). Comme dans toute l'Europe occidentale, elle présente classiquement un cycle de marée semi-diurne (période de 12h15) et un cycle de vives-eaux - mortes eaux (période de 14,7 jours). Ces marées, combinées à l'influence des vents dominants du sud-ouest, donnent naissance à un courant résiduel. Ainsi, venant de l'Atlantique, les eaux circulent globalement d'ouest en est, vers la mer du Nord, avec un gradient de dispersion décroissant de la côte française à la côte anglaise. La vitesse moyenne du courant est de 0,2 nœud, mais varie en fonction de la force et l'orientation du vent.

Cette dérive générale provoque un grand nombre de tourbillons, certains d'entre eux étant formés par la présence de cap (Barfleur, Antifer et Gris Nez, le long de la côte française et le long de la côte sud ouest de l'Angleterre), les autres étant centrés autour des îles (Guernesey, Jersey, Aurigny, Chausey, Wight...) (figure 6 c). Ces volumes étant partiellement isolés, ils constituent des zones de rétentions capables d'accumuler des nutriments, des polluants, du phytoplancton, et/ou du zooplancton (Bailly du Bois et Guéguéniat, 1999). Enfin, l'étranglement au niveau du cap Gris-Nez, génère de fortes amplitudes des marées et de forts courants pouvant atteindre près de 4 nœuds en vives eaux. Pour finir, cet hydrodynamisme important, combiné à la faible bathymétrie de la région, permet un brassage fort de la colonne d'eau tout au long de l'année.

Le bassin oriental de la Manche se distingue également du bassin occidental par des amplitudes thermiques plus marquées, supérieures à 10°C entre l'hiver et l'été (données fournies par le SOMLIT : « Service d'Observation en Milieu Littoral » INSU-CNRS, Wimereux), limitant de fait, la présence d'espèces marines sténothermes.

Le long des côtes françaises de la Manche orientale, les masses d'eaux côtières sont sous l'influence des apports d'eau douce (principalement de la Seine, de la Somme, de l'Authie, et de la Canche) et forment un système particulier appelé « fleuve côtier » (Brylinski et al, 1991) (figure 6 d). Ces masses d'eaux sont séparées des eaux du large par une zone frontale contrôlée par la marée (Brylinski et al, 1996 ; Lagadeuc et al, 1997). Ainsi, malgré les forts courants de marée, ce cloisonnement a été identifié comme étant le facteur principal influençant la répartition des particules en suspension, la biomasse du phytoplancton, la production primaire et les concentrations de nutriments dans la colonne d'eau (Brylinski et al, 1991; Dupont et al, 1991; Brunet et al, 1992; et Brunet et al, 1996). De plus, il pourrait influencer la structure de l'ensemble du réseau trophique (Desroy et Denis, 2004 ; Devreker et al, 2005 ; Lamy et al, 2006). Ainsi, le long de la côte française, le fleuve côtier présente des

températures plus fortes, des salinités plus faibles, et des valeurs de fluorescence, témoin du phytoplancton, plus fortes.

Caractéristiques biologiques générales de l'écosystème pélagique Manche orientale

Le long de la Manche orientale, le système pélagique est marqué par des blooms phytoplanctoniques printaniers massifs et récurrents, composés essentiellement de *Phaeocystis globosa*, mais aussi de nanoflagellés et de diatomées (Gentilhomme et Lizon, 1998 ; Breton et al, 2000 ; Seuront et al, 2006). Cette floraison printanière se produit généralement entre mars et juin. Les concentrations en chlorophylle *a* dans la colonne d'eau peuvent alors atteindre des valeurs allant jusqu'à 50 mg/L (Seuront et al, 2006). Ce phénomène est aussi caractérisé par de fortes variations interannuelles, généralement attribuées soit à des changements climatiques (Seuront et Souissi, 2002 ; Gomez et Souissi, 2008) soit à l'évolution des apports en nutriments due à l'activité humaine (Billen et al, 1999; Cadée et Hegeman, 2002). Dans les eaux côtières belges, les récents travaux de modélisation suggèrent que la variabilité interannuelle de la biomasse de diatomées dépend à la fois des conditions météorologiques (lumière et température) et des charges en nutriments, tandis que les efflorescences de *Phaeocystis* sont essentiellement contrôlées par les nutriments (Gypens et al, 2007). Lors des périodes de prolifération, ce genre forme des colonies grâce à la production d'une matrice de mucopolysaccharides (Guillard et Hellebust, 1971 ; Chin et al. 1998). Ainsi, en modifiant la viscosité de la colonne d'eau (Seuront et al, 2006) et par la formation d'agrégats avec d'autres particules organiques ou inorganiques, l'espèce *Phaeocystis globosa* a le potentiel de changer profondément la structure de l'écosystème entre avril et mai, notamment au niveau du flux vertical du carbone, du mouvement des particules

et du plancton, ainsi qu'au niveau du taux de sédimentation (figure 7) (Schoemann et al, 2005; Wassmann et al 1990).



Figure 7 : Illustration du phénomène de « mousse » créée par le bloom *Phaeocystis globosa*.

Par ailleurs, outre les facteurs environnementaux classiques (température, disponibilité en matières organiques, pression de prédation) qui contrôlent les variations saisonnières de la dynamique bactérienne, celle-ci est aussi conditionnée par la présence de *Phaeocystis globosa*. Les abondances et la dégradation bactérienne augmentent significativement en réponse à l'accumulation de matières organiques pendant et après le bloom phytoplanctonique (Lamy et al, 2006)

La biomasse du zooplancton holoplanctonique est dominée par des ciliés, des nano- et dinoflagellés ainsi que des copépodes (Tableau 4 d). Parmi les copépodes pélagiques, *Temora longicornis*, *Acartia clausi* et *Pseudocalanus elongatus* sont les trois espèces dominantes

durant la majeure partie de l'année (Brylinski et al, 1988 ; Breton et al, 1999, Cotonnec, 2001). Néanmoins, les abondances relatives de ces trois espèces fluctuent au cours du développement du bloom phytoplanctonique de *P. globosa*, celui-ci semblant altérer considérablement la nutrition de ces copépodes (Joiris et al, 1982 ; Weisse et al, 1994; Gasparini et al, 2000 ; Cotonnec et al, 2001 ; Cotonnec et al, 2003), et par conséquent leur reproduction (Devreker et al, 2005). De nombreuses espèces méroplanctoniques sont présentes en Manche orientale (Tableau 4 a-b) que ce soient des mollusques, des crustacés, des vers, des céphalopodes, des cnidaires ou des larves de différentes espèces de poissons (Tableau 4 b). En effet, au début du printemps les jeunes larves quittent le sud de la baie picarde (zone de pontes) en direction du détroit du Pas-de-Calais, en dérivant dans les eaux du large. Lorsque les larves deviennent plus âgées, elles cessent leur dérive passive et migrent vers les nourriceries côtières le long de la côte d'Opale (Grioche et al, 1999).

Enfin, de nombreuses espèces de poissons et céphalopodes à l'âge adulte ainsi que quelques mammifères marins séjournent dans les eaux de la Manche orientale (Tableau 4 b).

Tableau 4 : Principales espèces méroplanctoniques (a-b) et principales espèces de Mammifères (c) ainsi que les espèces de copépodes majoritaires (d) de la Manche orientale.

(a)

Groupes	Espèces	Type de cycle de vie
Crustacés	Balane (<i>Balanus crenatus</i>)	Bentho-pélagique
	Crevette Bouquet (<i>Palaemon serratus</i>)	Bentho-pélagique
	Crabe nageur (<i>Liocarcinus holsatus</i>)	Bentho-pélagique
	Crabe tourteau (<i>Cancer pagurus</i>)	Bentho-pélagique
	Crabe porcelaine (<i>Pisidia longicornis</i>)	Bentho-pélagique
	Crabe vert (<i>Carcinus maenas</i>)	Bentho-pélagique
	Crevette grise (<i>Crangon crangon</i>)	Bentho-pélagique
	Etrille commune (<i>Necora puber</i>)	Bentho-pélagique
	Etrille élégante (<i>Portumnus latipes</i>)	Bentho-pélagique
	Pagure des sables (<i>Diogenes pugilator</i>)	Bentho-pélagique
	Porcelaine grise (<i>Porcellana platycheles</i>)	Bentho-pélagique

Mollusques, Gastéropodes	Bulot (<i>Buccinum undatum</i>)	Holobenthique
	Bigorneau (<i>Littorina littorae</i>)	Holobenthique
	Crepidule (<i>Crepidula fornicata</i> *)	Holobenthique
	Grande gibbule (<i>Gibbula magnus</i>)	Bentho-pélagique
	Grande natic (<i>Euspira catena</i>)	Holobenthique
	Eolidien à papilles (<i>Aeolidia papillosa</i>)	Bentho-pélagique
	Littorine (<i>Littorina obtusata</i>)	Holobenthique
	Nasse réticulée (<i>Nassarius reticulatus</i>)	Bentho-pélagique
	Patelle (<i>Patella vulgata</i>)	Bentho-pélagique
	Pourpre (<i>Nucella lapilus</i>)	Holobenthique
Mollusques, Bivalves	Barnée blanche (<i>Barnea candida</i>)	Bentho-pélagique
	Bucarde de Norvège (<i>Laevicardium crassum</i>)	Bentho-pélagique
	Bucarde épineuse (<i>Acanthocardia echinata</i>)	Bentho-pélagique
	Coque (<i>Cerastoderma edule</i>)	Bentho-pélagique
	Coquille Saint Jacques (<i>Pecten maximus</i>)	Bentho-pélagique
	Couteau américain (<i>Ensis directus</i> *)	Bentho-pélagique
	Couteau gaine (<i>Solen marginatus</i>)	Bentho-pélagique
	Donace (<i>Donax vittatus</i>)	Bentho-pélagique
	Huitre creuse (<i>Crassostrea gigas</i> *)	Bentho-pélagique
	Mactre coralline (<i>Mactra coralline</i>)	Bentho-pélagique
	Moule (<i>Mytilus edulis</i>)	Bentho-pélagique
	Palourde bleue (<i>Venerupis senegalensis</i>)	Bentho-pélagique
	Spisule tronquée (<i>Spisula subtruncata</i>)	Bentho-pélagique
	Syndesmie blanche (<i>Abra alba</i>)	Bentho-pélagique
Vanneau (<i>Aequipecten opercularis</i>)	Bentho-pélagique	
Annelides	Arenicole (<i>Arenicola marina</i>)	Holobenthique
	Chatte, gravette (<i>Nephtys spp</i>)	Bentho-pélagique
	Lanice (<i>Lanice conchilega</i>)	Bentho-pélagique
	Glycère (<i>Glycera spp.</i>)	Bentho-pélagique
	Nerèide (<i>Hediste diversicolor</i>)	Bentho-pélagique
	Ophélie boréale (<i>Ophelia borealis</i>)	Bentho-pélagique
	Pectinaire (<i>Pectinaria koreni</i>)	Bentho-pélagique
	Polygordius (Polygordius lacteus)	Bentho-pélagique
Sthénélaïs (<i>Sthenelais boa</i>)	Bentho-pélagique	
Cnidaires	Anémone fraise (<i>Actinia equina var. fragacea</i>)	?
	Anémone rouge (<i>Anemonia equina</i>)	?
	Sagartie des vases (<i>Sagartia troglodytes</i>)	Bentho-pélagique
Echinodermes	Etoile de mer (<i>Asterias rubens</i>)	Bentho-pélagique
	Ophiure (<i>Ophiura ophiura</i>)	Bentho-pélagique
	Ophiure fragile (<i>Ophiothrix fragilis</i>)	Bentho-pélagique
	Oursin des sables (<i>Echinocardium cordatum</i>)	Bentho-pélagique
	Oursin vert (<i>Psammechius miliaris</i>)	Bentho-pélagique
	Spatangue pourpre (<i>Spatangus purpureus</i>)	Bentho-pélagique

* Espèces introduites

(b)

Groupe	Espèces
Céphalopodes	Calamar (<i>Loligo vulgaris</i>) Seiche (<i>Sepia officinalis</i>)
Poissons	Chabot de mer (<i>Cottus bubalis</i>) * Chinchard (<i>Trachurus trachurus</i>) Encornet (<i>Loligo vulgaris</i>) Encornet veiné (<i>Loligo forbesi</i>) Flet (<i>Platichthys flesus</i>) * Gonnelle (<i>Pholis gunnelus</i>) * Grande alose (<i>Alosa alosa</i>) Griset (<i>Spondyliosoma cantharus</i>) Gronquin rouge de l'Atlantique de l'Est (<i>Aspitrigla cuculus</i>) Hareng (<i>Clupea harengus</i>) Lançon (<i>Ammodytes tobianus</i>) Lieu jaune (<i>Pollachius pollachius</i>) Limande (<i>Limanda limanda</i>) * Limande sole (<i>Microstomus kitt</i>)* Lompe (<i>Cyclopterus lumpus</i>) Maquereau commun (<i>Scomber scombrus</i>) Merlan (<i>Merlangius merlangius</i>)* Morue (<i>Gadus morhua</i>) Motelle à cinq barbillons (<i>Ciliata mustela</i>) * Orphie (<i>Belone belone</i>) Petite roussette (<i>Scyliorhinus caniculus</i>)* Petite vive (<i>Echiichtys vipera</i>)* Plie (<i>Pleuronectes platessa</i>)* Raie bouclée (<i>Raja clavata</i>) Rouget barbet de roche (<i>Mullus surmuletus</i>) Sar (<i>Diplodus sargus</i>) Saumon atlantique (<i>Salmo salar</i>) Sole commune (<i>Solea solea</i>)* Sprat (<i>Sprattus sprattus</i>) * Tacaud (<i>Trisopterus luscus</i>) Turbot (<i>Psetta maxima</i>) Truite de mer (<i>Salmo trutta trutta</i>) Vieille (<i>Labrus bergylta</i>)

* Espèces rencontrées à l'état larvaire près des côtes

(c)

Groupe	Espèces
Mammifères marins	Phoque veau marin (<i>Phoca vitulina</i>) Phoque gris (<i>Halichoerus grypus</i>)

(d)

Groupe	Espèces
Copépodes	<i>Acartia clause</i>
	<i>Calanus helgolandicus</i>
	<i>Centropages hamatus</i>
	<i>Centropages typicus</i>
	<i>Cyclopina littoralis</i>
	<i>Corycaeus anglicus</i>
	<i>Oncaea sp.</i>
	<i>Paracalanus parvus</i>
	<i>Pseudocalanus elongatus</i>
	<i>Saphirella sp.</i>
<i>Temora longicornis</i>	

Activités humaines et pressions anthropiques

De par sa position géographique, la Manche peut être considérée comme un carrefour ouvert et est, à ce titre, abondamment exploitée. Tout d’abord, comme toutes les zones littorales, cette région présente une pression démographique forte, et est le lieu de nombreuses activités humaines comme la pêche, la conchyliculture (huîtres et moules), l’exploitation de gisement de sédiments (au large de Dieppe et du Havre et du Cap Gris-Nez), le tourisme, la plaisance, l’agriculture et l’urbanisation.

De plus, de nombreuses espèces économiquement importantes sont soit des résidents ou des visiteurs saisonniers de la Manche, où elles sont exploitées de manière opportunistes par environ 4000 bateaux des flottes française et anglaise. La majorité de ces bateaux sont petits et pratiquent la pêche côtière, présentant une variété d’activités et d’engins différents tout au long de l’année. Ainsi la Manche orientale produit plus de 80 % des produits déclarés par les pays pêchant dans ce secteur, comprenant principalement la plie, le merlan, la morue et le rouget barbet. Boulogne-sur-Mer est le premier port de pêche français en tonnage débarqué et le premier port européen pour le traitement des produits de la mer.

De par sa position géographique, la Manche constitue la principale voie maritime entre l'océan Atlantique et l'Europe du Nord. En 2005, presque 20 % du trafic mondial des navires déclarés passe par la Manche. Cette mer relie les grands ports français tels que Rouen, Le Havre et Dunkerque, aux grands ports de l'Europe du Nord, comme Rotterdam ou Hambourg. En outre, de nombreux axes transversaux permettent de relier la Grande-Bretagne à l'Europe continentale (Cherbourg, Caen, Le Havre, Fécamp, Dieppe, Boulogne-sur-Mer, Calais et Dunkerque à Poole, Portsmouth, Newhaven, Folkestone, Dover).

La région de la Manche orientale est une région très industrialisée, notamment au niveau de la vallée de la basse Seine qui drainent toute la région parisienne, amenant une quantité importante de rejets industriels.

Ces pressions entraînent une dégradation de la qualité du milieu, c'est pourquoi il est nécessaire de mieux connaître et gérer les différents forçages. Différents programmes scientifiques interdisciplinaires ont ainsi été mis en œuvre au niveau européen et national (CHARM, Seine-Aval,...). De plus la Manche orientale fait l'objet de surveillance et d'observations accrues grâce au « Service d'Observation du Milieu Littoral » (SOMLIT).

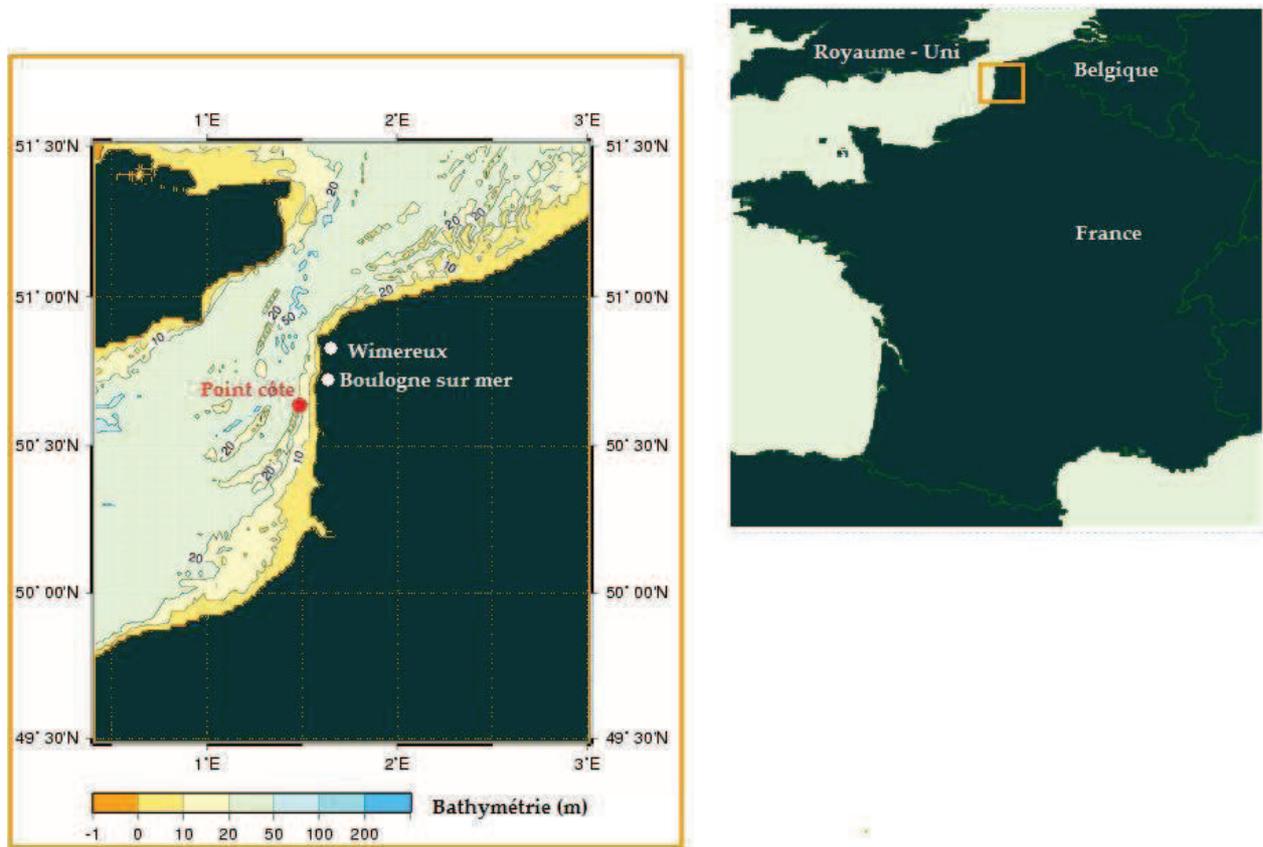
3.1.2 Le point d'échantillonnage « SOMLIT »

Le Service d'observation du milieu littoral (SOMLIT)

Géré par l'Institut National des Sciences de l'Univers, le Service d'Observation du Milieu Littoral (SOMLIT) est un réseau regroupant huit stations marines : Villefranche-sur-Mer, Marseille, Banyuls, Arcachon, Brest, Roscoff, Luc-sur-Mer et Wimereux. Grâce à l'observation systématique et coordonnée au niveau national, le SOMLIT permet une étude comparée de séries à long terme sur les trois façades maritimes françaises et a pour but de mettre en évidence les évolutions à long termes du littoral et en particulier les réponses à des

forçages climatiques ou anthropiques. Pour cela, une stratégie commune à tous les sites est mise en place depuis 1997 : l'échantillonnage est bimensuel, effectué en surface, à marée haute, et se focalise sur un ensemble de paramètres hydroclimatiques, chimiques et biologiques clefs (température, salinité, oxygène dissous, pH, nitrate, nitrite, azote ammoniacal, phosphate, silicate, MES (Matières En Suspension), COP (Carbone Organique Particulaire), NOP (azote Organique Particulaire), chlorophylle a).

En outre, en parallèle à ces acquisitions communes, des éléments additionnels (prélèvements de fond, à basse mer...) propres à chaque station sont aussi mesurés. Ces données supplémentaires sont nécessaires à la compréhension de l'évolution spécifique de chaque site et à la caractérisation des variations saisonnières et interannuelles. Le réseau SOMLIT vient alors en appui aux études locales et s'intègre à des programmes de recherches régionaux ou nationaux. Dans cette optique, le site de prélèvement choisi pour notre étude est le point « côte » de Boulogne-sur-Mer (figure 8), ce qui a permis d'avoir accès à certains paramètres environnementaux tout au long de notre étude.



Coordonnées	1°31'17 E / 50°40'75 N
Profondeur	21 m
Distance à la côte	1 mille
Température moyenne	7°C / 16.5°C
Salinité moyenne	34.3 PSU
Vitesses de courant	VE : 1.9 noeuds ME : 1.1 noeuds
Fréquence d'échantillonnage	15 j à 1 mois
Paramètres mesurés	S, O, pH, NH4, NO2, NO3, PO4, Si(OH)4, COP, NOP, MES, Chla

Figure 8: Situation du point d'étude: le point côte SOMLIT et caractéristiques principale du site d'échantillonnage.

Site de prélèvement

Les sites d'études SOMLIT sont choisis pour leur représentativité de la zone côtière considérée, supposée se trouver sous l'influence de forçages naturels.

La zone située au sud-ouest de Boulogne-sur-Mer, légèrement au sud du cap d'Alprech, fait l'objet d'un suivi depuis plus de quinze ans. Deux sites sont échantillonnés en principe deux

fois par mois. Le premier, à 5 milles des côtes, est représentatif des eaux du large à l'écart de perturbations d'origines continentales. Le second, à 1 mille de la côte, caractérise des eaux typiquement côtières se trouvant sous influence constante des rejets continentaux (figure 8). Néanmoins, les mesures se font en vives eaux et à marée haute permettant, du fait de la dérive ouest-est des courants, de faire des prélèvements en s'affranchissant de l'influence des eaux du port de Boulogne-sur-Mer. De plus, ce site se situe dans la zone des eaux dessalées du fleuve côtier, sous influence majoritaire de la Somme. Suivant le paramètre considéré, l'échantillonnage se fait au niveau de deux points (surface et fond) ou sur toute la colonne d'eau (profil).

3.2 Le Sujet d'étude :

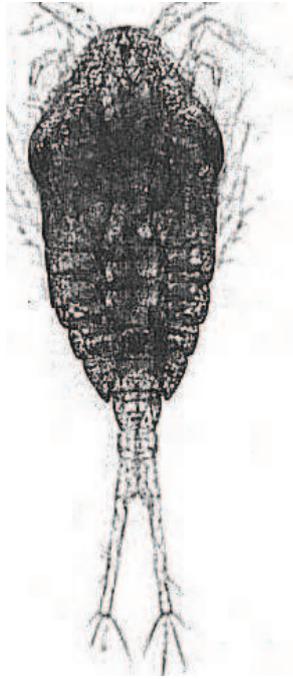
3.2.1 Les caractéristiques de *Temora longicornis* (Müller, 1792)

L'espèce cible de cette recherche est *Temora longicornis* (Müller, 1792). Les expériences ont été effectuées sur des individus adultes des deux sexes. Outre les principales caractéristiques des copépodes exposés dans le chapitre précédent, cette espèce montre quelques particularités présentées ci-après.

Classification

Appartenant à la sous classe des copépodes, l'ordre calanoïde est composé à 80% de plancton marin de forme libre. Il comprend 41 familles dont Temoridae. Cette famille ne renferme qu'un genre marin : *Temora* (Baird, 1850) incluant l'espèce étudiée: *Temora longicornis* (Tableau 5).

Tableau 5 : Classification scientifique de l'espèce étudiée : *Temora longicornis*



Temora longicornis (Müller, 1792)

Règne: *Animalia*

Embranchement: *Arthropoda*

Sous-embranchement: *Crustacea* (Brünnich, 1772)

Classe: *Maxillopoda* (Dahl, 1956)

Sous-classe: *Copepoda* (Milne-Edwards, 1840)

Infra-classe: *Neocopepoda* (Huys & Boxshall, 1991)

Super-ordre: *Gymnoplea* (Giesbrecht, 1882)

Ordre: *Calanoida* (G. O. Sars, 1903)

Famille: *Temoridae* (Giesbrecht, 1893)

Genre: *Temora* (Baird, 1850)

Espèce: *Temora longicornis* (O. F. Müller, 1785)

Distribution géographique et habitat

T. longicornis est une espèce commune des communautés planctoniques néritiques et épipelagiques des eaux tempérées froides (figure 9). Elle domine les habitats côtiers et estuariens de l'océan Atlantique est (du nord de la Norvège aux côtes du Portugal) et de l'Atlantique ouest (du sud du Groenland à la Floride) (Krause et al, 1995) Ainsi, sa distribution couvre la majeure partie de l'Atlantique Nord de 40 degrés nord à 72 degrés nord, c'est-à-dire du sud de la mer des Sargasses jusqu'en Islande. Ce copépode semble être aussi présent dans l'océan Indien (Edimbourg Oceanographic Laboratory, 1973). Les localisations dans le Pacifique Nord-Ouest d'après Marukawa (1921), et Rose (1956) seraient remises en question. Certaines confusions ont été possibles entre cette espèce et *T. turbinata* (Razouls et al, 2005-2009).

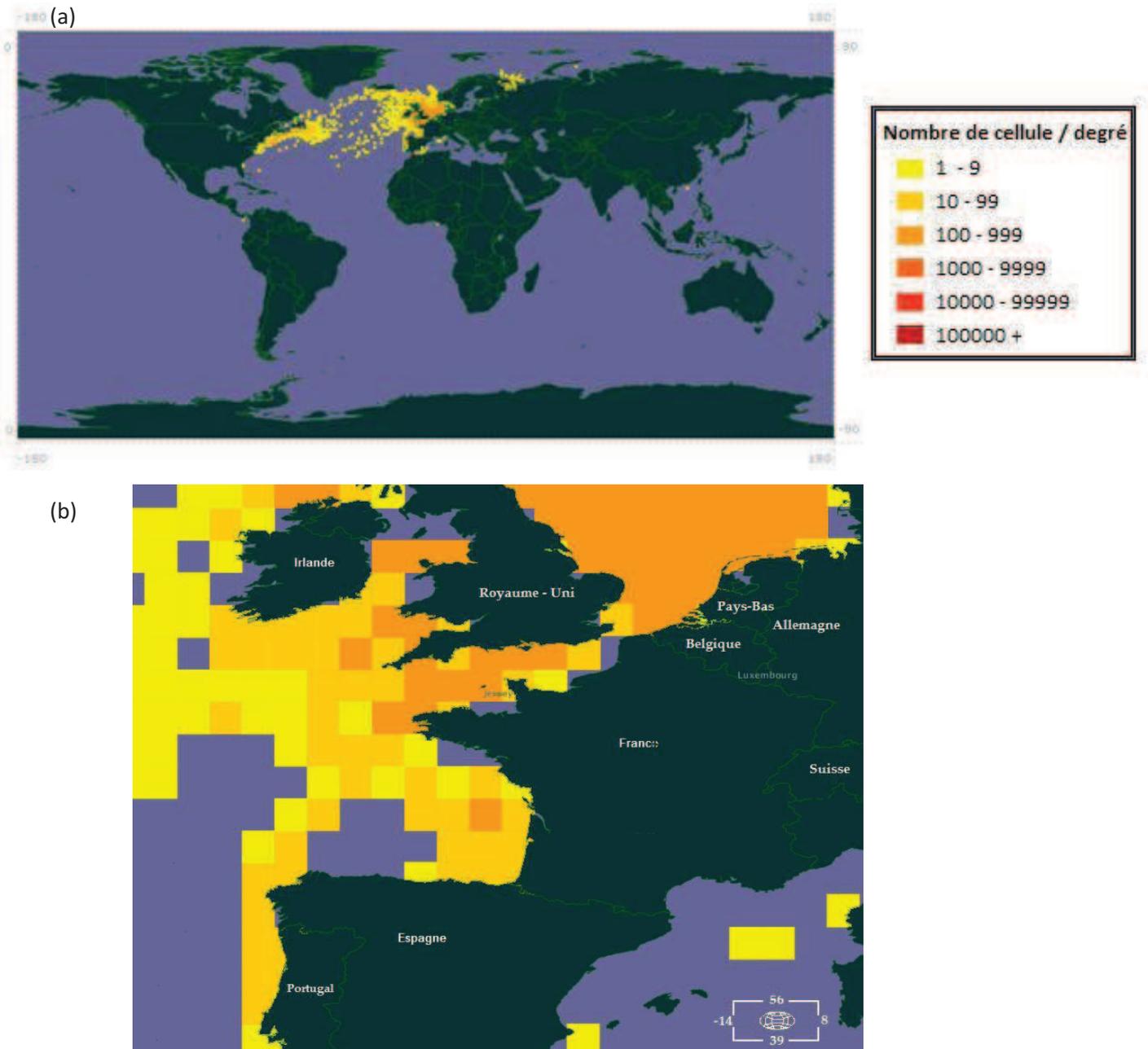


Figure 9 : Répartition géographique de *Temora longicornis* : Distribution mondiale (a) et ouest européenne (b). Données fournies par: Ocean Biogeographic Information System, Marine Biology Laboratory, Alaska Ocean Observing System, UK National Biodiversity Network, National Museum of Natural History, GBIF-Spain, GEO-Tag der Artenvielfalt (accessible via le GBIF Data Portal, www.gbif.net, 2007-02-22)

Les densités maximales sont observées dans l'Atlantique nord au printemps et en été (Mauchline, 1998). Ainsi, *T. longicornis* représente entre 35 et 70% de la population totale des copépodes du sud de la mer du Nord (Daan, 1989) et sa densité peut atteindre plus de 20 000 individus. m⁻³ autour de l'île de Man et plus de 300 000 individus. m⁻³ en mer Baltique (Lee et al, 2005 ; Hansen et al, 2006). L'espèce présente, aussi, un second pic d'abondance en automne (septembre / octobre) (Hansen et al, 2006).

T. longicornis séjourne principalement dans les 100 premiers m près de la surface mais demeure préférentiellement au niveau des 50 m supérieurs de la colonne d'eau (Dam et Peterson, 1993 ; Hansen et al, 2006).

Caractéristiques physiques

En moyenne la longueur du corps d'une femelle est comprise entre 1 et 1,15 mm et celle d'un male entre 1 et 1,35 mm (figure 10). Le prosome est large et de forme plus ou moins triangulaire. L'urosome est court et mince, comprenant trois somites libres chez la femelles et de quatre à cinq somites libres chez le mâle. Il se termine en longues rames furcales. Leurs longues antennules sont segmentées en 24 parties; chez le mâle, l'antennule droite est géciculée. Les quatre premières paires de péréiopodes, appendices natatoires, sont toutes biramées. La première rame : l'exopodite, est segmentée en trois parties tandis que la deuxième : l'endopodite, possède deux segments. La cinquième paire de péréiopodes est uniramée et en trois segments chez la femelle. Celle du mâle est asymétrique, modifiée pour la saisie des femelles et le transfert de spermatophore pendant l'accouplement. D'après Lenz et al. (2000), les axones ne sont pas myélinisés chez cette espèce.

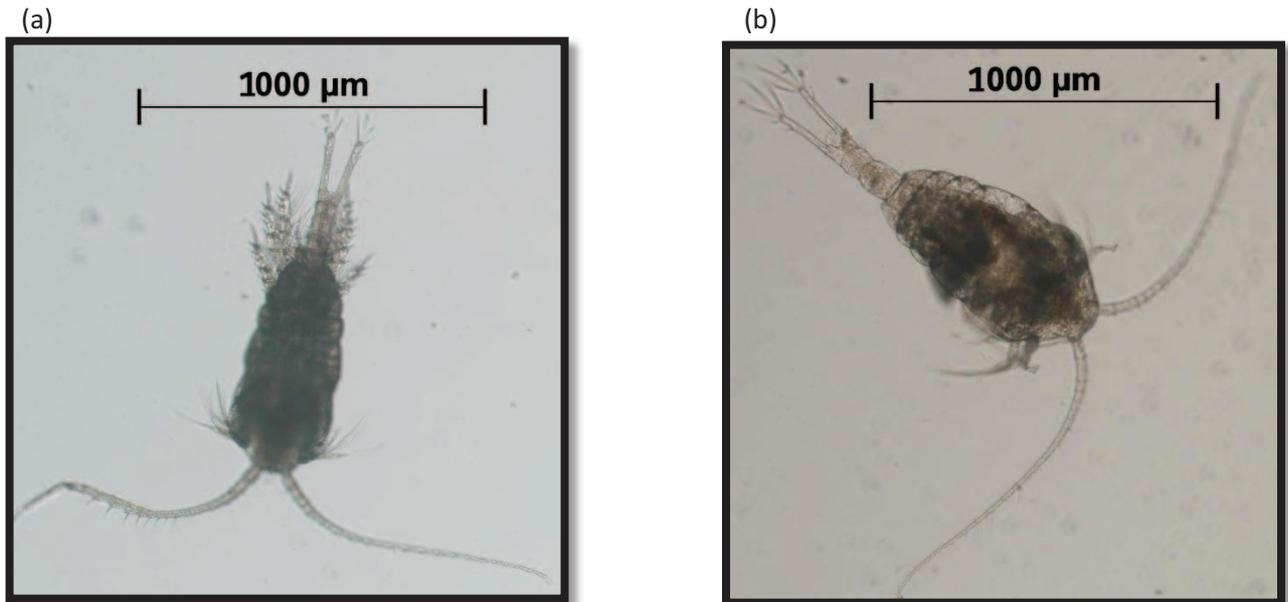


Figure 10 : Photo de *Temora longicornis* adulte mâle (a) et femelle (b).

Cycle de vie

Typiquement, *Temora longicornis* présente 3 à 6 générations par an. Le temps de génération se situe entre 15 et 45 jours, mais dans la plupart des cas il est d'environ 25 jours (Breteler, 1980).

La femelle est féconde toute l'année, elle présente néanmoins une fécondité plus faible durant les périodes de bloom algale (Titelman et Tiselius, 1998). Le nombre d'œufs produit est très variable. Ainsi, Titelman et Tiselius (1998), Devreker et al. (2005) et Halsband et Hirche (2001) ont respectivement déterminé un taux de production entre 1 et 26, 17 et 32 et moins de 10 à plus de 122 œufs par jour et par femelle chez *Temora longicornis*.

Ecologie

Temora longicornis est un organisme omnivore. Son régime alimentaire comprend un vaste éventail d'organismes phytoplanctoniques tels que des diatomées et des dinoflagellés, des ciliés, des flagellés, et autres crustacés (Harris et Paffenhöfer, 1976; Smith et Hall 1980; Schnack 1983, Weiss 1983; Klein Breteler 1980 ; Dam et Lopes, 2003 ; Gentsh et al, 2008). Il peut, en outre, présenter, suivant les conditions du milieu, un régime alimentaire exclusivement herbivore (Gentsh et al, 2008). En effet, ce copépode fait preuve d'une certaine capacité à sélectionner la taille et le genre des particules alimentaires. L'impact de ce prédateur zooplanctonique sur la communauté microalgale n'est donc pas négligeable (Sautour et al, 1996). Ainsi, Dam et Peterson (1993) ont estimé que les femelles *T. longicornis* étaient capables d'éliminer jusqu'à 34% du stock phytoplanctonique dans la région de Long Island Sound (USA) soit l'équivalent de 49% de la production primaire journalière de cette zone.

Comme tous les copépodes, *T. longicornis* est un maillon essentiel dans le cycle du carbone et donc, est une espèce clefs des écosystèmes planctoniques néritiques. Il joue notamment un rôle fondamental dans l'économie des régions côtières, étant une source alimentaire vitale pour de nombreux stades larvaires de poissons exploités commercialement (Tableau 6).

Tableau 6 : Principales espèces de poissons commercialement exploitées, prédatrices de *Temora longicornis*

Famille	Nom Latin	Nom vernaculaire	Référence
Engraulidae	<i>Engraulis encrasicolus</i>	Anchois commun	Cefas *
Gadidae	<i>Brosme brosme</i>	Brosmes	Cefas *
Osmeridae	<i>Mallotus villosus</i>	Capelan	Astthorsson et Gislason, 1997
Cepolidae	<i>Cepola macrophthalma</i>	Cépole commune	Stergiou, 1993
Carangidae	<i>Trachurus trachurus</i>	Saurel commun de l'Atlantique	Cefas *
Gadidae	<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	Eglefin	Gaard et Reinert, 2002
Gobiidae	<i>Pomatoschistus minutus</i>	Gobie buhotte	Hamerlynck et Cattrijsse, 1994
Clupeidae	<i>Clupea harengus harengus</i>	Hareng de l'Atlantique	Möllmann et Köster, 1999; Möllmann et al, 2004
Gadidae	<i>Ammodytes spp</i>	Langon	Cefas *
Gadidae	<i>Pollachius pollachius</i>	Lieu jaune	Tully et Céidigh, 1989
Gadidae	<i>Pollachius virens</i>	Lieu noir	Tully et Céidigh, 1989
Cyclopteridae	<i>Cyclopterus lumpus</i>	Lompe	Tully et Céidigh, 1989
Scombridae	<i>Scomber scombrus</i>	Maquereau européen	Cefas *
Gadidae	<i>Merlangius merlangus</i>	Merlan	Tully et Céidigh, 1989
Gadidae	<i>Gadus morhua</i>	Cabillaud	Hinrichsen et al, 2002; Voss et al, 2003
Lotidae	<i>Ciliata mustela</i>	Motelle à cinq barbillons	Tully et Céidigh, 1989
Lotidae	<i>Enchelyopus cimbrius</i>	Motelle à quatre barbillons	Tully et Céidigh, 1989
Lotidae	<i>Ciliata septentrionalis</i>	Motelle nordique	Tully et Céidigh, 1989
Clupeidae	<i>Sardina pilchardus</i>	Sardine européenne	Cunha et al, 2005
Clupeidae	<i>Sprattus sprattus sprattus</i>	Sprat	Ticina et al, 2000
Scophthalmidae	<i>Psetta maxima</i>	Turbot commun	Tully et Céidigh, 1989

* Centre for Environment, Fisheries & Aquaculture Science (Cefas) (<http://www.cefas.co.uk>)

Comportement

T. longicornis effectue généralement une migration verticale circadienne mais d'une amplitude relativement faible (quelques dizaines de m). L'espèce monte près de la surface pendant la nuit et redescend dans des eaux plus profondes lors de la journée (Dam et Peterson, 1993 ; Kornilovs et al, 2001). Même si les taux d'ingestion sont maximaux au cours de la nuit, ce copépode s'alimente généralement durant toute la journée (Dam et Peterson, 1993 ; Tiselius et Jonsson, 1990). Il génère continuellement un mouvement d'aspiration grâce aux déplacements des trois premiers appendices buccaux (antennes, mandibules et maxillules) lors

des périodes de nage lente et capte les particules de nourriture dans le champ d'écoulement laminaire ainsi créé (van Duren et Videler, 2003). Ce comportement semble être approprié pour la capture de proies de petite taille lentes ou immobiles.

Ainsi, *T. longicornis* consacre plus de 99% de son temps à la nage lente ou au repos en position stationnaire ; seuls les appendices servant à l'alimentation sont alors en mouvement (Tiselius et Jonsson, 1990; van Duren et Videler, 1995). Les vitesses, au cours de ce mode de nage, varient généralement entre 2 et 6 mm.s⁻¹ (van Duren et Videler, 1995, 1996, 2003 ; Mauchline, 1998). Ces longues périodes de nutrition (une dizaine de secondes) sont parfois interrompues par des phases de nage rapide. Les appendices buccaux sont alors immobiles, les antennules sont repliées vers l'arrière et les péréiopodes battent à un rythme très rapide. Un petit saut dure généralement environ 0,06 à 0,08 s et le déplacement de l'animal ne dépasse pas l'équivalent de 3 à 4 longueurs de corps alors qu'une réaction de fuite dure plus de 0,15 s et se traduit par un déplacement beaucoup plus important, allant jusqu'à plusieurs centimètres. La vitesse peut ainsi atteindre plus de 80 mm.s⁻¹. D'après, van Duren et Videler (1995) les mâles nagent généralement plus vite que les femelles, à condition que la nourriture soit en abondance. Néanmoins, cette constatation sera comparée à nos résultats et discutée (voir chapitre 5.3). Ces copépodes sont connus pour utiliser des signaux chimiques et hydromécaniques au court de nombreuses fonctions écologiques (Yen et al, 1998; Yen et al, 2004). Ainsi, ils montrent par exemple une diminution de la vitesse moyenne de nage en présence de prédateurs (van Duren et Videler 1996), mais une augmentation de celle-ci chez les femelles (surtout due à accroissement du nombre de sauts) en présence de mâles (van Duren et al, 1998). En outre, en milieu turbulent, le nombre de mouvements de fuite augmente, mais de façon adaptée. *T. longicornis* se montre capable d'ajuster sa vitesse de nage en fonction de différentes conditions de forçage, ce qui suggère une forte adaptation de cette espèce à des environnements très turbulents (Seuront et al, 2004b).

3.2.2 Intérêts de l'espèce choisie

Temora longicornis est une espèce qui a été abondamment étudiée (Mauchline, 1998). Il existe donc un grand nombre d'informations sur son cycle de vie, ses caractéristiques physiques et biologiques, mais aussi sur son comportement en général (phénomène de migration, schéma des différentes activités de nage, mouvements des appendices...).

Cette étude peut ainsi s'appuyer sur un grand nombre de connaissances.

En outre de par ses capacités chimio et mécano-réceptrices, *T. longicornis* fait preuve de grande sensibilité et réactivité face aux différents facteurs environnementaux (Titelman, 2001 ; Titelman et Kiørboe, 2003b ; van Duren et Videler, 1996 ; van Duren et al, 1998 ; Weissburg et al, 1998 ; Yen et al, 1998). Ainsi, il présente différentes stratégies et schémas d'activités de nage en fonction des variations de la viscosité (Seuront et Vincent, 2008), de la lumière (Buskey et al, 1987), de la turbulence (Seuront et al, 2004b; Yen et al, 2008), face à la présence de proies (Tiselius et Jonsson, 1990; van Duren et Videler, 1995; Woodson et al, 2007), de prédateurs (van Duren et Videler, 1996; Titelman 2001) et de partenaires (Weissburg et al, 1998; Yen et al, 1998). Cette variabilité de réaction et cette capacité d'adaptation révélées en laboratoire, permet d'émettre l'hypothèse de l'existence d'un schéma comportemental inter-saisonnier et peut faire de cette espèce un indicateur de stress des forçages du milieu.

De plus, *Temora longicornis* est un des copépodes majeurs de la Manche orientale, il est présent dans le milieu tout au long de l'année et domine les assemblages de zooplancton durant le bloom printanier de phytoplancton (Quisthoudt et al, 1987 ; Brylinski et al, 1988). Ce sujet peut donc faire l'objet d'étude toute au long de l'année.

Enfin, cette espèce présente un dimorphisme sexuel très net. Les femelles ont une forme générale plus triangulaire alors que le mâle est plus allongé. De plus, ils présentent une segmentation différentielle (voir paragraphe précédent). Ce dimorphisme bien visible permet de séparer facilement et rapidement les deux sexes, limitant de fait le stress occasionné lors de la manipulation des individus.

3.3 Méthode d'observation

3.3.1 Lieu et méthode d'échantillonnage

Le site de prélèvement est le point côte SOMLIT (voir le paragraphe 3.1). La fréquence d'échantillonnage du zooplancton est au maximum mensuelle. Du fait de leur comportement migratoire circadien, les organismes sont prélevés à l'aide de traits verticaux de filets à plancton WP2 de maille de 200 μm (figure 11). L'opération est répétée deux à trois fois, afin de remédier à la variabilité possible de l'échantillonnage due à l'hétérogénéité du milieu (Seuront et Lagadeuc, 2001). A chaque sortie, les mesures des autres paramètres SOMLIT sont aussi effectués (voir le paragraphe 3.1). Les échantillons sont ensuite dilués dans environ 10L d'eau de mer du site et placés dans une glacière pour le transport vers le laboratoire.



(a)



(b)

Figure 11: Matériels utilisés en mer: Le bateau océanographique le Sépia II (a) ; Filet a plancton WP2 (b)

De l'eau de mer utilisée lors de l'acclimatation et lors des expériences est aussi prélevée au niveau de ce même point. Cette eau est filtrée sur un filtre GF / C filtres en microfibres de verre ($0,7\mu\text{M}$), à l'aide d'une rampe à filtration, de manière à piéger les bactéries, les particules et le plancton.

3.3.2 Acclimatation et sélection des individus

Une fois au laboratoire, l'eau de mer filtrée et la glacière contenant les échantillons sont placées dans une salle thermostatée, à température similaire à celle du milieu au point de prélèvement.

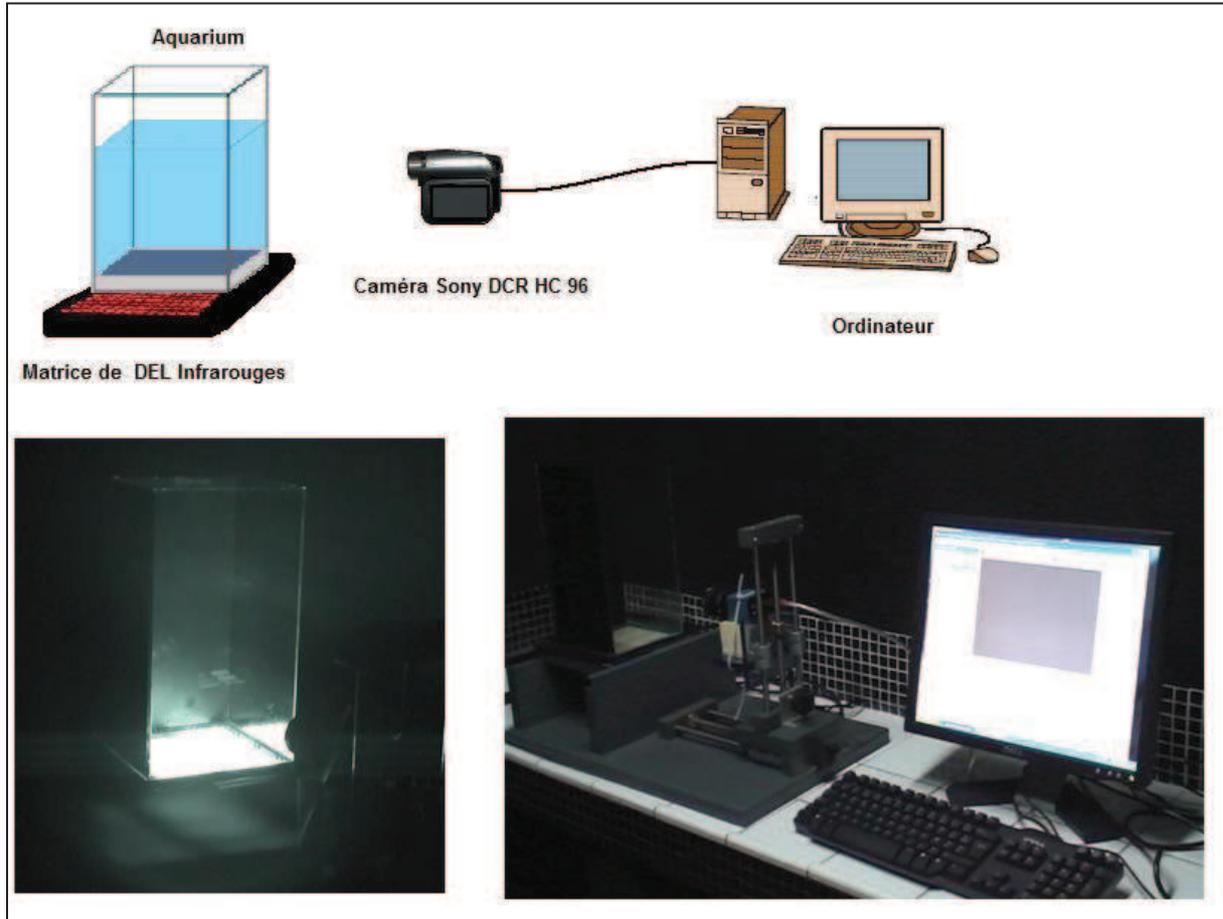
A l'aide d'une loupe binoculaire les femelles et mâles adultes *T. longicornis* sont identifiés, séparés et sélectionnés en fonction de leur intégrité morphologique. Les individus choisis sont ensuite maintenus isolés dans des pondoirs (cylindres creux en plexiglas fermés par de la soie de 200 μm), eux-mêmes replacés dans la glacière. L'oxygénation des individus prélevés est assurée par des pompes à air. Ainsi, ces organismes sont « déstressés » à l'obscurité, pendant environ 5 h avant expérimentation.

3.3.3 Acquisition des enregistrements

Vingt minutes avant le début de l'enregistrement vidéo, une dizaine de copépodes mâles ou femelles est placée dans un aquarium de dimension 15cm x 15 cm x 15 cm, contenant l'eau de mer filtrée. Ce rapport volume /nombre d'individus relativement important a été choisi afin d'obtenir des fragments de trajectoires assez longs (fragment sans contact avec un congénère ou avec les parois de l'aquarium).

Les expériences sont effectuées la nuit, dans une pièce noire afin d'éviter d'une part les effets de la lumière visible sur le comportement et d'autre part de respecter le rythme biologique de ces animaux. Les mâles et les femelles libres sont filmés séparément pour éviter l'influence potentielle des interactions inter-sexe (Doall et al ; 1998 ; Weissburg et al, 1998 ; Goetze et Kiorboe, 2008), pendant environ 60 mn sous lumière infrarouge (émettant à une longueur d'onde de 880 nm), au moyen d'une caméra sensible à ce rayonnement (figure 12). Des expériences préliminaires ont été réalisées pour tester un éventuel effet de la lumière

infrarouge sur l'activité natatoire de *T. longicornis*. Aucune répulsion ou attractivité vis à vis de ce facteur n'a été détecté.



Sony DCR HC 96

Résolution temporelle: 40 ms

Résolution spatiale: 720x576 pixels

Figure 12: Schéma du montage et matériels utilisés en laboratoire

Une fois l'expérimentation terminée, les copépodes sont conservés dans du formol pour être mesurés ultérieurement grâce à l'utilisation d'« ImageJ », un logiciel d'analyse et de traitement d'images.

3.3.4 Matériels utilisés et obtention des trajectoires

A partir des vidéos enregistrées sur cassette mini DV, les films sont numérisés et traités pour améliorer leur qualité visuelle, grâce au logiciel Adobe® Premiere® Pro (figure 13), programme de capture, de montage et de traitement vidéo.

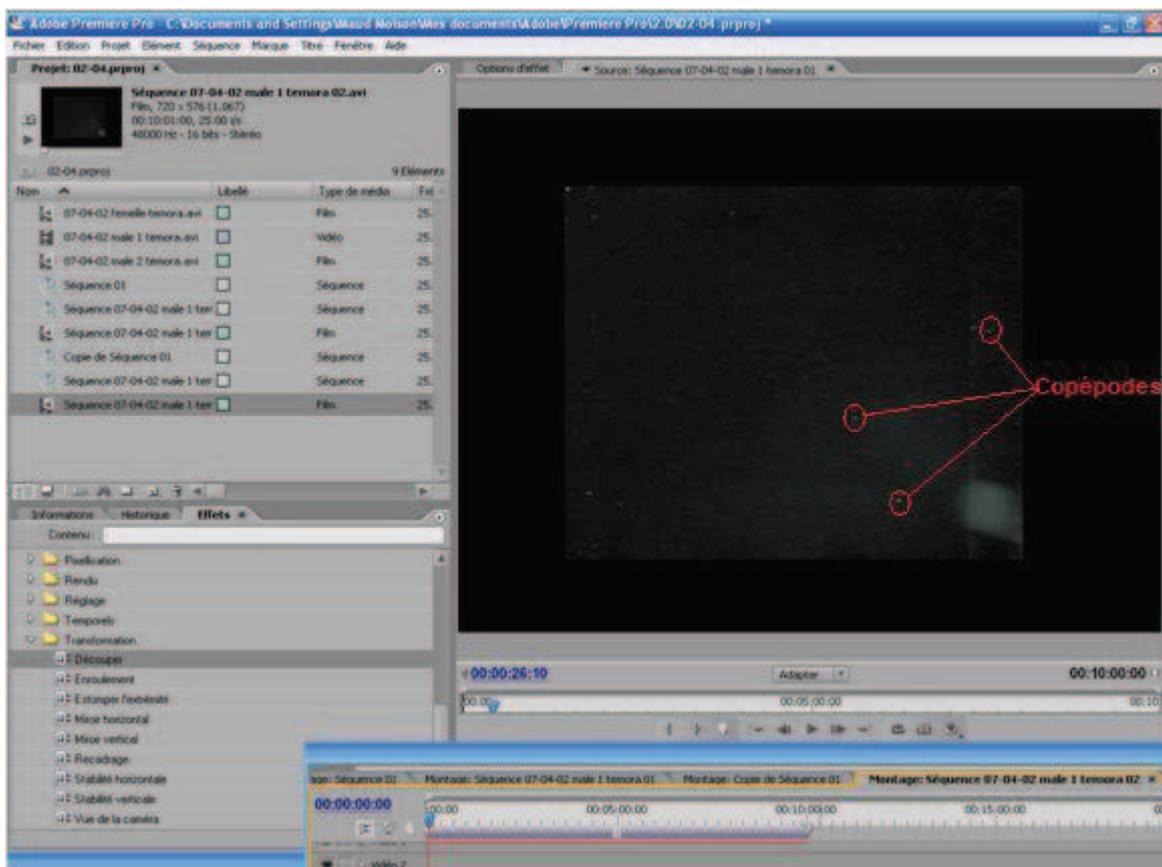


Figure 13 : Interface du Logiciel *Adobe® Premiere® Pro* et exemple du type d'image obtenue

Les trajectoires en deux dimensions sont ensuite extraites image par image préférentiellement de façon automatique grâce à l'utilisation de Labtrack (figure 14) (logiciel de suivi des

d'objets mobiles) lorsque la qualité de l'image le permet. Néanmoins, en présence de proies il devient impossible d'utiliser ce programme. En effet, le logiciel ne fait pas la distinction entre les différents types de particules en mouvement. L'extraction des trajectoires est donc réalisée manuellement à l'aide du logiciel de traitement d'image « TrackIt » (Iguana, v. 2.0).

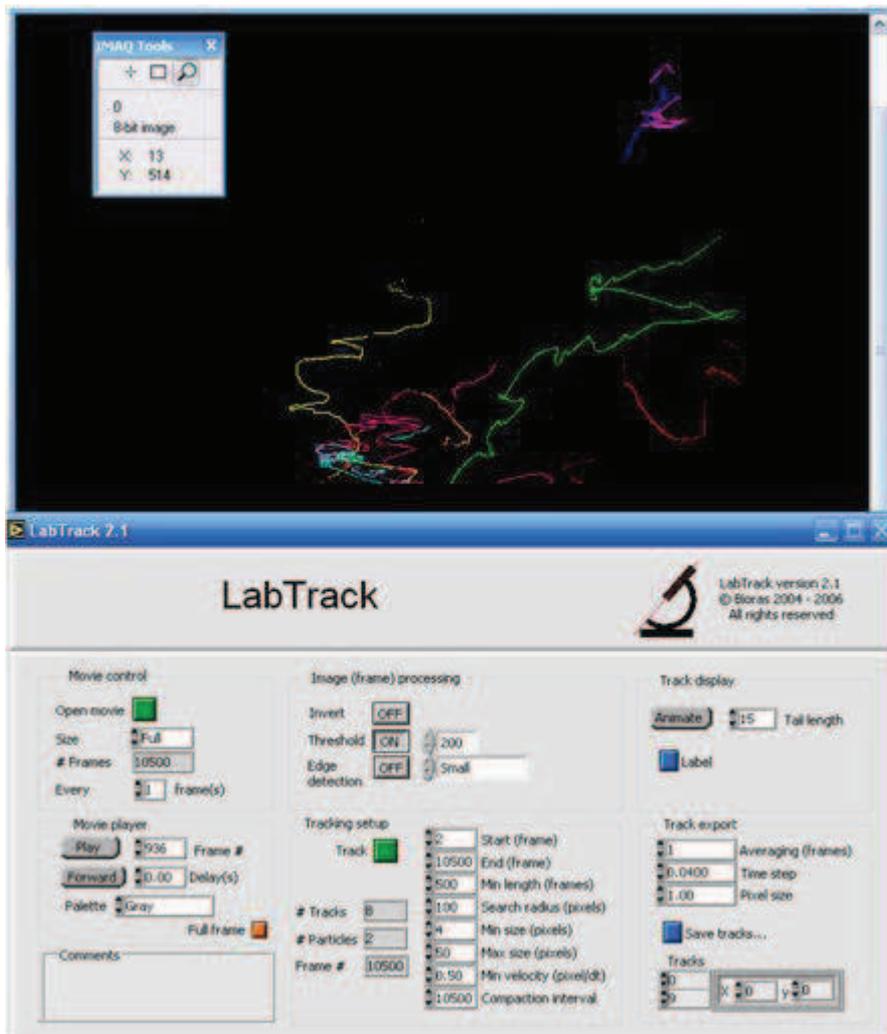


Figure 14 : Interface du Logiciel Labtrack présentant quelques trajectoires extraites

Les données sont stockées sous forme de coordonnées spatiales x et y. Seules les trajectoires de plus de deux secondes sont considérées de manière à obtenir des résultats statistiquement significatifs. L'analyse numérique a été appliquée sur une centaine de séquences en moyenne, obtenues grâce à l'examen de 90 000 images environ et ce pour chaque condition expérimentale et chaque sexe.

IV. Méthodes d'analyse



IV. METHODES D'ANALYSE

Les coordonnées horizontales (x) et verticales (y) des trajectoires de nages sont extraites à partir des enregistrements vidéo bidimensionnels. Les vecteurs (x, y) obtenus sont ensuite utilisés pour caractériser l'activité natatoire de *Temora longicornis*. Pour cela ces données sont, au préalable, soigneusement choisies en fonction de certains critères. Seuls les fragments de trajectoires dont la durée dépasse deux secondes (soit d'une longueur supérieure à 250 points) ont été considérés. Cette valeur limite permet le calcul de mesures de mouvement sur un laps de temps suffisamment grand pour que les analyses soient statistiquement significatives. De plus, parmi ces trajectoires, sont retenues uniquement celles ne contenant aucun contact (ni rencontre avec un congénère, ni proximité d'une paroi). Ainsi, après sélection, les différentes analyses sont appliquées à un total d'environ 100 séquences, décrites par l'ensemble des 10 spécimens, pour chaque expérimentation. Les calculs de ces analyses statistiques et dynamiques sont élaborés à l'aide du logiciel de programmation « Matlab ».

4.1 Analyse statistique

4.1.1 Forme des trajectoires et occupation de l'espace

Le degré de complexité morphologique d'une trajectoire fournit des informations indirectes sur les stratégies de recherche d'un copépode et leurs efficacités. Un premier paramètre utilisé pour évaluer cette complexité est le ratio NGDR (Net to Gross Displacement Ratio) (encadré 1). Ce calcul représente le rapport entre le Déplacement Net (soit la ligne droite entre le début et la fin d'une trajectoire) et le Déplacement Brut (soit la distance effective totale parcourue par les copépodes, estimée à l'échelle des mesures) (Buskey, 1984). Ainsi, le NGDR fournit une mesure de la linéarité relative des trajectoires de nage des copépodes. Compris entre 0 et 1, un ratio tendant vers la valeur maximale révèle une trajectoire rectiligne; inversement, une valeur proche de zéro indique une forme très complexe. Les ratios NGDR sont calculés avec un pas de temps de 0,04 s.

Encadré 1

Distance instantanée d_i

Soit $X(n)$ la position 2D du copépode au temps n défini par les coordonnées x_n et y_n :

$$X(n) = (x_n, y_n) \quad (1)$$

La distance instantanée d_i est la distance entre les positions spatiales du copépode de l'image i et de l'image $i+1$

$$d_i = \|X(i) - X(i - 1)\| \quad (2)$$

$$\text{Soit } d_i = \sqrt{[a(x_{i+1} - x_i)]^2 + [b(y_{i+1} - y_i)]^2} \quad (3)$$

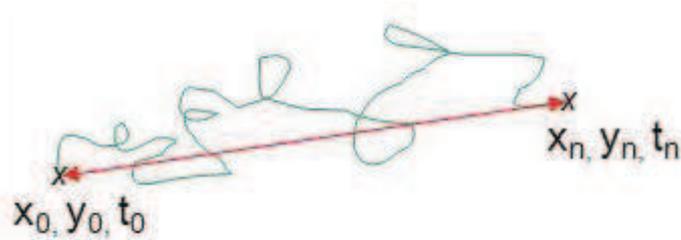
avec a et b respectivement les valeurs en millimètre de la largeur et de la hauteur d'un pixel.

Net to Gross Displacement Ratio NGDR

$$NGDR = \frac{\text{Déplacement net}}{\text{Déplacement brut}} \quad (4)$$

$$\text{Soit } NGDR = \frac{\sum_{i=2}^n d_i}{\|X(n) - X(1)\|} \quad (5)$$

avec n le nombre de points (c'est-à-dire le nombre d'images) contenus dans la trajectoire



(—)Déplacement net

(—)Déplacement brut

Malgré son utilité, le NGDR est limité par sa dépendance d'échelle et n'est donc pas toujours très précis (Dodson et al, 1997; Seuront et al, 2004a). C'est pourquoi, les « angles instantanés » (A_i) sont aussi calculés (encadré 2). L'angle instantané est la mesure de la différence de directions entre deux déplacements instantanés successifs. La tendance des copépodes à rester dans une zone plus ou moins restreinte est évaluée par l'estimation de l'importance des changements d'orientation. Ainsi, la mesure des angles instantanés permet d'estimer l'efficacité avec laquelle le copépode explore un volume d'eau. Enfin, le rendement des déplacements lors de l'exploration du milieu peuvent être approfondis en calculant le volume d'eau analysé par les copépodes. Ce volume correspond tout simplement aux nombres de positions spatiales différentes occupées par les copépodes lors de l'expérience.

Ainsi, avec la forme générale des trajectoires, les changements d'orientation et la surface totale explorée, nous avons une bonne idée de l'efficacité de la stratégie de nage adoptée par le copépode dans un milieu donné.

Encadré 2

Vitesse instantanée V_i

Soit V_i la vitesse instantanée au temps i :

$$V_i = \frac{d_i}{t} \quad (1)$$

avec t la résolution temporelle de la caméra soit 25 i.s^{-1}

Angle instantané A_i

$$\sin(z) = \frac{\|\vec{v}_i \wedge \vec{v}_{i+1}\|}{\|\vec{v}_i\| \|\vec{v}_{i+1}\|} \quad (2)$$

$$\cos(z) = \frac{\vec{v}_i \cdot \vec{v}_{i+1}}{\|\vec{v}_i\| \|\vec{v}_{i+1}\|} \quad (3)$$

$$Z = \cos(z) + i \sin(z) \quad (4)$$

Avec les équations 2, 3 et 4, l'angle instantané peut être calculé (en degré) :

$$A_i = \arg(Z) \times \frac{180}{\pi}$$



4.1.2 Analyse des vitesses instantanées

A partir des différentes coordonnées spatiales verticales et horizontales, les vitesses de déplacement des copépodes peuvent aussi être estimées. La résolution temporelle de la caméra étant de 0,04 s, la vitesse instantanée est calculée en divisant le déplacement entre deux images successives par ce pas de temps (encadré 2). Les moyennes ainsi que les maxima de ces vitesses de nage et leurs écart-types correspondant sont calculés sur toute la durée de chaque trajectoire.

Cette première approche de l'analyse de la vitesse de nage des copépodes est approfondie grâce à l'étude de la fonction de densité de probabilité (Pdf) des vitesses instantanées (encadré 3). L'intégrale de cette fonction entre deux bornes représente la probabilité de la variabilité d'être entre ces bornes. La Pdf décrit l'évolution de la densité de probabilité de cette variable aléatoire. Cette représentation met en évidence notamment la distribution des événements extrêmes.

Encadré 3**Densité de probabilité Pdf**

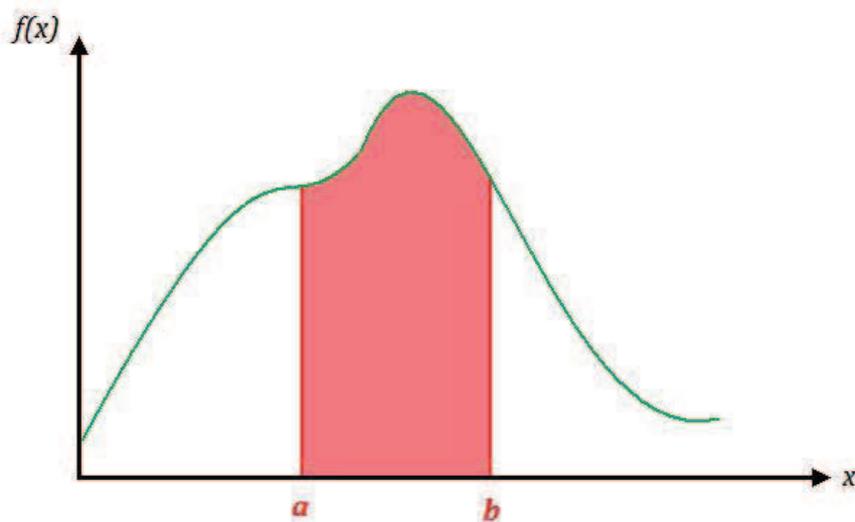
En mathématiques statistiques on appelle densité de probabilité d'une variable aléatoire X réelle continue une fonction f :

- positive ou nulle sur \mathbb{R} ;
- intégrable sur \mathbb{R} ;
- vérifiant $\int_{\mathbb{R}} f(t) dt = 1$ (1)

La probabilité $P(a < X \leq b)$ se calcule alors par la relation suivante :

$$P(a < X \leq b) = \int_a^b f(t) dt \quad (2)$$

La probabilité d'être dans un intervalle (a, b) est l'aire sous la courbe f entre a et b :



Cette première approche statistique met en évidence les vitesses de nage préférées et les occurrences rares. Néanmoins toutes les vitesses instantanées sont considérées de la même façon, sans prendre en compte l'ordre des événements. Ces analyses, bien que très utiles, nous font perdre l'information chronologique. L'étude d'une série temporelle peut alors être réalisée grâce à l'analyse de la densité spectrale d'énergie. Dans ce cadre, le spectre d'énergie associé à la fréquence est définie comme la transformée de Fourier de la fonction d'autocorrélation (encadré 4). Dans cette étude, la densité spectrale d'énergie est calculée en appliquant la transformée de Fourier à la série de données des vitesses instantanées (Kantz et Schreiber, 1997).

Cette fonction représente la façon dont l'énergie, associée à ce processus, est répartie sur toute la gamme des fréquences. Ainsi, la présence de pics dans le spectre correspond à des fréquences caractéristiques des vitesses de déplacement, pouvant être associées à des forçages périodiques. En outre, l'évolution de la courbe de cette fonction peut parfois être comparée à une loi de puissance. Par exemple, si la particule étudiée suit un mouvement Brownien la pente de cette loi sera égale à 2. Inversement, si cette pente est différente de 2, alors le processus peut alors être comparé à un mouvement Brownien fractionnaire, un mouvement de Lévy (Samorodnitsky, 2006) ou bien encore à une marche aléatoire multifractale (Schmitt et Seuront, 2001). Enfin, si la pente est nulle (chaque fréquence ayant la même énergie) alors le spectre reflète un processus sans mémoire et il est définie comme « bruit blanc » (Bendat et Piersol 2000).

Encadré 4**Spectre d'énergie $E(f)$**

Le spectre d'énergie associé à la fréquence peut être estimé comme la transformée de Fourier de la fonction d'autocorrélation:

$$E(f) = \frac{1}{\pi} \int_0^{\infty} \cos(ft) C(t) dt \quad (1)$$

ou $C(t)$ est la fonction d'autocorrélation.

Pour les trajectoires bidimensionnelles, le spectre d'énergie de la trajectoire est estimé comme étant la demi-somme du spectre de puissance de chacune des coordonnées:

$$E(f) = \frac{1}{2} (E_x(f) + E_y(f)) \quad (2)$$

Le spectre d'énergie est utilisé pour mettre en évidence de possibles pics de fréquences associés à des forçages périodiques ou pour déterminer l'intervalle de fréquence sur laquelle le spectre d'énergie suit une loi de puissance :

$$E(f) = K f^{-\beta} \quad (3)$$

Où K est une constante et β est l'exposant associé à l'intervalle de fréquence considérée.

Si la particule présente un mouvement Brownien alors l'équation 3 est vérifiée et $\beta = 2$. Si l'équation (3) est vérifiée et $\beta \neq 2$ alors le processus décrit une diffusion anormale qui peut être de types différents, par exemple :

- _ mouvement Brownien fractionnaire
- _ marche aléatoire corrélée
- _ vol de lévy
- _ marche aléatoire multifractale

Une particule, ou un organisme, en mouvement aléatoire dans un volume explore ce milieu : on dit qu'il « diffuse » et on appelle le processus collectif obtenu, s'il y a beaucoup de particules, une diffusion. La diffusion classique, appelée « normale » est obtenue lorsque la particule effectue un mouvement Brownien : les incréments successifs ne sont pas corrélés et ont une loi de probabilité normale (gaussienne). Dans, tous les autres cas (corrélations dans les incréments, loi de probabilité non-normale) on appelle la diffusion « anormale » (anomalous diffusion).

L'étude du spectre peut nous donner une indication sur la possible diffusion anormale du comportement natatoire des copépodes. Afin de caractériser ce type de diffusion, une généralisation de l'analyse du spectre d'énergie est effectuée. On considère alors les moments d'ordre $q > 0$ de l'amplitude des déplacements, fonction de l'incrément de temps τ (encadré 5).

Encadré 5

Moment d'ordre q : fonctions de structure

Soit $\Delta X(\tau)$ la position incrémentée pour chaque pas de temps τ :

$$\Delta X(\tau) = \|X(\tau + T) - X(\tau)\| \quad (1)$$

$$\langle (\Delta X(\tau))^q \rangle = \langle (\Delta X(T))^q \rangle \left(\frac{\tau}{T}\right)^{S(q)} \quad (2)$$

où « $\langle . \rangle$ » signifie moyenne statistique, T est une grande échelle fixe et S (q) est la fonction « moment ».

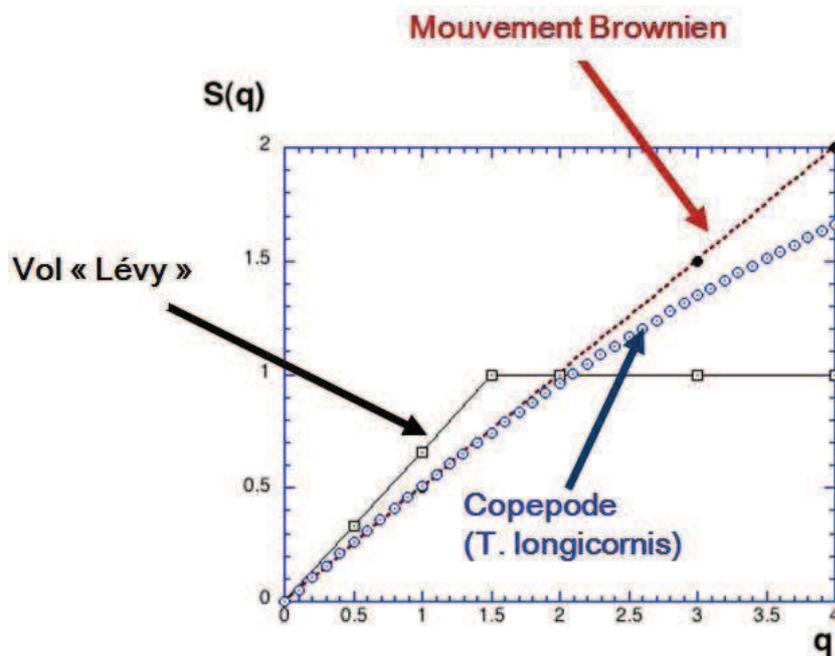


Schéma des différentes représentations des moments d'ordre q pour trois types de marches classiques : le mouvement Lévy, le mouvement Brownien et la marche aléatoire fractale ; d'après Schmitt et al, 2001.

La fonction moment $S(q)$ est estimée à partir des ces analyses statistiques pratiquées pour des moments croissants et permet de caractériser statistiquement une marche aléatoire. Ainsi lorsque $S(q)$ est linéaire, la trajectoire appartient aux processus monofractals. Plus particulièrement si $S(q) = q/2$ il s'agit alors du mouvement Brownien (ou diffusion « normale »). Ce modèle a été largement utilisé pour caractériser les déplacements d'organismes dans le milieu (Dicke et Burrough, 1998). Si $S(q)$ est linéaire avec une pente différente, on a un mouvement Brownien fractal. Si $S(q) > q/2$, le phénomène est appelé superdiffusion et peut être le résultat de processus de transport actif. A l'inverse si $S(q) < q/2$, la particule présente une subdiffusion. La subdiffusion semble être le reflet de l'encombrement particulière du milieu environnant. La plupart des diffusions rencontrées dans la pratique, sont foncièrement « anormales »: c'est le cas des « vols » de Lévy, où $S(q)$ est bilinéaire, ou encore, de la marche aléatoire caractérisée par une fonction $S(q)$ non linéaire. Ce dernier cas de figure reflète une complexité de la trajectoire, avec des corrélations à long terme, associées à un effet de mémoire de l'amplitude de la distance qui sépare des images successives. Ce type de processus est appelé marche aléatoire multifractale (Schmitt et Seuront, 2001; Bacry et al; 2001).

Les résultats obtenus par ces différentes applications sont complémentaires, permettant une description plus exhaustive du déplacement des copépodes.

4.2 Analyse dynamique symbolique

4.2.1 Principes de l'analyse symbolique

La dynamique symbolique est une manière d'étudier et de caractériser la complexité d'un système discret contenant un nombre fini de symboles. Cette méthode peut être appliquée à l'étude des déplacements des organismes, si l'on considère qu'une trajectoire peut être codée en une séquence de symboles (ou lettres). Ainsi, cette approche est bien adaptée à l'étude du comportement animal (Cole, 1995 ; Kafetzopoulos et al, 1997 ; Harnos et al, 2000 ; Faure et al, 2003 ; Bartumeus et al, 2003...), et particulièrement pour les études de copépodes (Costello et al, 1990 ; Marrase et al, 1990 ; Mazzochi et Paffenhofer, 1999; Titelman, 2001 ; Schmitt et al, 2006 ; Moison et al, 2009...). En effet, l'activité natatoire des copépodes peut être considérée comme une succession variable de déplacements lents, de déplacements rapides et de périodes de repos dont les durées et les intensités oscillent au court du temps. Ce comportement potentiellement chaotique peut alors être « simplifié » en discrétisant les trajectoires en fonction du paramètre vitesse. À chaque image, donc pour chaque pas de temps, est assignée, sur la base des valeurs de la vitesse instantanée, une lettre correspondant à un état de nage. Trois états ont ainsi été identifiés dans notre travail: la nage lente, la nage rapide, et les pauses respectivement identifiées dans cette étude par les lettres *L*, *R*, *P*. Chacun de ces symboles correspond à un comportement, une fonction vitale. Outre la « simplification » de la démarche, l'analyse symbolique permet donc une approche plus fonctionnelle de l'activité natatoire du point de vue écologique. L'utilisation de ce formalisme par les états de nages de copépodes a été initiée par Schmitt et al. (2006). Depuis cette approche a été reprise par notre groupe de façon régulière : voir Vandrome et al. (2009) pour

les protistes et Dur et al. (2009), Michalec et al. (2009) et Moison et al, 2009 pour les copépodes.

4.2.2 Définition des états de nages

Les périodes de pause (*P*) se définissent comme des périodes de repos où aucun mouvement d'appendices n'est visible. Bien que, chez beaucoup de copépodes, cet état se visualise par une chute lente de l'organisme, *Temora longicornis* montre très peu de phase de coulée et reste pratiquement immobile (Tiselius et Jonsson, 1990). C'est pourquoi, dans cette étude, cet état est caractérisé par une vitesse nulle.

La nage rapide (*R*) désigne ici les situations pour lesquelles le déplacement instantané entre deux images est plus grand que la propre taille du corps du copépode; cela équivaut en moyenne à un seuil de 25 mm.s^{-1} . Cette valeur seuil est conforme aux valeurs de vitesse attribuées aux comportements de saut et de fuite (voir le paragraphe 3.2.1).

Lorsque la vitesse n'atteint pas ce seuil, mais n'est pas nulle, le comportement est considéré comme un déplacement lent (*L*) et correspond à l'activité d'exploration de l'environnement et à l'activité de nutrition.

4.2.3 Entropies et prédictibilité

Par analogie avec la théorie de l'information, la partition de lettres (ici *L*, *P* et *R*) peut être considérée comme un alphabet. Dans le contexte de la dynamique symbolique développée ci-dessus, le comportement est alors codifié comme une séquence de lettres choisies parmi cet alphabet et, un fragment de trajectoire peut être considéré comme une « sous-séquences »,

appelé aussi « mot ». La quantité d'information portée par ce mot est alors fonction de sa probabilité d'occurrence. Plus la probabilité est grande plus la quantité d'information est faible et inversement. La répartition de ces mots est caractérisée par la valeur de l'entropie de Shannon (encadré 6) (Shannon, 1951; Eckmann et Ruelle 1985; Ebeling et Nicolis, 1991). Ainsi, l'entropie de Shannon est maximale lorsque les mots sont distribués de façon uniforme avec la même probabilité et indépendamment des uns des autres (cas d'une séquence de Bernoulli). En revanche l'entropie est minimale lorsqu'un seul choix est possible. Cette théorie de l'information est appliquée à nos trajectoires discrétisées en symboles, « les mots » étant ici composés des lettres *L*, *P* et *R*. Le calcul de l'entropie de Shannon à partir des différentes trajectoires permet de mesurer alors, l'incertitude lors de la prédiction du schéma stratégique du comportement des copépodes.

On considère également l'entropie des *n*-grammes, interprété comme l'excès d'entropie associée à l'ajout de symbole pour un mot de longueur *n* (encadré 6) (Ebeling et Nicolis, 1991). Cette quantité est une mesure de l'incertitude de la prédiction de l'état futur, sachant l'historique des états précédents. Si le système a une mémoire, l'entropie diminue reflète d'un renforcement de la prévisibilité.

Encadré 6

Entropie de Shannon :

Soit une séquence de λ différent symboles (ou lettre) $A = (A_1..A_\lambda)$:

Si on considère la fréquence relative d'une séquence $(A_1..A_n)$ et sa probabilité associée $p(A_1..A_n)$, l'entropie pour chaque block de longueur n permet alors de caractériser la variabilité de ces séquences de longueur n selon la formule:

$$H_n = -\sum p(A_1..A_n) \log_\lambda p(A_1..A_n) \quad (1)$$

Pour des séquences de Bernouilli ou chaque lettre est choisie avec la même probabilité $1/\lambda$ et indépendamment des unes des autres, chaque séquence de longueur n a une probabilité de λ^{-n} et il existe λ^n séquences possibles, ainsi $H_n = n$, ce qui est la valeur maximale de l'entropie.

Entropie de Shannon classique : pour $n = 1$, $H_1 = H$

L'entropie des n-grammes :

$$h_n = H_{n+1} - H_n \quad (2)$$

Pour les séquences de Bernouilli $h_n = 1$ ce qui révèle une imprédictibilité maximale.

Moyenne de la prédictibilité d'un état précédé par n états :

$$r_n = 1 - h_n \quad (3)$$

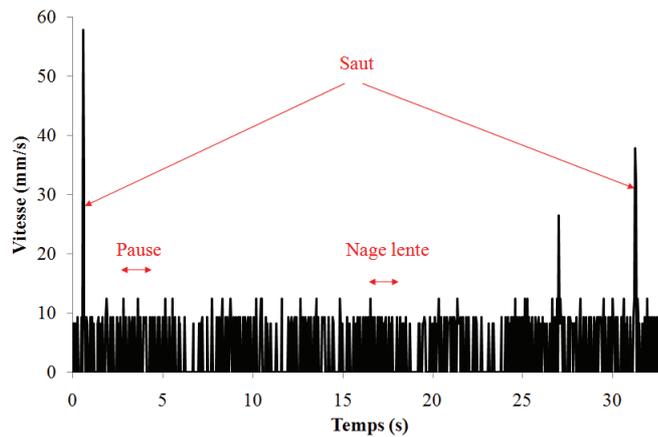
4.2.4 Transition entre les différents états

Comme expliqué ci-dessus, le comportement dynamique est réduit à une succession de symboles. Une trajectoire d'une longueur n (soit n images analysées) est codée en une séquence de longueur n , grâce aux symboles L , P , R , représentant les trois états de comportements choisis. Afin de modéliser simplement la dynamique symbolique, il est possible de calculer le nombre de transitions d'un état particulier à un autre état particulier. De ce fait, le schéma natatoire des copépodes peut alors être caractérisé par les probabilités de transition entre chaque activité (encadré 7). Par exemple, $p(L/P)$ est la probabilité d'entrée dans l'état L , sachant que l'état actuel est P . Ainsi dans un système contenant trois états possibles, il existe six transitions différentes. La probabilité de chaque transition est calculée pour chacune des trajectoires, puis moyennée sur l'ensemble des trajectoires obtenues pour avoir une moyenne d'ensemble.

Encadré 7

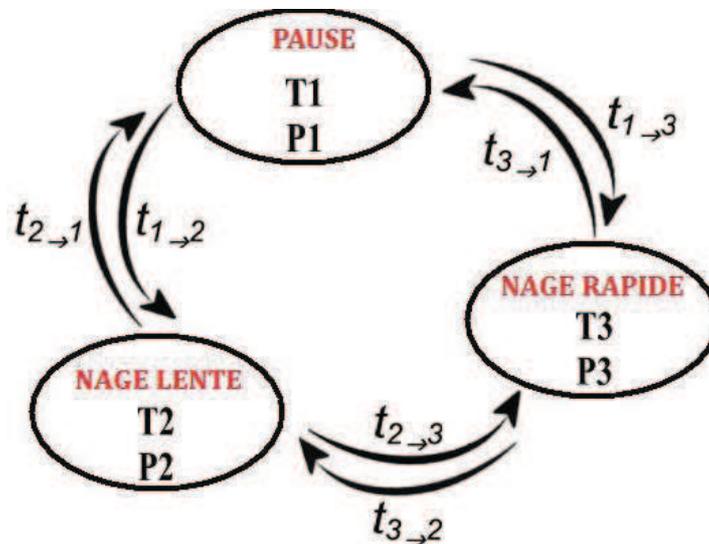
Analyse symbolique : Schéma de la méthode de discrétisation d'une trajectoire

- Sélection des différents états de nage : saut, pause, nage lente en fonction de la vitesse de nage



Exemple: Vitesse de nage d'une femelle *Temora longicornis*

- Schéma d'un système a trois états de nages :



Avec t les différentes transitions, P les temps de résidence, et T les temps d'activité de chacun des états de nage : Nage Lente, Nage Rapide, Pause

Avec par exemple, $t_{2 \rightarrow 1} = Pr\{L \text{ vers } P\}$

4.2.5 Temps d'activité et temps de résidence

A partir de cette même séquence de succession de symboles, il est aussi possible de calculer les temps de résidences dans chaque état. Ce temps correspond aux nombres d'images successives présentant le même symbole, c'est-à-dire le temps total passé dans un état de nage sans transition vers les autres états. Le temps de résidence est en lui-même une variable aléatoire ; et on peut considérer sa densité de probabilité. Ceci permet surtout de caractériser les événements extrêmes de ces temps de résidence.

Le temps d'activité d'un état peut également être estimé. Il correspond au nombre de fois où une lettre donnée apparaît dans la séquence totale analysée. Il désigne ainsi le temps total passé dans l'état symbolisé par cette lettre, au cours d'une trajectoire.

Ces deux paramètres sont aussi calculés pour chaque trajectoire et moyennés sur l'ensemble des trajectoires obtenues.

Ainsi, l'activité natatoire peut être représentée par une séquence de symboles matérialisant les différents états. L'analyse d'une telle séquence appartient alors au domaine de la dynamique symbolique, avec l'étude de leurs propriétés entropiques, du temps de résidence et d'activité dans chaque état, et des probabilités de transition entre les différents états. Cette méthode permet d'une part, de schématiser les stratégies de nages développées par les copépodes et d'autre part, de mettre en évidence l'effet de facteurs externes sur ces différentes propriétés.

4.3 Comparaison des méthodes d'extraction des trajectoires manuelle et semi-automatique

Dans cette étude nous considérons deux types de logiciels pour extraire les trajectoires (Tableau 7) :

_Labtrack

_Track-it

Tableau 7 : récapitulatif des caractéristiques de chacun des logiciels d'extraction des trajectoires

	Avantage (s)	Inconvénient (s)
Labtrack (LT)	Automatique	Pixel le plus lumineux détermine la position de l'objet suivi Taille de la séquence analysée limitée a environ 10 000 images (soit 7 minutes)
Track-it (TI)	Plus précis Possibilité de choisir l'objet suivi	Manuel

En général, nous utilisons Labtrack, mais du fait du type de vidéos obtenues lors de l'expérience étudiant l'impact de la présence de proies dans le milieu, il a été impossible d'utiliser ce dernier. En effet, ce logiciel ne différenciait pas les copépodes des algues ajoutées dans l'aquarium. C'est pourquoi, pour cette expérience, les trajectoires ont été extraites manuellement à l'aide du logiciel Trackt-It.

Méthode expérimentale

Au préalable, une expérience a été effectuée afin de comparer l'efficacité des deux méthodes : semi-automatique grâce à Labtrack, ou manuel via Track-it. Cette expérience a été montée en collaboration avec la plate-forme nationale de Métrologie Optique de Lille (MeOL)*.

Dans un premier temps, les copépodes ont été capturés, sélectionnés et acclimatés à Wimereux. Les individus choisis ont été emmenés à Lille dans une glacière, contenant de l'eau de mer filtrée, et sous oxygénation grâce à des pompes à air. Des copépodes mâles et femelles *Temora longicornis* ont été filmés à l'aide d'une caméra rapide à haute cadence (1000 images.s⁻¹) et à haute résolution (1600 x 1200 pixels), la Phantom V9. Dans un deuxième temps, les trajectoires sont extraites en coordonnées x, y , à l'aide des deux méthodes utilisant Track-it ou labtrack. Une séquence d'une seconde (soit 1000 images) comprenant une période de nage rapide a été analysée.

A partir de ces coordonnées les vitesses instantanées V_i ont été calculées :

Soit $X(n)$ la position 2D du copépode au temps n défini par les coordonnées x_n et y_n :

$$X(n) = (x_n, y_n) \quad (1)$$

Soit V_i la vitesse instantanée au temps i :

$$V_i = \frac{X(t_i+h) - X(t_i-h)}{2h} \quad (1)$$

avec h le pas de temps minimal.

* www.meol.cnrs.fr

Résultats et discussion

Les deux trajectoires obtenues par les deux méthodes (figure 15) se superposent bien. En ce qui concerne la position spatiale, les résultats obtenus sont similaires.

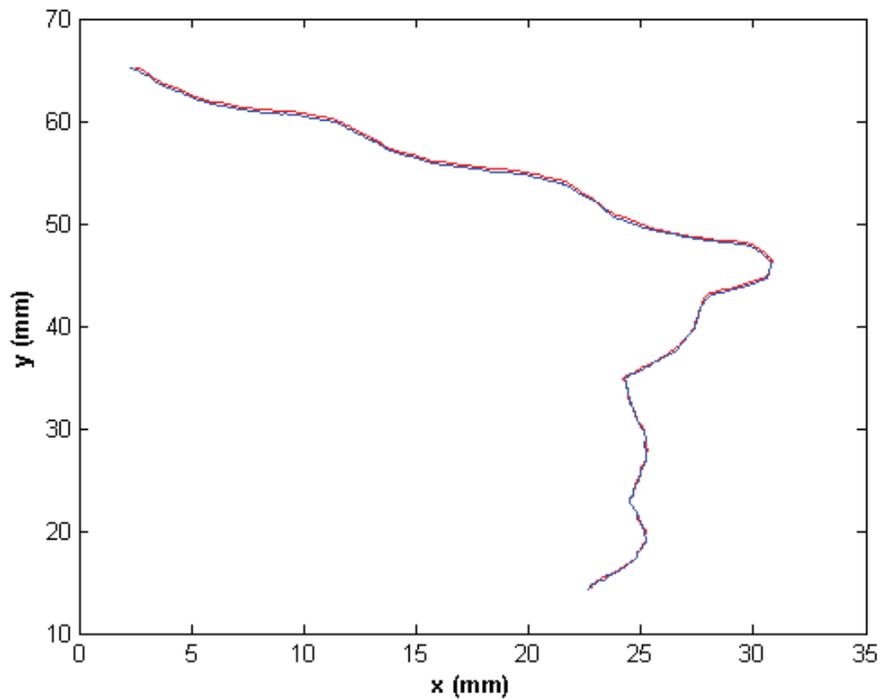


Figure 15 : Trajectoires obtenues par l'utilisation de Track-it (—) et de Labtrack (—)

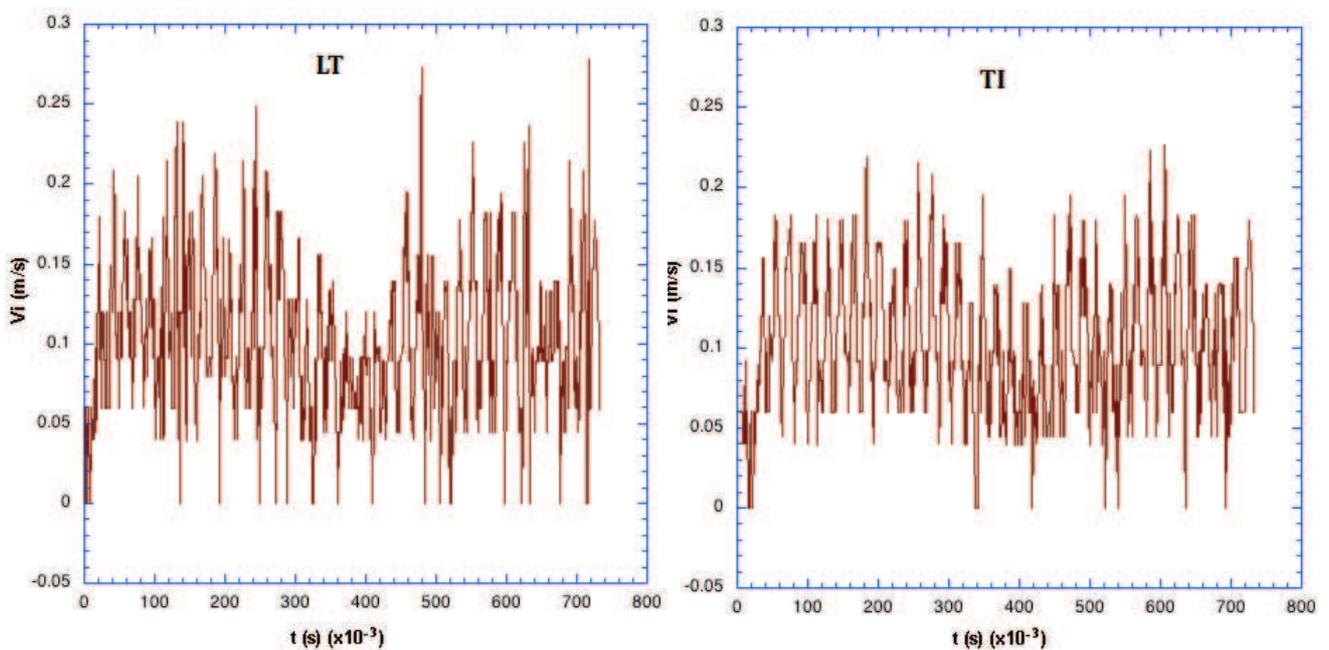


Figure 16 : Valeurs des vitesses instantanées en fonction du temps, estimée en utilisant les données extraites en utilisant le logiciel Labtrack (LT) et Track-it (TI).

Tableau 8 : Valeurs des vitesses instantanée moyennes (Vitesse moy.) et maximales (Vitesse max.) pour les deux méthodes

	Labtrack (LT)	Track-it (TI)
Vitesse moy. (cm/s)	10.3 ± 6.4	10.2 ± 5.4
Vitesse max. (cm/s)	27.8	22.7

Quelle que soit la méthode considérée, le calcul de la vitesse instantanée révèle une forme très bruitée, avec la présence de nombreux pics (figure 16). Mais la méthode Labtrack donne des résultats relativement plus bruités. Bien que légèrement plus élevée pour les données extraites avec Labtrack, les vitesses instantanées moyennes présentent des résultats très similaires de l'ordre de 10 cm.s⁻¹ (tableau 8). Néanmoins, la valeur maximale est nettement différente, beaucoup plus forte avec la méthode semi automatique (environ 28 cm.s⁻¹) par rapport à la méthode manuelle (23 cm.s⁻¹).

Les caméras rapides donnent accès à la trajectoire avec une grande précision, permettant ainsi d'estimer l'accélération. Or, cette dernière est une quantité sans doute très importante pour le comportement de fuite des copépodes face à leurs prédateurs. L'analyse de l'accélération (non présentée ici) a montré les mêmes types de résultats. Globalement, l'accélération moyenne est de l'ordre de 10G, mais comme pour la vitesse, les estimations sont très bruitées et les valeurs sont plus élevées et plus bruitées avec la méthode utilisant Labtrack.

Conclusion :

Les deux méthodes utilisées présentent le même type de résultats en ce qui concernent les calculs des positions spatiales et des vitesses moyennes. Néanmoins, pour l'estimation des valeurs maximales, les deux procédés ne sont pas en accord. Ceci ne gêne pas dans l'étude dans la mesure où nous utilisons toujours le même logiciel pour une expérience donnée.

*V. Effet de
différents facteurs
environnementaux*



V. EFFET DE DIFFERENTS FACTEURS

ENVIRONNEMENTAUX

5.1 Réponse à la variation de salinité

Introduction

La salinité est un facteur souvent étudié et connu pour avoir un effet non négligeable sur le zooplancton, et en particulier les copépodes, tant du point de vue individuel que de point de vue populationnel. L'influence de ce facteur est variable suivant l'espèce considérée, et surtout suivant sa niche écologique. Ainsi, certaines espèces soumises à de fortes amplitudes salines montrent une adaptation importante à ce stress environnemental, impliquant une grande tolérance à un large spectre de salinité (Hirche et al, 2003). Inversement, les espèces sténohalines ne présentent qu'une tolérance étroite aux variations de salinité, des diminutions localisées de ce paramètre pouvant être préjudiciables du point de vue de leur fitness (valeur reproductive, sélective) et responsable d'isolement des populations pour un habitat donné (Gaudy et al, 2000). Les variations de ce facteur abiotique influent sur le temps alloué à la nutrition (taux de filtration et taux de prédation) (Calliari et al, 2008 ; Li et al, 2008). La fécondité et les paramètres de reproduction (nombre d'œufs, nombre d'éclosions) sont, aussi, négativement affectés par des valeurs extrêmes de salinité (Devreker et al, 2004) ; ainsi que le taux intrinsèque d'accroissement naturel (temps de génération et taux et durée de survie des différents stades) (Gaudy et al, 1986 ; Devreker et al, 2004 ; Calliari et al, 2008 ; Devreker et al, 2009). Par exemple, Holste et al. (2009) ont clairement montré l'impact négatif de l'eau

saumâtre (provenant de la Baltique) sur le succès de reproduction et de survie des jeunes stades de *T. longicornis*. Ainsi, la répartition et l'abondance des copépodes en relation avec leur physiologie et leurs fonctions vitales sont affectées par le facteur salinité et ce d'autant plus que ce dernier se situe loin de leur optimum (Ingole, 1994 ; Matias-Peralta et al, 2005).

En outre, le stress halin agit aussi sur le métabolisme des copépodes. Ainsi, ces organismes montrent une augmentation de la respiration (accroissement de la consommation en O₂) lors de conditions de salinité éloignées de celles de l'habitat normal (Lance 1965; Gaudy et al, 2000; McAllen et Taylor, 2001). La production de matière fécale et notamment de l'excrétion d'ammoniac est aussi affectée par ce paramètre ; dans certains cas extrêmes, la variation de salinité peut même entraîner un arrêt de l'excrétion (Pagano et Gaudy, 1986; Gaudy et al, 2000). Toutes ces modifications importantes du métabolisme peuvent être liées au besoin énergétique supplémentaire alloué à l'osmorégulation et à la lutte contre le stress oxydatif cellulaire. Ceci se traduit, par exemple, par l'augmentation de la production d'enzymes comme la glutathion réductase (GR). Cette dernière joue un rôle essentiel dans la protection cellulaire notamment contre des radicaux libres (dérivés actifs de l'oxygène), en maintenant l'état réduit d'un antioxydant majeur des cellules : le glutathion (Seo et al, 2006). Il a été montré notamment chez une population estuarienne de *T. longicornis* une réduction de l'osmolyte dimethylsulfoniopropionate (DSMP) (composé intervenant dans l'osmorégulation) en réponse à de faible valeur de salinité (Tang et al, 1999 ; Tang, 2000).

Ainsi les copépodes peuvent afficher des dépenses énergétiques considérables, en raison de l'évolution rapide et à grande échelle de paramètres environnementaux, tels que la salinité, qui sont caractéristiques de certains habitats. En conséquence, ce facteur abiotique peut avoir un effet sur le comportement de ces organismes, via le surcoût qu'il est susceptible d'impliquer.

La distribution spatio-temporelle des espèces de zooplancton est fonction, notamment, de leur comportement de migration verticale lié à leur préférence de salinité (Coyle et Pinchuk,

2005). Néanmoins, les différents travaux scientifiques montrent un degré élevé de flexibilité intra-spécifique (suivant l'âge) du comportement de migration verticale ainsi que des variations inter-spécifiques (Lougee et al, 2002). La plupart des organismes zooplanctoniques changent leur distribution verticale en réponse à la présence d'haloclines. Ainsi certaines espèces vont présenter une accumulation à proximité de l'halocline, semblant faire une pause lors de leur migration journalière, ou encore, certains copépodes effectuent une migration nocturne verticale ascendante dans des masses d'eaux riches en chlorophylle et de faible salinité (Pagano et al, 2004). A l'inverse d'autres organismes semblent éviter la stratification en restant dans les couches d'eau plus profondes, plus salées (Lougee et al, 2002). La distribution spatiale et la variabilité de l'abondance interannuelle de *Temora longicornis* au niveau du plateau continental nord-est américain sont négativement corrélées avec les anomalies de salinité de surface (Kane et Prezioso, 2008). En outre, dans certains estuaires, les rythmes de migrations verticales des espèces zooplanctoniques ont une périodicité liée à la marée et non circadienne. Les variations verticales remarquées au cours du cycle des marées suggèrent une stratégie développée par l'espèce pour se maintenir dans l'estuaire, et régulée par les flux d'eau douce et les variations de salinité provoqués par les basculements de marées (Devreker et al, 2008 ; Hough et Naylor, 1991 ; Kimmerer et al, 2002).

En conséquence, la flexibilité comportementale observée lors des migrations verticales et horizontales entre les différentes masses d'eau permet la dispersion et le recrutement ou la rétention, de larves et d'adultes d'organismes planctoniques en général, et estuariens en particulier, dans des milieux écologiquement favorables. La salinité constitue un des facteurs exogènes majeurs servant de repères spatio-temporels ou contrôlant directement les rythmes migratoires (Naylor et al, 2006). Malgré cette constatation, très peu d'études ont porté sur l'influence de la salinité sur l'activité natatoire des copépodes. De plus, ces études étaient effectuées sur des populations subissant de fortes variations de ce facteur abiotique dans leur

milieu (espèces intertidales et estuariennes). Ainsi, *Tigriopus brevicornis*, copépode des flaques d'eau intertidales, présente une réduction de l'activité natatoire lorsqu'il est exposé à des salinités élevées (McAllen et Taylor, 2001). En effet, exposé à des conditions défavorables du milieu (forte salinité, température basse...), cette espèce entre dans une phase de repos en restant dormant dans le creux d'un thalle d'algue ou enterré sous des sédiments (McAllen, 1999 ; McAllen, 2001). *Eurytemora affinis*, copépode estuarien, montre, quant à lui, une augmentation et une diminution de l'activité de nage globale respectivement lors d'une augmentation et une diminution de la salinité. Ce phénomène est peut-être lié au comportement de migration déclenché par des changements de salinité lors des basculements de marée (Seuront, 2006 ; Michalec et al, 2009).

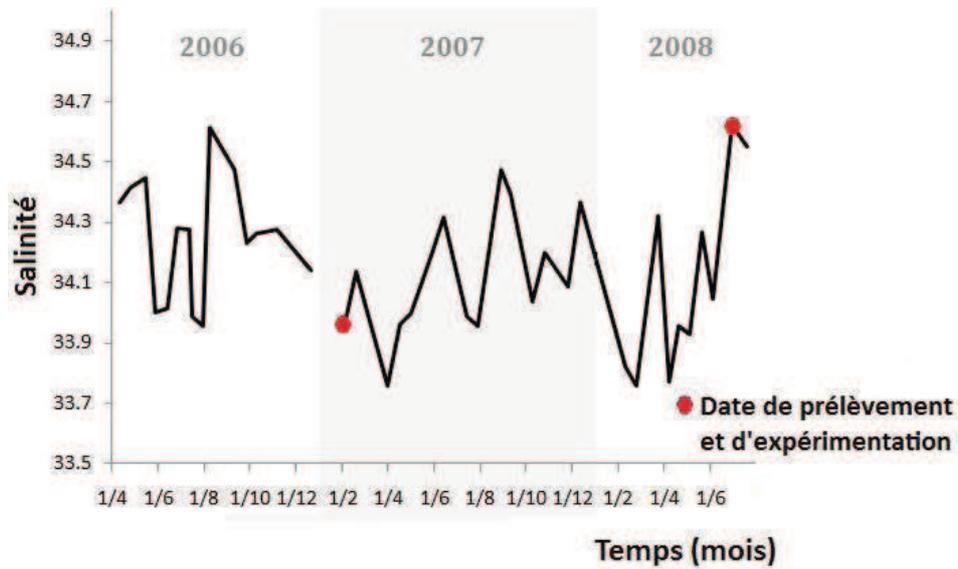
Ainsi, *Temora longicornis* peut présenter une sensibilité au facteur environnemental salinité du point de vue métabolique et physiologique, et montrer une distribution fluctuante en fonction de cette variable abiotique. Influencé par cette dernière, le comportement natatoire de ce copépode peut donc présenter un schéma différent. De plus, la population présente en Manche orientale et prélevée au niveau du point « côte SOMLIT », peut subir des phénomènes de dessalure dus à la présence du fleuve côtier (voir paragraphe 3.1). C'est pourquoi, une étude de l'activité de nage de *Temora longicornis* a été effectuée dans des conditions de salinité similaires à celles de l'environnement côtier de la Manche orientale.

Matériels et méthodes

Deux études ont été conduites de façon identique, l'une en hiver (fin janvier 2007) l'autre en été (fin juillet 2008). Le zooplancton a été prélevé au niveau du point « côte SOMLIT » à l'aide d'un filet à plancton (200 μm) (voir paragraphe 3.3) et conservés dans une glacière pour le transport et l'acclimatation. De l'eau de mer a été aussi prélevée plus au large et filtrée pour l'expérimentation. Les individus *T. longicornis* sélectionnés ont été acclimatés pendant 30 h dans de l'eau de mer de salinité 34,5, à 15°C, dans une salle thermostatée.

La zone d'étude présente une salinité moyenne de 34,1 ainsi qu'un minimum et un maximum respectivement d'environ 33,5 et 35 durant la période d'étude (figure 17 a) et ce sur toute la colonne d'eau, celle-ci présentant une structure relativement homogène (figure 17 b).

(a)



(b)

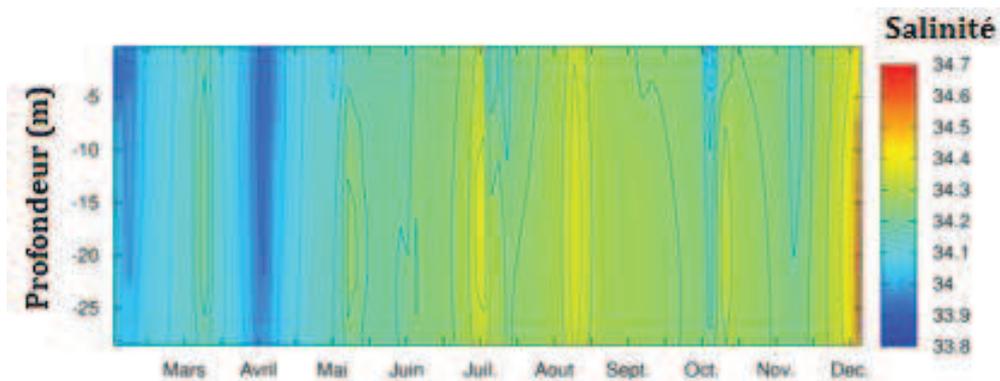


Figure 17 : Évolution de la salinité au niveau du point côte SOMLIT, moyenne (a) et profil le long de la colonne d'eau (b) de la salinité durant la période d'étude, d'après le site SOMLIT (<http://somalit.epoc.u-bordeaux1.fr>).

Les observations de l'activité natatoire de *T. longicornis* ont donc été effectuées plutôt pour trois valeurs de salinités différentes : 33, 34 et 35. Le milieu environnemental était constitué de l'eau de mer prélevée au large (« point large SOMLIT » de coordonnées 50°40'75"N / 1°24'60"E), filtrée, dont la salinité a été ajustée à l'aide d'eau distillée.

Les mâles et les femelles ont été filmés séparément pendant 60 minutes à 15°C, pour chacune de trois conditions testées, avec les mêmes dispositifs expérimentaux décrits dans le paragraphe 3.3.

Les coordonnées horizontales et verticales ont été extraites des vidéos et analysées d'après les méthodes décrites dans le paragraphe 3.4. En moyenne, une centaine de trajectoires (soit 150 000 points environ) ont été analysées pour chacune des conditions expérimentales, soit pour un total de 5 à 10 individus (tableau 9).

Tableau 9: Récapitulatifs des caractéristiques des deux expériences (expérience du 23/01/2007 et expérience du 22/07/2008), pour chaque condition de salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle).

		Salinité	Nombre d'individus testés	Température d'expérience (°C) ±1	Température <i>in situ</i> (°C)	Nombre de points analysés	Nombre de trajectoires extraites	Taille moyenne des individus (µm)
Expérience du 23/01/2007	Mâle	33	7	14.8	10,5	96311	98	1154
		34	7	14.9	10,5	114704	70	994
		35	5	14.8	10,5	107819	47	1228
	Femelle	33	8	14.8	10,5	127996	83	1079
		34	10	15	10,5	248453	136	1004
		35	9	14.5	10,5	155276	96	1055
Expérience du 22/07/2008	Mâle	33	10	15.2	17,7	94943	106	1210
		34	10	15.4	17,7	106647	77	1121
		35	10	15.5	17,7	189790	85	1273
	Femelle	33	10	15.2	17,7	133473	100	1240
		34	10	15	17,7	361209	202	1132
		35	10	15.6	17,7	117578	88	1083

Résultats

Le tableau 10 présente les résultats généraux de l'analyse des trajectoires extraites des expériences visant à caractériser l'activité de *T. longicornis* à trois salinités différentes : 33, 34 et 35.

Tableau 10 : Les vitesses instantanées moyennes (V_{moy}) et maximales (V_{max}) ; ainsi que les angles instantanés moyens (Angle) et le ratio NGDR calculés et moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux expériences du 23/01/2007 (a, c) et du 22/07/2008 (b, d).

(a)

Salinité	Expérience du 23/01/2007					
	Femelle			Mâle		
	33	34	35	33	34	35
$V_{\text{moy}} \text{ (mm.s}^{-1}\text{)}$	1.3 ± 0.2	3.3 ± 0.3	3.5 ± 0.5	2.8 ± 0.3	3.3 ± 0.5	3.5 ± 0.9
$V_{\text{max}} \text{ (mm.s}^{-1}\text{)}$	12 ± 5.8	27.7 ± 13	30.1 ± 9.5	24.4 ± 12.3	35.7 ± 15.4	36.2 ± 18.4

(b)

Salinité	Expérience du 22/07/2008					
	Femelle			Mâle		
	33	34	35	33	34	35
$V_{\text{moy}} \text{ (mm.s}^{-1}\text{)}$	1.3 ± 0.3	3.1 ± 0.3	3.6 ± 0.6	2.9 ± 0.3	3.5 ± 0.4	4 ± 1
$V_{\text{max}} \text{ (mm.s}^{-1}\text{)}$	13.6 ± 5.7	24.1 ± 9.7	36.3 ± 13.2	28 ± 20.8	36.3 ± 13.2	32.2 ± 18.3

(c)

Salinité	Expérience du 23/01/2007					
	Femelle			Mâle		
	33	34	35	33	34	35
NGDR	0.2 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1
Angle (°)	73.1 ± 29.4	109.5 ± 31.9	96.4 ± 30.5	108.7 ± 31.7	111.2 ± 30.4	93.3 ± 30.3

(d)

Salinité	Expérience du 22/07/2008					
	Femelle			Mâle		
	33	34	35	33	34	35
NGDR	0.2 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.2 ± 0.1	0.3 ± 0.1
Angle (°)	73 ± 28.7	109.4 ± 31.5	91.2 ± 31	106.3 ± 31.1	118.2 ± 30.2	98.5 ± 30

Les deux expériences, l'une effectuée en hiver l'autre en été, montrent des résultats similaires et sont en accord avec les études antérieures (van Duren et Videler, 1995 ; Seuront et al, 2004a).

Quel que soit le sexe considéré, le ratio NGDR relativement faible, d'environ 0,3, et la moyenne d'angles instantané élevée, montrent clairement la complexité des trajectoires: la longueur totale des trajectoires est trois à quatre fois plus longue que la distance linéaire entre la position de début et la position de fin (tableau 10). Les trajectoires présentent des formes sinueuses décrivant beaucoup de courbes et des changements de direction importants. De plus, les mâles et les femelles *T. longicornis* présentent une vitesse de nage moyenne d'environ 3 mm.s^{-1} avec des vitesses maximales moyennes supérieures à 30 mm.s^{-1} . Des pics de vitesses très brefs, parfois supérieures à 100 mm.s^{-1} , sont observables, bien que rarement, chez tous les groupes et pour toutes les conditions de salinité (figure 18).

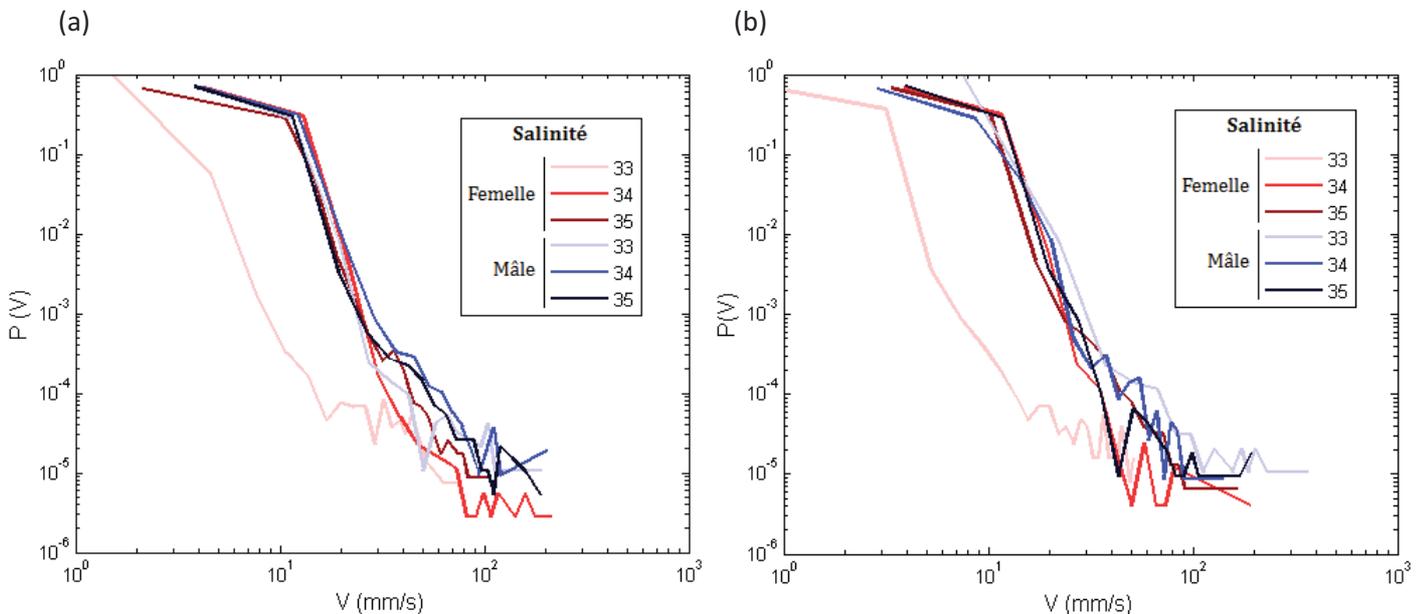


Figure 18 : Fonctions des densités de probabilités de vitesses instantanées calculées à partir des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux manips du 23/01/2007 (a) et du 22/07/2008 (b).

Chez les mâles, aucune différence de comportement n'est révélée par l'analyse des vitesses ou des formes des trajectoires, quel que soit le milieu testé. Avec une moyenne de vitesses de nage de $3,4 \text{ mm.s}^{-1}$, les femelles ne montrent pas de sensibilité particulière aux salinités 34 et 35. Néanmoins, à des salinités de 33, elles semblent présenter des vitesses de nage instantanées plus faibles, de l'ordre de $1,3 \text{ mm.s}^{-1}$, lors des deux expériences (tableau 10 a-b). Cette observation est renforcée par l'analyse des densités de probabilités des vitesses instantanées. Notamment, à des conditions de salinité de 33, les vitesses instantanées extrêmes sont moins fréquentes (figure 18).

L'analyse des spectres d'énergie appliquée aux vitesses instantanées (figure 19 a-b) montre que l'activité de nage de *T. longicornis* peut être considérée comme la superposition d'un grand nombre de fréquences sans pic visible, et donc, sans période de temps dominante spécifique. De plus, les différents spectres d'énergie présentent tous une évolution caractéristique d'une loi de puissance (figure 19 c-d) :

$$y = ax^{-b} \tag{1}$$

avec b égal à environ $\frac{1}{2}$ (tableau 11). Ce type de spectre révèle un processus avec mémoire (pour les trajectoires), invariant d'échelle. Rappelons ici que pour un mouvement Brownien, la vitesse instantanée est un « bruit » ayant donc un spectre plat ($b=0$). Ceci n'est pas le cas pour tout mouvement avec des accroissements indépendants. Les pentes $b > 0$ obtenues ici indiquent donc une corrélation dans la vitesse.

Une fois encore, l'analyse des vitesses instantanées des femelles soumises à une salinité de 33 présente des singularités. Le spectre montre des énergies plus faibles aux fréquences élevées.

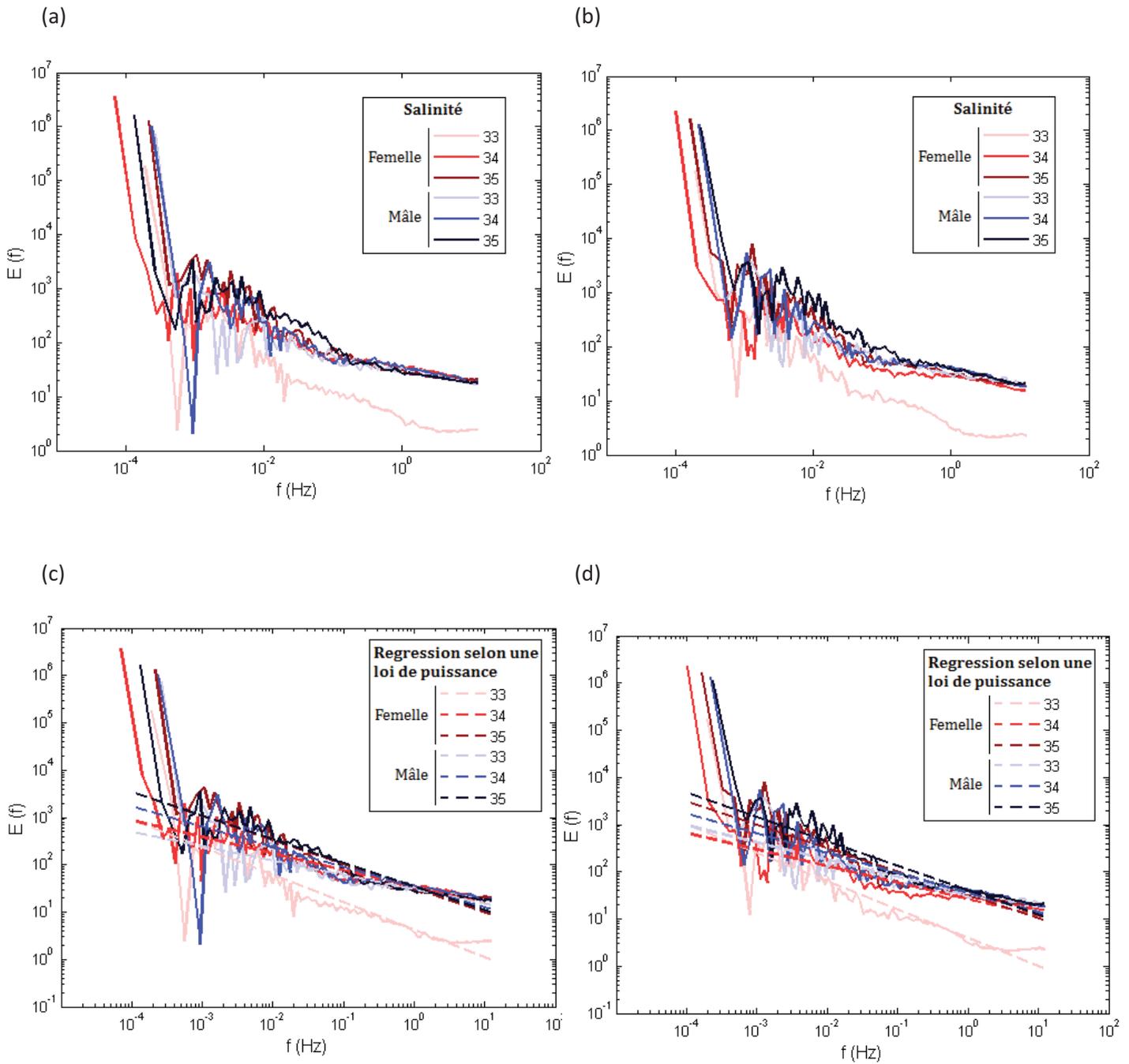


Figure 19 : Spectres d'énergie des vitesses instantanées calculées à partir des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux expériences du 23/01/2007 (a) et du 22/07/2008 (b), ainsi que leurs régressions en loi de puissance.

Tableau 11 : Valeur des exposants b calculées à partir des régressions en loi de puissance de chacun des spectres d'énergie de chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux expériences du 23/01/2007 (a) et du 22/07/2008 (b).

(a)	Expérience du 23/01/2007					
	Femelle			Mâle		
Salinité	33	34	35	33	34	35
b	-0.6	-0.4	-0.5	-0.3	-0.4	-0.5

(b)	Expérience du 22/07/2008					
	Femelle			Mâle		
Salinité	33	34	35	33	34	35
b	-0.6	-0.3	-0.5	-0.4	-0.4	-0.5

Les fonctions des moments calculées pour les trajectoires extraites de chaque expérience sont clairement non linéaires, mais présentent une forme convexe (figure 20). Elles montrent une structure caractéristique des diffusions anormales multifractales (Schmitt et Seuront, 2001). Néanmoins les fonctions des moments calculées pour des conditions de salinités plus faibles présentent une forme curviligne moins prononcée, ce qui peut révéler une tendance à un comportement plus rectiligne (mouvement en ligne droite). Ce type de schéma dit « balistique » chez les copépodes et notamment *T. longicornis* a déjà été montré par Visser et Kiørboe (2006).

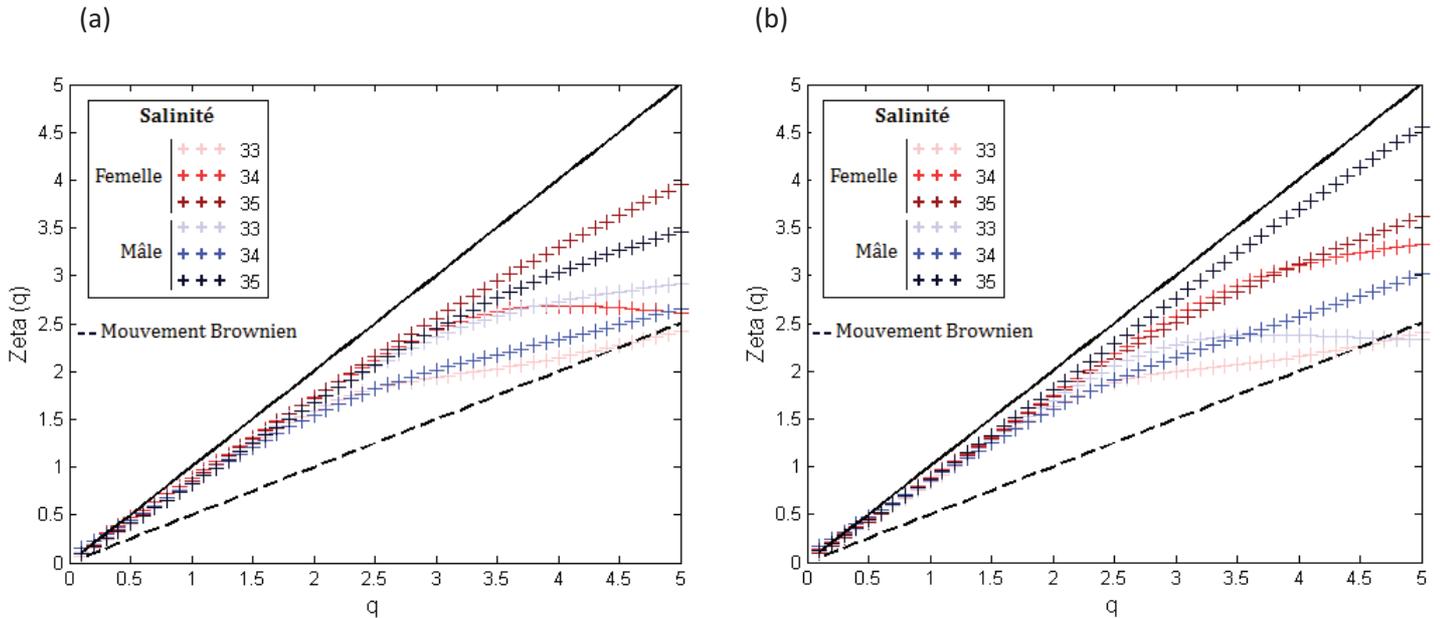


Figure 20 : Fonctions des moments $z(q)$ calculées à partir des coordonnées x et y des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux expériences du 23/01/2007 (a) et du 22/07/2008 (b).

D'un autre côté, l'analyse symbolique met en évidence l'importance des périodes stationnaires chez les adultes mâle et femelle *T. longicornis* (tableau 12). En effet, cette espèce passe environ les deux tiers du temps en moment de pause (le temps total passé en pause est environ égal à 65%), quelles que soient les conditions environnementales testées. Environ 35% du temps total est alloué à la nage lente. La nage rapide constitue un mouvement rare, avec un temps total passé dans cette activité inférieur à 1%. De ce fait, l'animal passe le plus souvent d'une période de pause à un moment de nage lente, et inversement, les pourcentages des transitions entre ces deux types d'activités atteignant pratiquement 100% des transitions totales. Les temps de résidence moyens pour ces trois nages sont relativement courts et de l'ordre de 0,14s, 0,07s et 0,05s respectivement pour les moments de pause, de nage lente et de nage rapide.

Chapitre 5_ Effets de différents facteurs environnementaux

Tableau 12 : Valeurs des temps de résidences moyens (T) et du temps total (P) passé dans chaque état : pause (1), nage lente (2), nage rapide (3) pour chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), lors des deux manips du 23/01/2007 (a) et du 22/07/2008 (b) ; ainsi que les transitions entre chaque état (pause (1), nage lente (2), nage rapide (3)) pour chaque expérience de chaque salinité (33, 34 et 35) et chaque sexe (mâle et femelle), lors des deux manips du 23/01/2007 (c) et du 22/07/2008 (d).

(a)

		Expérience du 23/01/2007					
		Femelle			Mâle		
1	Salinité	33	34	35	33	34	35
	1	T1 (s)	0.16 ± 0.02	0.14 ± 0.02	0.11 ± 0.02	0.17 ± 0.02	0.16 ± 0.03
P1 (%)		68 ± 3	65 ± 4	60 ± 6	71 ± 3	67 ± 4	65 ± 7
2	T2 (s)	0.07 ± 0	0.07 ± 0.004	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.004	0.07 ± 0.005	0.07 ± 0.01
	P2 (%)	32 ± 3	35 ± 4	40 ± 6	29 ± 3	33 ± 4	35.1 ± 7
3	T3 (s)	0.046 ± 0.006	0.043 ± 0.004	0.08 ± 0.022	0.047 ± 0.006	0.052 ± 0.008	0.073 ± 0.025
	P3 (%)	0.04 ± 0.07	0.08 ± 0.09	0.05 ± 0.12	0.03 ± 0.06	0.21 ± 0.25	0.11 ± 0.18

(b)

		Expérience du 22/07/2008					
		Femelle			Mâle		
1	Salinité	33	34	35	33	34	35
	1	T1 (s)	0.15 ± 0.02	0.14 ± 0.03	0.12 ± 0.03	0.16 ± 0.02	0.15 ± 0.02
P1 (%)		67 ± 3	65 ± 5	59 ± 7	70 ± 3	66 ± 3	65 ± 7
2	T2 (s)	0.07 ± 0	0.07 ± 0.01	0.07 ± 0.011	0.07 ± 0.0077	0.07 ± 0.005	0.08 ± 0.02
	P2 (%)	33 ± 3	35 ± 5	41 ± 7	30 ± 3	34 ± 3	14.6 ± 7
3	T3 (s)	0.05 ± 0.01	0.045 ± 0.01	0.07 ± 0.02	0.04 ± 0.003	0.05 ± 0.01	0.05 ± 0.01
	P3 (%)	0.02 ± 0.03	0.15 ± 0.14	0.04 ± 0.1	0.05 ± 0.1	0.15 ± 0.16	0.09 ± 0.16

(d)

		Expérience du 22/07/2008					
		Femelle			Mâle		
1	Salinité	1 (%)	2 (%)	3 (%)	1 (%)	2 (%)	3 (%)
	1	33		49.9 ± 0.1	0.004 ± 0.01		49.85 ± 0.4
34			49.9 ± 0.1	0.03 ± 0.04		49.64 ± 0.4	0.2 ± 0.1
35			49.7 ± 0.3	0.1 ± 0.06		49.7 ± 0.6	0.12 ± 0.1
2	33	50 ± 0.1		0.04 ± 0.04	49.9 ± 0.3		0.03 ± 0.03
	34	50 ± 0.1		0.01 ± 0.01	49.74 ± 0.2		0.09 ± 0.07
	35	49.7 ± 0.2		0.19 ± 0.1	49.8 ± 0.5		0.1 ± 0.4
3	33	0.006 ± 0.008	0.045 ± 0.039		0.087 ± 0.155	0.041 ± 0.107	
	34	0.021 ± 0.027	0.022 ± 0.027		0.125 ± 0.068	0.187 ± 0.107	
	35	0.11 ± 0.07	0.02 ± 0.027		0.07 ± 0.065	0.2 ± 0.23	

(c)

		Expérience du 23/01/2007					
		Femelle			Mâle		
	Salinité	1 (%)	2 (%)	3 (%)	1 (%)	2 (%)	3 (%)
1	33		49.9 ± 0.1	0.002 ± 0		49.87 ± 0.2	0.1 ± 0.1
	34		49.9 ± 0.2	0.06 ± 0.05		49.56 ± 0.4	0.2 ± 0.2
	35		49.8 ± 0.2	0.07 ± 0.072		49.8 ± 0.2	0.05 ± 0.1
2	33	50 ± 0.1		0.05 ± 0.06	49.98 ± 0.2		0.01 ± 0.04
	34	49.9 ± 0.2		0.03 ± 0.04	49.68 ± 0.4		0.19 ± 0.23
	35	49.9 ± 0.2		0.09 ± 0.05	49.9 ± 0.2		0.1 ± 0.2
3	33	0.001 ± 0.003	0.05 ± 0.116		0.041 ± 0.101	0.03 ± 0.163	
	34	0.066 ± 0.023	0.035 ± 0.065		0.159 ± 0.184	0.23 ± 0.163	
	35	0.05 ± 0.11	0.03 ± 0.06		0.04 ± 0.101	0.11 ± 0.09	

L'analyse symbolique ne permet pas de mettre en évidence une influence significative de la variation de la salinité ambiante sur l'activité de nage des adultes mâle *T. longicornis*. En revanche, en présence d'une salinité plus forte, de l'ordre de 34 et 35, les femelles montrent une activité accrue avec un temps alloué aux sauts et la nage lente relativement importante, respectivement de 0,05% et de 40%. Lorsque la salinité diminue à 33, la durée totale des moments de pause augmente significativement de 60 à 66 % (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,01$), au détriment des deux autres activités (test de Kruskal-Wallis, $p < 0,001$).

Discussion

Les deux expériences effectuées l'une en hiver (23/01/2007), l'autre en été (22/07/2008) ont montré des résultats identiques, tant du point de vue de l'étude des vitesses et des formes de trajectoires, que du point de vue de l'analyse symbolique. Cette similarité peut être le reflet d'une homogénéité du comportement dans le milieu naturel quelle que soit la saison, ou bien encore de l'incapacité des méthodes utilisées à détecter les dissemblances de schémas comportementaux entre les différentes populations de *Temora longicornis*. Néanmoins, les travaux de Seuront et Vincent (2008) ainsi que les résultats présentés ci-après dans le chapitre VI, montrent qu'il existe bien des variations dans l'activité de nage de *Temora longicornis* observables tout au long de l'année. Ainsi les populations d'hiver et les populations d'été ont été conditionnées par une acclimatation de 30h, suffisante pour déstresser et annihiler les possibles différences comportementales entre ces deux groupes.

Différentes études ont démontré que des changements extrêmes de salinité dans l'environnement peuvent avoir un effet majeur sur les taux métaboliques et les niveaux d'activité de certains copépodes. L'exposition à des salinités très basses implique un coût physiologique associé à des besoins énergétiques nécessaires aux processus d'osmorégulation et au catabolisme de solutés intracellulaires osmotiques associés. Néanmoins, dans des conditions d'accroissement de la salinité de 33 à 35, les mâles *Temora longicornis* n'ont pas présenté de différences significatives et les femelles n'ont montré qu'un accroissement de l'activité relativement faible. Or, la pression osmotique varie très peu en fonction de la salinité de l'eau de mer pour une température donnée (de l'ordre de 23, 5 à 25 bars pour de salinités allant de 33 à 35 à 15°C, d'après l'algorithme de Millero et Leung (1976). Ceci pourrait suggérer que le coût énergétique du point de vue métabolique, dû à la variation de ce facteur abiotique au niveau de l'écosystème côtier de la Manche orientale, est négligeable par

rapport aux besoins énergétiques nécessaires au métabolisme standard. Ainsi ce faible surplus de coût n'aurait pas de conséquence nette sur l'activité natatoire de *Temora longicornis*.

Toutefois, bien que cela soit sujet à controverse, d'après Petipa et Ostravaskaya (1984) la dépense énergétique due à la locomotion pourrait être de trois à cinq fois supérieure au taux métabolique standard. En outre, les copépodes, organisme de petite taille (*T. longicornis* mesure 1 à 1,2 mm de long en moyenne), évoluent dans un milieu dominé par les forces visqueuses, plutôt que par les forces d'inertie lors de déplacement à travers la colonne d'eau (Koehl et Stickler, 1981 ; Yen, 2000). C'est pourquoi, une augmentation de la salinité pourrait impliquer un accroissement de la viscosité de l'eau de mer et donc un besoin énergétique accru lors de la locomotion. Néanmoins, la viscosité de l'eau de mer dépend très peu de la salinité, et, est beaucoup plus sensible à la variation de température. Ainsi la viscosité dynamique d'eaux de salinité de 33 à 35 varie de 1.207 à 1.211 10^{-3} kg.m⁻¹.s⁻¹ pour une température de 15°C (d'après Millero, 1974). A température contrôlée, cette faible augmentation de la viscosité peut ne pas entraver outre mesure les mouvements des appendices et ne pas constituer un gêne supplémentaire du point de vue mécanique de la locomotion. Ceci peut aussi expliquer l'absence d'évolution du comportement natatoire de *T. longicornis* lors de variations de salinité de 33 à 35. Ces hypothèses doivent être étayées par des évaluations des dépenses énergétiques en s'appuyant, par exemple, sur des mesures de taux de consommation d'oxygène.

Néanmoins, une relative faible salinité (33) semble avoir une légère influence sur les femelles *T. longicornis*. Il est difficile de séparer l'effet du stress de la réaction normale de l'organisme. Ce changement d'activité peut être le reflet d'un léger stress imputable à la diminution de la salinité de 34,5 à 33 due au protocole de l'expérimentation. Ce stress est d'autant plus grand que cette valeur de salinité de 33 est rare voir inexistante, puisqu'elle n'a jamais été mesurée au niveau du point « côte » lors de ces trois dernières années (figure 17a).

En outre, il peut s'agir d'une évolution comportementale dans l'optique de limiter les dépenses énergétiques dues à la locomotion et de faire face à celles supplémentaires générées par la diminution de la salinité. Toutefois, l'évolution de ce schéma de mouvements chez les femelles, même si elle est significative, reste légère. Le temps alloué aux moments de pause diminue à salinité 33, mais reste largement majoritaire comparé aux autres activités. Cela ne met donc pas en évidence un grand changement de comportement et de stratégie. L'absence de diminution d'activité des mâles à cette même salinité peut être expliquée par l'obligation de maintenir un comportement de recherche de partenaire et donc de se déplacer (Gerritsen, 1980).

En conclusion, la relative faible salinité du milieu, due à la présence du fleuve côtier, ne semble pas affecter outre mesure le comportement natatoire des adultes *T. longicornis* surtout chez les mâles. L'éventail de salinité testé n'est peut être pas assez large pour induire un effet significatif sur le métabolisme, la physiologie et le comportement de ces organismes, comme cela a été montré chez des copépodes intertidaux subissant eux une plus grosse variation de ce facteur abiotique (McAllen et Taylor, 2001). De plus, l'étude s'est focalisée sur la population côtière de la Manche orientale ; or cette espèce est présente dans tout l'Atlantique Nord et notamment au niveau des écosystèmes côtiers et estuariens. Ainsi, l'absence de réactivité à ces salinités peut être le reflet d'un phénotype particulier exprimé par cette population adaptée à vivre dans un milieu à la salinité relativement basse mais stable, plutôt qu'une caractéristique commune à toute l'espèce.

5.2 Réponse à la variation de température

Introduction

La température influe sur tous les processus biologiques du niveau moléculaire au niveau individuel et populationnel. Par rapport aux organismes terrestres, les organismes aquatiques et océaniques en particulier, sont soumis à des registres de température plus étroits. Néanmoins, les fluctuations saisonnières de la température peuvent être importantes dans les écosystèmes côtiers. Or, les propriétés physiques des composés cellulaires et les vitesses de réactions biochimiques sont très fortement sensibles à la température, de part l'effet de cette dernière sur l'agitation moléculaire. Les fonctions biologiques vont donc être très dépendantes de la température. Ainsi, une hausse de température entraîne habituellement une augmentation des taux physiologiques des organismes poïkilothermes jusqu'à un optimum au-delà duquel les conditions deviennent sous-optimales ou préjudiciables aux processus de la vie (Schmidt-Nielsen 1991). En conséquence, de même que pour la salinité, les paramètres du cycle de vie (ex : temps de génération, et mortalité des différents stades des copépodes) vont être fonction de la température (Halsband-Lenk et al, 2002 ; Holste et al, 2009) ainsi que la fécondité (Castellani et Altunbas, 2006). Les fonctions biologiques comme l'effort de prédation sont aussi affectés par une variation de ce facteur abiotique (Li et al 2008).

En outre, la capacité à résister aux changements de température peut dépendre des conditions de température auxquelles les copépodes sont soumis dans leur milieu naturel. En général, les espèces du nord et celles présentant une biomasse maximale au printemps et en automne ont une température létale inférieure à celle des espèces du sud et à celle des espèces présentant une biomasse maximale en été (Deevey, 1960; Gaudy et Thibault-Botha, 2007). *Temora longicornis* présente une large distribution dans tout l'Atlantique Nord. Cette espèce présente

une résistance à un spectre de température étendu. Sa reproduction a lieu entre 2,5 et 20° C, avec un maximum de fécondité atteint autour de 18 ° C (Halsband and Hirche, 2001; Halsband-Lenk et al. 2002). De même, l'activité de nutrition et le métabolisme de ces organismes est fonction de la température (Pagano et al, 1986 ; Hirche, 1987 ; Li et al, 2008). Par exemple, il a été démontré que le taux d'excrétion de *T. longicornis* était positivement corrélé à la température (Dam et Peterson, 1988). En outre, Devreker et al. (2005) ont montré que l'augmentation de la température a un effet négatif sur la survie de *T. longicornis* dans la Manche orientale, émettant l'hypothèse que cette mortalité élevée était due à l'augmentation du coût énergétique du métabolisme.

Du point de vue comportemental, l'effet de la température sur l'activité natatoire du zooplancton et notamment des copépodes semble être très variable. Si les nauplii des crevettes, les artémies (*Artemia salina*) et les rotifères (*Brachionus plicatilis*) présentent une nette réduction de la vitesse de nage avec celle de la température, cette diminution est beaucoup moins prononcée chez le copépode *Acartia tonsa* (Larsen, 2008). De même, l'influence de la température sur le temps alloué à la nage est très variable suivant les espèces considérées. *M. longa* et *C. finmarchicus*, par exemple, ne montrent pas de changement d'activité particulière avec les variations de température, mais, chez *C. glacialis* et *C. hyperboreus*, le temps de nage diminue en présence de températures plus élevées (Hirche, 1987 ; Lenz et al, 2005). D'après les travaux de Gill et Crisp (1985), la fréquence des mouvements des appendices, donc l'effort de nage, de *T. longicornis* est largement influencée par ce facteur abiotique. Cette espèce montre une activité natatoire pour des températures allant de 0°C à 22.5°C, voire 27,5°C; cette gamme importante de température est en accord avec la répartition étendue dans l'hémisphère Nord de ce copépode. Cette activité augmente avec la température ambiante jusqu'à 20-25 °C, que ce soit chez les mâles ou chez les femelles. Néanmoins, il semble que la réaction comportementale de cette espèce vis-à-vis de

la température dépend de la population étudiée et des conditions environnementales dans lesquelles cette dernière s'est développée. Ainsi les populations de *T. longicornis* prélevées en hiver montrent une activité relativement plus importante que celles prélevées en été, à basse température. Inversement, les générations d'été présentent une activité relativement élevée à haute température.

En conséquence, afin d'estimer la réaction comportementale de la population *T. longicornis* en Manche orientale face à la température, l'activité de nage de deux générations, l'une en hiver, l'autre en été, a été étudiée pour une gamme de température croissante.

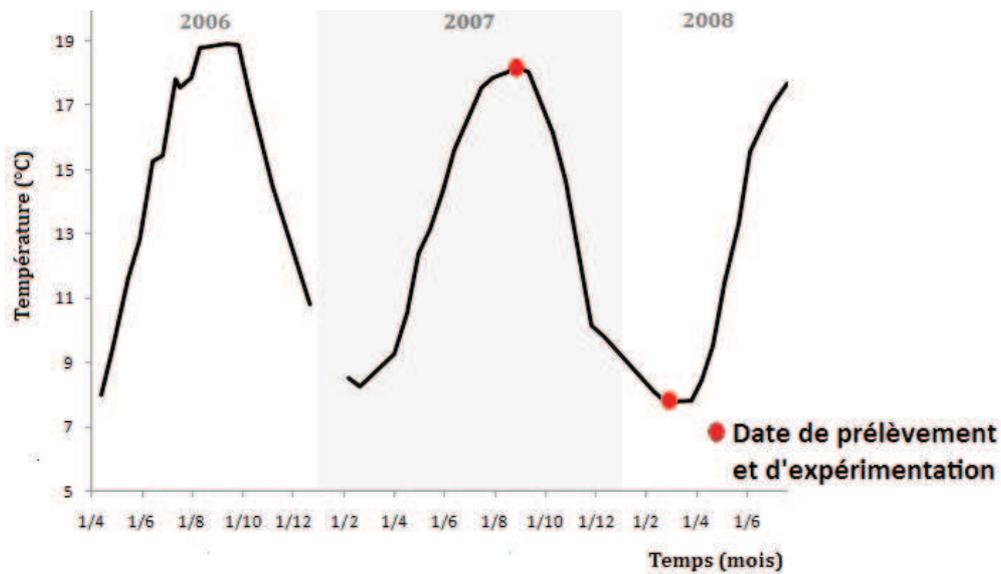
Matériels et méthodes

De même que lors de l'expérience sur le facteur salinité, l'influence de la température a été testée sur deux populations différentes. Ainsi, les expérimentations ont eu lieu en hiver, le 26/02/2008 et en été, le 31/08/2007.

A chaque fois, le plancton, à l'aide d'un filet à plancton, ainsi que de l'eau de mer pour les expériences, ont été recueillis en Manche orientale au niveau du point côte SOMLIT (voir paragraphe 3.3). Les prélèvements ont été immédiatement placés dans une glacière, dilués dans 20 l d'eau de mer, et retournés au laboratoire.

La zone d'étude présente une température moyenne de 14°C ainsi qu'un minimum et un maximum respectivement d'environ 8°C et 20°C durant la période d'étude (figure 21) et ce sur toute la colonne d'eau. Celle-ci montre, comme pour la salinité, une structure relativement homogène (figure 21b). Quatre conditions de température ont été testées : deux températures fréquentes, proche de la moyenne environnementale: 13 et 16°C, la température maximale 20°C et une température extrême, 24 °C.

(a)



(b)

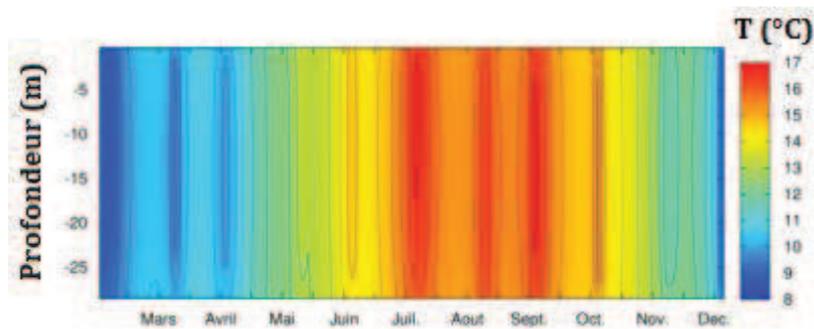


Figure 21: Evolution de la température au niveau du point côte SOMLIT, moyenne (a) et profil le long de la colonne d'eau (b) de la température durant la période d'étude, d'après le site SOMLIT (<http://somalit.epoc.u-bordeaux1.fr>).

Les copépodes sélectionnés et répartis dans des bécher, ainsi que l'eau de mer filtrée, ont été amenés à température souhaitée et acclimatés pendant 30h (la température a été montée graduellement de 2°C par heure jusqu'à la valeur voulue, puis, maintenue constante durant au moins 22 heures, le temps de l'acclimatation). Pour les deux températures les plus faibles, les groupes d'individus sont placés chacun dans des salles thermostatée. A 20°C et 24°C, les prélèvements sont laissés à température ambiante et conservés à température voulue à l'aide de résistance chauffante (25 W).

Pour chacune de quatre conditions testées, les mâles et les femelles ont été filmés séparément pendant 60 minutes à la température voulue (13, 15, 20 ou 24°C), avec les mêmes dispositifs expérimentaux décrits dans le paragraphe 3.3. Ainsi, pour chacune des dates du 26/02/2008 et du 31/08/2007, huit expériences ont été réalisées. Les coordonnées horizontales et verticales ont été extraites grâce au logiciel Labtrack. L'analyse numérique a été appliquée à un nombre moyen d'environ 100 séquences pour chaque condition (soit environ 150 000 données par condition) (tableau 13).

Chapitre 5_ Effets de différents facteurs environnementaux

Tableau 13: Récapitulatifs des caractéristiques des deux expériences [expérience du 31/08/07 (E) et expérience du 26/02/08 (H)] pour chaque condition de température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] chez les femelles (a) et les mâles (b).

(a) Nom de l'expérience	Femelles							
	H_1	E_1	H_2	E_2	H_3	E_3	H_4	E_4
Date de l'expérience	26/02/08	31/08/07	26/02/08	31/08/07	26/02/08	31/08/07	26/02/08	31/08/07
Température <i>in situ</i> (°C)	7,8	18,2	7,8	18,2	7,8	18,2	7,8	18,2
Nombre d'individus testés	10	10	10	10	8	10	7	10
Température d'expérience (°C)	13 ± 1	13.5 ± 1	15.6 ± 1	15.5 ± 1	20 ± 1	20.4 ± 1	24.4 ± 1	24.5 ± 1
Nombre trajectoires extraites	117	228	123	141	20	55	23	156
Nombre de points analysés	193852	392907	236543	238790	33234	72125	14494	287564

(b) Nom de l'expérience	Mâles							
	H_1	E_1	H_2	E_2	H_3	E_3	H_4	E_4
Date de l'expérience	26/02/08	31/08/07	26/02/08	31/08/07	26/02/08	31/08/07	26/02/08	31/08/07
Température <i>in situ</i> (°C)	7,8	18,2	7,8	18,2	7,8	18,2	7,8	18,2
Nombre d'individus testés	10	10	10	10	10	10	7	10
Température d'expérience (°C)	13.2 ± 1	13.5 ± 1	15.8 ± 1	15.9 ± 1	20.2 ± 1	20.9 ± 1	24.4 ± 1	24.6 ± 1
Nombre trajectoires extraites	57	60	165	76	113	100	25	98
Nombre de points analysés	99345	107506	163743	88596	147820	106972	42161	160983

Résultats

Caractérisation des trajectoires et de la vitesse:

Une fois encore, les valeurs des ratios NGDR sont faibles et les angles instantanés élevés, indiquant une complexité dans le mouvement et des trajectoires sinueuses quel que soit le groupe d'individus considéré (tableau 14).

Tableau 14 : Les angles instantanés moyens (Angle) et le ratio NGDR calculés et moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] et chaque sexe (femelle et mâle), pour les deux expériences du 31/08/2007 (a) et du 26/02/2008 (b).

(a)	Femelles				Mâles			
Expérience	E_1	E_2	E_3	E_4	E_1	E_2	E_3	E_4
NGDR	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1
Angle (°)	106 ± 11	112 ± 11	73 ± 12	75 ± 15	102 ± 13	113 ± 11	88 ± 12	86 ± 24

(b)	Femelles				Mâles			
Expérience	H_1	H_2	H_3	H_4	H_1	H_2	H_3	H_4
NGDR	0.4 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.3 ± 0.1
Angle (°)	73 ± 29	112 ± 31	106 ± 32	102 ± 32	87 ± 30	114 ± 31	104 ± 19	102 ± 31.2

Le ratio NGDR ne semble pas varier significativement avec la température. Néanmoins, en présence des températures les plus habituelles au moment de l'expérience pour chacune des populations, la valeur des angles instantanés est relativement faible. Ainsi, ce paramètre reste compris entre 70 et 90 ° pour une température de 13 °C environ chez les générations hivernales. De même, cette observation se vérifie chez les générations estivales en présence de températures entre 20 et 24°C environ. Inversement, lorsque la température de l'expérience est fortement différente de la température *in situ*, la valeur moyenne de l'angle instantané

augmente et se situe dans une gamme de 100 à 115 °. En conséquence, en présence de température inhabituelle, les changements de direction sont fréquents et importants, chez les deux générations, quel que soit le sexe.

L'étude des vitesses instantanées montre une évolution commune aux deux générations chez les mâles et les femelles (figure 22a-b).

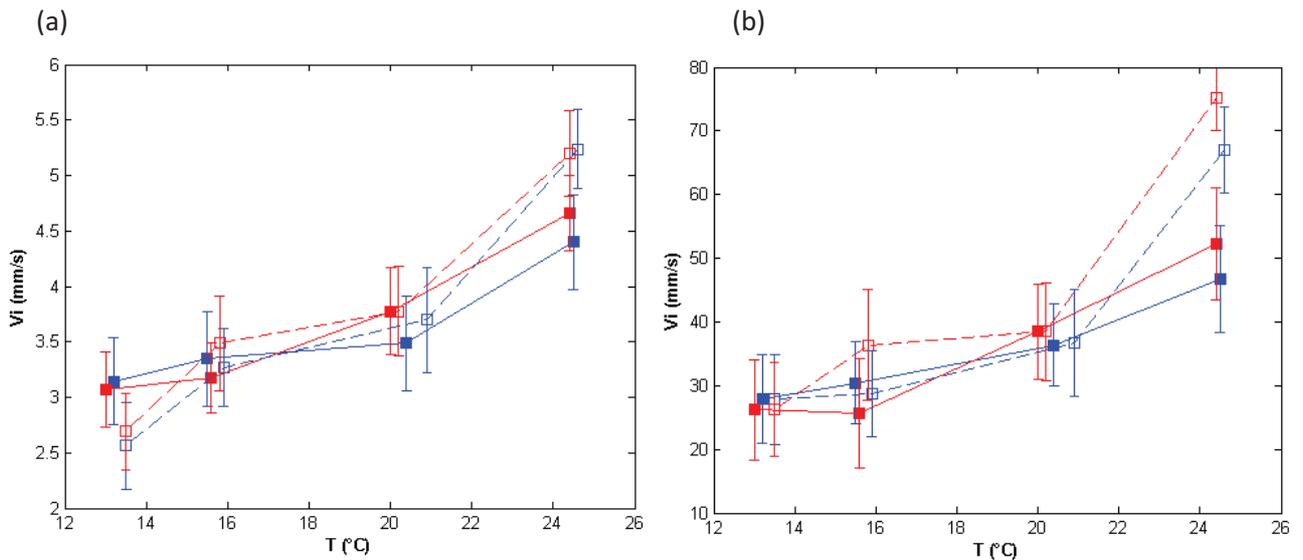


Figure 22 : Les vitesses instantanées moyennes (a) et maximales (b), calculées et moyennées sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque température et chaque sexe (mâle (—), femelle (-)), pour les deux expériences du 31/08/2007 (□--□) et du 26/02/2008 (■—■).

Les vitesses instantanées moyennes et maximales augmentent très nettement avec la température. Néanmoins les écarts ne sont pas les mêmes, les vitesses instantanées moyennes entre les deux températures extrêmes croissent respectivement de 1,5 et 2 pour la population d'hiver et la population d'été, quel que soit le sexe. En outre, pour cette même gamme de température, chez les mâles et les femelles, les valeurs des vitesses maximales sont respectivement 1,5 fois et 2 fois plus élevées pour la population d'hiver et 2,5 et 3 fois plus fortes pour la population d'été. Ainsi, les populations d'hiver nagent plus vite à 13 °C avec des vitesses moyennes de l'ordre de 3,1 mm.s⁻¹, comparés aux populations d'été (vitesse

moyenne d'environ $2,7 \text{ mm.s}^{-1}$). Les populations d'été présentent des vitesses de nages moyennes et maximales plus fortes à 24°C , respectivement de $5,2 \text{ mm.s}^{-1}$, et de 75 mm.s^{-1} pour les femelles et 67 mm.s^{-1} pour les mâles ; alors qu'à cette même température, la vitesse moyenne de nage est d'environ $4,5 \text{ mm.s}^{-1}$, et les vitesses maximales de 52 mm.s^{-1} pour les femelles et 48 mm.s^{-1} pour les mâles. Pour des températures élevées, les mâles ont tendance à nager moins vite que les femelles, surtout si l'on considère les vitesses de nage maximales.

L'ensemble de ces observations est confirmée par l'analyse des fonctions de probabilités de densités des vitesses nages instantanées (figure 23).

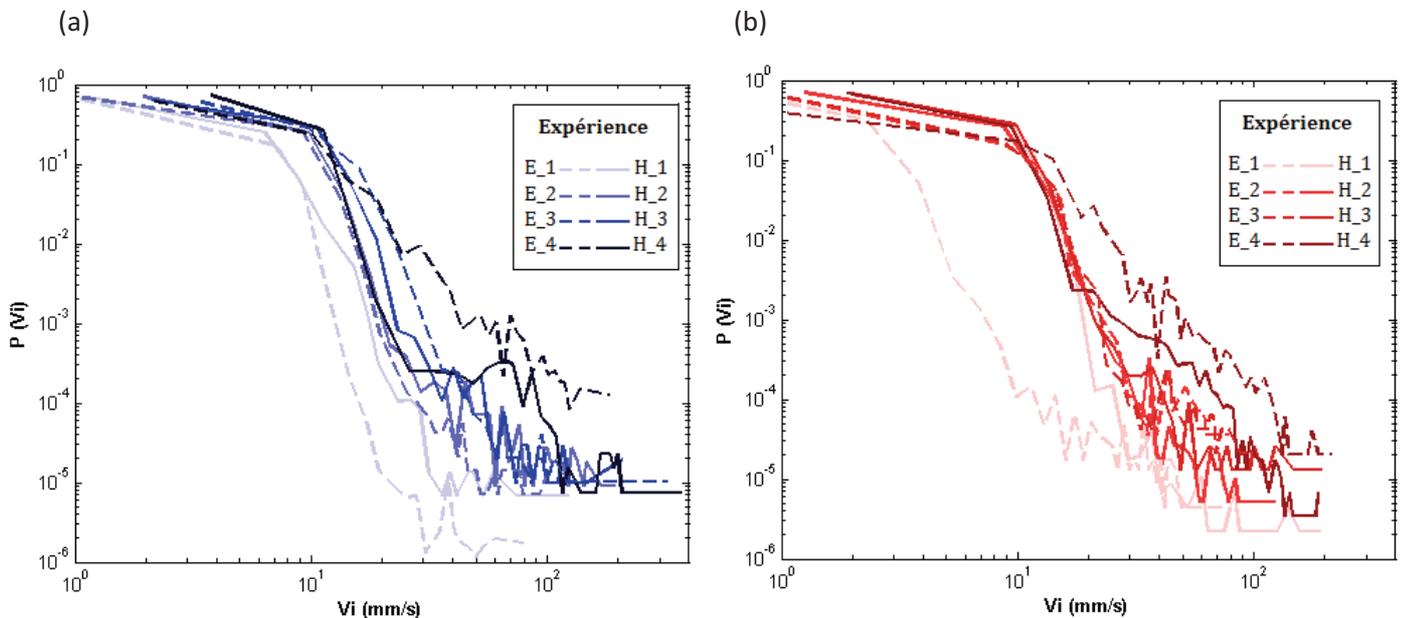


Figure 23 : Fonctions des densités de probabilités des vitesses instantanées calculées à partir des trajectoires extraites pour chaque expérience du 26/02/2008 (H—) et du 31/08/2007 (E---) de chaque température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] et chaque sexe mâle (a) et femelle (b).

Les expériences effectuées aux températures intermédiaires présentent un profil de densité de probabilité très similaire. L'expérience en condition froide montre des densités de probabilités faibles pour les vitesses extrêmes, ceci est d'autant plus vrai pour celle effectuée en été. Inversement, les fonctions présentant des densités de probabilités élevées pour des fortes

valeurs de vitesses de nage sont les fonctions provenant des analyses des expériences effectuées aux températures les plus chaudes.

L'analyse des spectres d'énergie des vitesses de nage montrent aussi une nette différence aux températures extrêmes (figure 24).

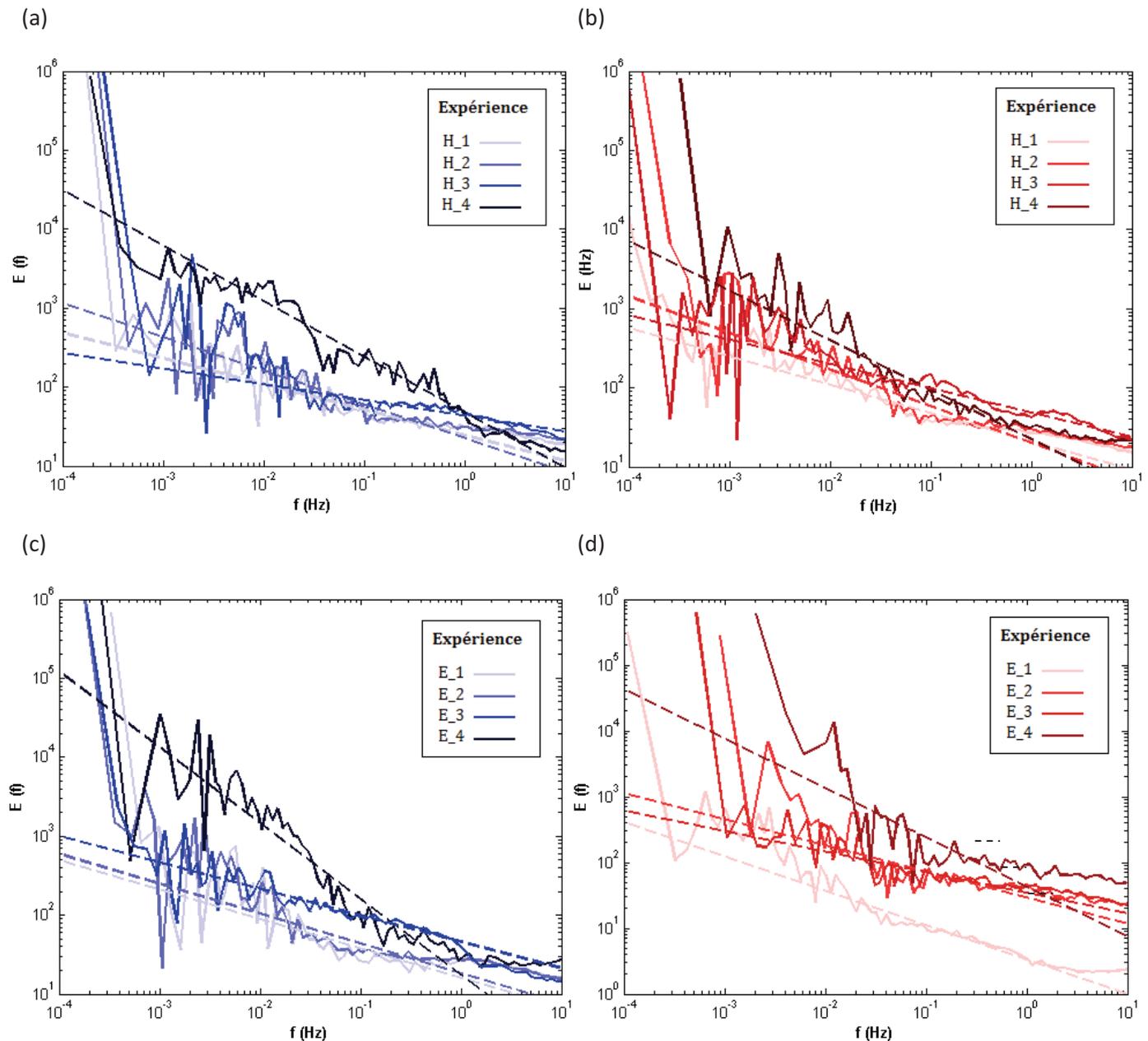


Figure 24 : Spectres d'énergie des vitesses instantanées calculées à partir des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] et chaque sexe (mâle (a-c), femelle (b-d)), pour les deux expériences du 26/02/2008 (a-b) et du 31/08/2007 (c-d), ainsi que leurs régressions en loi de puissance (--).

Les spectres présentent une évolution en loi de puissance (figure 24) pour les fréquences inférieures à 1 Hz et une forme légèrement plus plate révélatrice d'un bruit blanc pour les fréquences importantes.

Tableau 15 : Valeur des exposants b calculées à partir des régressions en loi de puissance de chacun des spectres d'énergie, pour chaque expérience de chaque température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] et chaque sexe (femelle et mâle), pour les deux expériences du 31/08/2007 (a) et du 26/02/2008 (b).

(a)	Femelles				Mâles			
	E_1	E_2	E_3	E_4	E_1	E_2	E_3	E_4
	-0.5	-0.4	-0.3	-0.75	-0.4	-0.4	-0.4	-0.7

(b)	Femelles				Mâles			
	H_1	H_2	H_3	H_4	H_1	H_2	H_3	H_4
	-0.35	-0.4	-0.4	-0.6	-0.3	-0.4	-0.4	-0.75

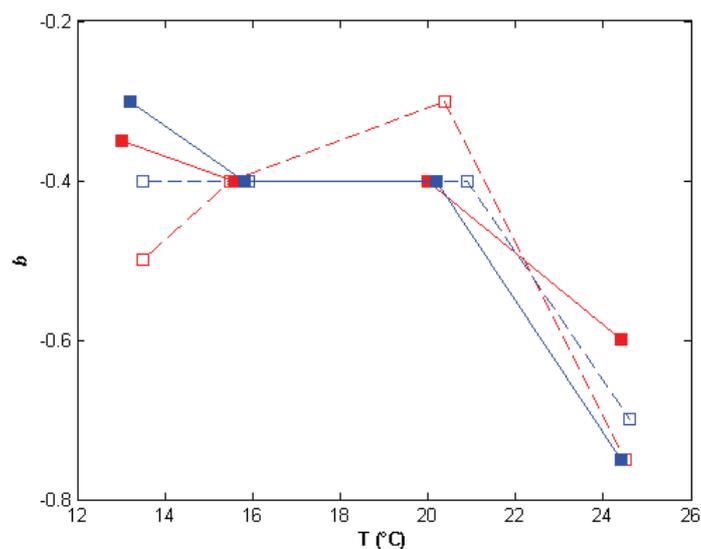


Figure 25 : Evolution de l'exposant b en fonction de la température pour chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), pour les deux expériences du 31/08/2007 (□--□) et du 26/02/2008 (■—■).

Aux températures comprises entre 13 et 20 °C, les pentes des régressions en loi de puissance des spectres d'énergie pour chacune des populations et chacun des sexes sont similaires, de l'ordre de $0,4 \pm 1$ (tableau 15). Après exposition aux températures les plus élevées, les régressions calculées présentent des valeurs de pentes beaucoup plus élevées, supérieur à 0,6

(figure 25). Notamment, lors de la période estivale, les spectres d'énergies présentent une évolution très pentue, puis à partir des fréquences aux alentours de 0,1 Hz, un changement de régime avec une forme plate.

Analyse symbolique

La valeur de l'entropie (H) est relativement importante, pour chaque population et chaque expérience, celle-ci est en moyenne supérieure à 0,55 (tableau 16).

Tableau 16: Valeurs des entropies de Shannon (H) estimée pour chaque expérience de chaque température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] et chaque sexe (femelle et mâle), pour les deux expériences du 31/08/2007 (a) et du 26/02/2008 (b).

Femelles				Mâles			
E_1	E_2	E_3	E_4	E_1	E_2	E_3	E_4
0.57 ± 0.02	0.58 ± 0.07	0.6 ± 0.02	0.61 ± 0.07	0.56 ± 0.04	0.57 ± 0.03	0.58 ± 0.06	0.58 ± 0.06

(b)

Femelles				Mâles			
H_1	H_2	H_3	H_4	H_1	H_2	H_3	H_4
0.56 ± 0.04	0.58 ± 0.03	0.61 ± 0.05	0.62 ± 0.05	0.56 ± 0.03	0.59 ± 0.06	0.61 ± 0.03	0.62 ± 0.02

Elle croit avec la température, ce qui révèle une augmentation de la variabilité dans la dynamique de la séquence des symboles, en présence de température élevée. Toutefois, cet indicateur ne permet pas de déceler une différence claire entre les sexes ou entre les populations.

De même que, lors de l'analyse précédente, une analyse symbolique a été réalisée. En outre, du fait de l'effet non négligeable de la température sur la viscosité de l'eau, et bien que l'espèce *Temora longicornis* n'ait jamais présenté une réelle capacité à couler, il a d'abord été vérifié que ce facteur abiotique n'influçait pas l'aptitude de cette espèce à ce type de

comportement. Pour cela le temps hypothétique total passé en « coulée » est considéré (figure 26).

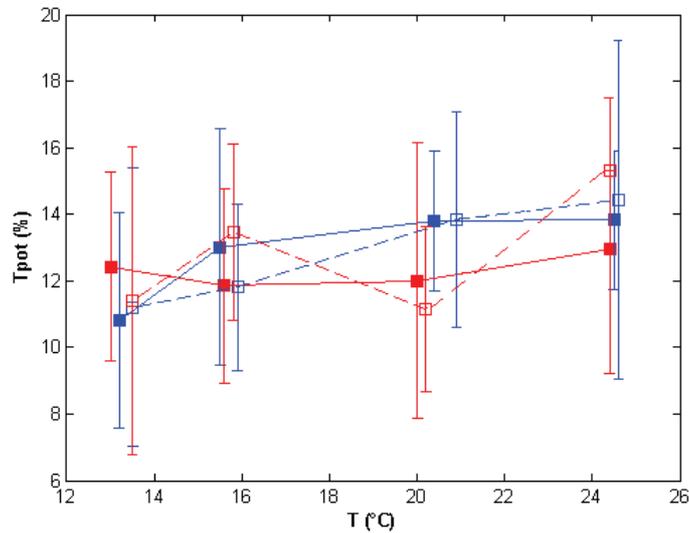


Figure 26 : Temps total de coulée calculé et moyenné sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience de chaque température et chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), pour les deux expériences du 31/08/2007 (□--□) et du 26/02/2008 (■—■).

Ces moments de coulées ont été définis comme les périodes où le copépode se déplace vers le fond, perpendiculairement à celui-ci, avec une vitesse positive mais inférieure à 3 mm.s^{-1} , c'est-à-dire la vitesse théorique supérieure de coulée de cette espèce (Tiselius et Jonsson, 1990). Avec des valeurs de temps relatif toutes comprises entre $11 \text{ et } 15 \% \pm 5$, il n'y a pas d'effet significatif de la température sur cet état potentiel.

L'analyse symbolique effectuée ici montre les mêmes tendances que lors de l'étude de l'effet de la salinité sur le comportement natatoire de *T. longicornis*. L'état nage lente n'est pas prépondérant, les pauses dominent le modèle de comportement et le déplacement rapide se produit assez rarement ($<1\%$) (tableau 17).

Tableau 17: Valeurs des temps de résidences moyens (T) et du temps total (P) passé dans chaque état : pause (1), nage lente (2), nage rapide (3) pour chaque température [environ 13°C (H_1/E_1), 16°C (H_2/E_2), 20°C (H_3/E_3) et 24°C (H_4/E_4)] et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux expériences 26/02/2008 (a) et du 31/08/2007 (b).

(a)	Femelles				Mâles			
Exp	H_1	H_2	H_3	H_4	H_1	H_2	H_3	H_4
T1 (s)	0.15±0.04	0.15±0.04	0.15±0.05	0.13±0.03	0.16±0.04	0.15±0.04	0.1±0.03	0.1±0.03
P1 (%)	69 ± 6	68 ± 6	67 ± 9	62 ± 7	70 ± 5	69 ± 6	63 ± 6	63 ± 6
T2 (s)	0.07±0.01	0.07±0.007	0.07±0.009	0.07±0.03	0.07±0.007	0.06±0.006	0.08±0.01	0.08±0.01
P2 (%)	31 ± 6	32 ± 6	33 ± 9	37 ± 7	30 ± 5	31 ± 6	37 ± 6	37 ± 6
T3 (s)	0.05±0.02	0.05±0.01	0.04±0.004	0.07±0.01	0.09 ± 0.03	0.05 ± 0.01	0.05±0.01	0.05±0.01
P3 (%)	0.2 ± 0.4	0.2 ± 0.07	0.1 ± 0.08	0.6 ± 0.2	0.13 ± 0.39	0.21 ± 0.07	0.24±0.15	0.21±0.18

(b)	Femelles				Mâles			
Exp	E_1	E_2	E_3	E_4	E_1	E_2	E_3	E_4
T1 (s)	0.16±0.09	0.15±0.03	0.11±0.05	0.1±0.01	0.17 ± 0.05	0.15 ± 0.04	0.1 ± 0.03	0.1 ± 0.06
P1 (%)	68 ± 6	67 ± 5	59 ± 7	50 ± 5	71 ± 8	67 ± 7	66 ± 5	53 ± 6
T2 (s)	0.06±0.01	0.07±0.009	0.07±0.022	0.1±0.05	0.07 ± 0.009	0.07±0.007	0.07 ± 0.01	0.14 ± 0.06
P2 (%)	32 ± 5	33 ± 5	42 ± 7	48 ± 8	29 ± 8	33 ± 7	34 ± 5	48 ± 13
T3 (s)	0.05±0.01	0.05±0.01	0.07±0.03	0.1±0.01	0.04±0.013	0.05 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.04 ± 0.01
P3 (%)	0.03 ± 0.08	0.3 ± 0.9	0.7 ± 0.7	1 ± 0.6	0.03 ± 0.07	0.05 ± 0.04	0.21 ± 0.02	0.74 ± 0.15

Néanmoins, l'importance relative des différents états de nage varie avec la température. En effet, les temps de résidence moyens et les périodes totales allouées aux pauses diminuent avec l'augmentation de la température. Inversement, le poids relatif de l'activité de nage lente s'accroît lorsque l'environnement se réchauffe, tant du point de vue du temps de résidence moyen que du point de vue du temps total passé dans cette activité. Ceci se vérifie lors de toutes les expériences et chez tous les sexes mais est particulièrement vrai pour les populations mâles et femelles estivales. En effet, le temps total alloué à la nage lente est 1,5 fois plus important aux températures les plus chaudes, en période estivale. De même, avec l'accroissement de la température, le temps de résidence moyen en cette même activité augmente respectivement d'un facteur de 1,5 et 2 chez les femelles et les mâles. Avec des écarts-types conséquents, l'activité de nage rapide constitue une activité très variable pour une

même expérience. Néanmoins, une tendance commune à tous les groupes se dégage, cette activité augmente avec l'accroissement de la température. Encore une fois, l'effet de ce facteur sur le temps total de saut est particulièrement visible en été. En effet, ce paramètre augmente respectivement d'un facteur de 33 et de 25 chez les femelles et les mâles, lors de cette période. L'amplitude de cet accroissement est essentiellement due aux valeurs très faibles en présence de température de l'ordre de 13°C (de 0,03 %) et aux valeurs fortes en présence de température de l'ordre de 24°C (de 1% pour les femelles et de 0,74 % pour les mâles).

L'étude des taux de transitions entre les différents états nous donne deux types d'information (tableau 18).

Tableau 18: Valeurs des transitions entre chaque état (%): pause, nage lente, nage rapide pour chaque température [environ 13°C (1), 16°C (2), 20°C (3) et 24°C (4)] et chaque sexe (mâle et femelle), pour les deux expériences 26/02/2008 (a) et du 31/08/2007 (b).

(a)

		Femelles			Mâles		
Exp		Pause	N. lente	N. rapide	Pause	N. lente	N. rapide
Pause	H_1		49.9 ± 0.2	0.02 ± 0.03		49.9 ± 0.3	0.02 ± 0.04
	H_2		49.8 ± 0.6	0.07 ± 0.06		49.88 ± 0.2	0.06 ± 0.1
	H_3		49.7 ± 0.5	0.08 ± 0.05		49.8 ± 0.4	0.11 ± 0.26
	H_4		48.9 ± 1.5	0.33 ± 0.18		49.5 ± 1	0.28 ± 0.5
N. lente	H_1	50 ± 0.3		0.02 ± 0.02	49.86 ± 0.5		0.09 ± 0.2
	H_2	49.8 ± 0.5		0.13 ± 0.09	49.92 ± 0.3		0.04 ± 0.05
	H_3	49.7 ± 0.6		0.21 ± 0.12	49.9 ± 0.5		0.03 ± 0.03
	H_4	49 ± 1.4		0.71 ± 0.23	49.5 ± 1.8		0.2 ± 0.3
N. rapide	H_1	0.02 ± 0.03	0.02 ± 0.05		0.03 ± 0.05	0.09 ± 0.04	
	H_2	0.07 ± 0.03	0.13 ± 0.19		0.05 ± 0.08	0.06 ± 0.04	
	H_3	0.07 ± 0.08	0.22 ± 0.19		0.07 ± 0.14	0.07 ± 0.1	
	H_4	0.34 ± 0.35	0.72 ± 0.46		0.18 ± 0.17	0.3 ± 0.33	

(b)

		Femelles			Mâles		
Exp		Pause	N. lente	N. rapide	Pause	N. lente	N. rapide
Pause	E_1		50 ± 0.2	0.004 ± 0.005		49.88 ± 0.3	0.09 ± 0.25
	E_2		49.5 ± 1	0.24 ± 0.12		49.55 ± 0.4	0.18 ± 0.21
	E_3		48.6 ± 2.3	0.81 ± 0.35		49.4 ± 0.4	0.32 ± 0.28
	E_4		46 ± 5.4	1.63 ± 0.37		48.9 ± 1.8	0.51 ± 0.23
N. lente	E_1	50 ± 0.2		0.02 ± 0.03	49.94 ± 0.5		0.001 ± 0.004
	E_2	49.6 ± 0.9		0.19 ± 0.14	49.61 ± 0.8		0.25 ± 0.26
	E_3	48.8 ± 1.9		0.51 ± 0.19	49.5 ± 0.5		0.2 ± 0.07
	E_4	46.6 ± 5.4		2.01 ± 1.05	48.8 ± 4.4		0.52 ± 0.1
N. rapide	E_1	0.004 ± 0.01	0.02 ± 0.06		0.08 ± 0.24	0.01 ± 0.15	
	E_2	0.18 ± 0.29	0.27 ± .28		0.14 ± 0.15	0.26 ± 0.15	
	E_3	0.59 ± 0.51	0.72 ± .28		0.26 ± 0.19	0.26 ± 0.09	
	E_4	1.4 ± 0.63	2.35 ± .17		0.46 ± 0.09	0.84 ± 0.06	

En premier lieu, la valeur des écarts-types s'accroît avec la température. Ceci semble révéler une augmentation de l'incertitude et de la complexité du schéma natatoire, ce qui est en accord avec les résultats trouvés précédemment lors de l'étude de l'entropie.

Par ailleurs, les transitions entre les états nage lente et pause diminuent aux bénéfices des autres transitions dont les nombres augmentent. Encore une fois, cette évolution est beaucoup plus nette chez les populations d'été, et particulièrement chez les femelles. Ainsi, chez ces dernières, entre 13°C et 24°C, les nombres relatifs de transitions entre la nage rapides et la nage lente et entre la pause passent respectivement de 0,02 à plus de 2 % et de 0,04 à 1,4% et plus. Inversement, le nombre relatif de transitions entre la pause et la nage lente varie de 50 à 46%.

Discussion

Les organismes zooplanctoniques présentent une large gamme de vitesses de nage. Les copépodes notamment, ont développé une réponse adaptative pour échapper à la prédation par les larves de poissons, mettant en jeu des mécanismes d'éviction (Beck & Turingan 2007). Ainsi, la capacité des copépodes à varier leur vitesse de nage peut être cruciale pour leur survie.

La plupart des travaux antérieurs ont présenté un effet très net du facteur environnemental sur le comportement natatoire du zooplancton (Yule, 1984 ; Podolsky et Emler, 1993; Bolton & Havenhand, 1997; Larsen et al, 2008). Les copépodes notamment présentent une réduction de la vitesse de nage avec la diminution de la température (Larsen et al, 2008).

Effet du facteur environnemental température sur le comportement de la population de *T. longicornis* de Manche orientale :

Dans cette étude, la température affecte de manière significative le comportement de l'espèce *Temora longicornis* sur trois niveaux, quel que soit la population et le sexe considéré. La vitesse moyenne et maximale de nage augmente avec température. La complexité du comportement s'accroît aussi en présence de températures élevées, avec une intermittence dans l'activité natatoire évidente, et une variabilité élevée (valeurs fortes de l'entropie). L'importance des extrêmes au niveau des fonctions de densités de probabilités des vitesses instantanées, et les longs temps de séjour dans les états de nages lente et rapide indiquent que ces copépodes suivent un mouvement stochastique de type marche aléatoire. Enfin, avec l'élévation de la température, les copépodes présentent un accroissement de l'activité, avec l'augmentation de l'importance relative de la nage lente et de la nage rapide.

Les copépodes sont des organismes nageurs qui se déplacent grâce aux battements de leurs appendices natatoires. Ces battements sont gérés par contractions musculaires. Ainsi, la capacité de ces organismes à accélérer leur vitesse de nage dépend de leur aptitude à accroître la puissance des battements de leurs appendices et implique un accroissement de l'énergie allouée au travail musculaire. De plus chez ces animaux poïkilothermes, la vitesse des fonctions métaboliques augmente en réponse à l'accroissement de la température du milieu (Green et Chapman, 1977 ; McAllen et al, 1999). C'est pourquoi, le couplage entre le métabolisme et les mécanismes de propulsion peut expliquer les changements observés de l'activité natatoire lors de la variation de la température du milieu et particulièrement, dans un environnement froid, la diminution de l'importance relative des sauts, mouvement très coûteux en énergie.

En outre, pour les vitesses très faibles, correspondant à un très petit nombre de Reynolds, la viscosité est prépondérante. Or, la viscosité du milieu est aussi fonction de la température: la viscosité dynamique (η) varie entre de 1,27 et $0,96 \cdot 10^{-3} \text{ kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ pour des températures allant de 13 à 25°C. Ainsi, diminuer le temps de nage lente peut permettre de minimiser la consommation d'énergie dû à la résistance du fluide ambiant (force de traînée) qui s'oppose au mouvement du corps. La température environnementale ayant un effet direct sur la viscosité de l'eau de mer, il est difficile de dissocier l'impact physique (mécanique), de l'effet biologique imputé à la variation de ce facteur abiotique, sur l'activité natatoire de *T. longicornis*. Mais les travaux de Larsen et al. (2008) sur *Acartia tonsa* tendent à valider cette hypothèse. En effet, avec l'augmentation de la viscosité, à température constante, cette espèce a montré une diminution, bien que faible, de l'activité natatoire.

Effet des températures extrêmes :

De manière générale, aux températures similaires à celles de l'écosystème Manche orientale, il n'y a pas de différence significative entre le comportement natatoire des mâles et celui des femelles face aux variations de la température. Cette observation est en accord avec les travaux de Gill et Crisp (1985) qui n'ont trouvé aucune disparité dans le battement des appendices des mâles et femelles *T. longicornis*, à différentes températures.

Lors des expériences à 24°C, les copépodes montrent un accroissement des vitesses de nage et de l'activité en générale, dans la continuité des observations faites aux températures usuelles. Ce qui montre de la part de cette espèce une grande capacité de résistance au changement de température. Ces observations sont conformes aux travaux sur le métabolisme et les processus biologiques de cette espèce (Klein Breteler et Gonzalez, 1988 ; Halsband-Lenk et al, 2002 ; Maps et al, 2005), montrant un maintien des fonctions pour un large éventail des températures. *T. longicornis* est une espèce commune des deux côtés de l'Atlantique Nord. Son aire de répartition étendue peut expliquer le caractère eurytherme de l'espèce.

Néanmoins, l'étude des spectres et l'analyse symbolique aux températures extrêmes montrent une plus grande réactivité des femelles par rapport aux mâles. La régression du spectre d'énergie des vitesses extraites chez les femelles à 24°C présente une pente très forte. De plus, l'importance de l'activité de la nage rapide augmente très largement, tant du point de vue du temps alloué à ce comportement que du point de vue des transitions. Cette constatation peut être le reflet d'une moindre résistance des mâles à des températures extrêmes. Chez *Eurytemora affinis* les mâles se sont montrés moins tolérants aux changements de température que les femelles (Bradley, 1978). Comparés aux femelles, les mâles *E. agilis* montrent aussi une réduction significative de l'activité locomotrice à des températures élevées (15-20 °C), ce qui coïncide avec une élévation marquée du taux de respiration (Laybourn-Parry et Tinson,

1985). A 24°C, les demandes d'énergie étant élevées, une économie sur le coût métabolique de la locomotion peut être nécessaire à cette température chez les mâles.

Existence d'un effet « générationnel » ?

Dans cette étude, *T. longicornis* a montré une augmentation de l'activité jusqu'aux températures « supranormale ». Néanmoins, les deux expériences en hiver et en été ne présentent pas la même amplitude de réactivité face à la variation de la température. Cet effet « générationnel » a déjà été observé par Gil et Crisp (1985) qui ont remarqué que les générations prélevées en été avaient une vitesse de battements des appendices plus élevée que celle des générations prélevées en hiver, à des températures fortes. De même, la limite létale de certains copépodes est souvent plus élevée en été qu'en hiver (Marshall et al, 1935).

Ainsi dans cette étude, logiquement, les générations d'hiver présentant une vitesse relativement plus élevée à basse température et semblent mieux adaptées aux conditions environnementales hivernales. Pour de nombreux organismes aquatiques, le défi consiste à maintenir un comportement au rendement efficace, afin de maintenir des fonctions indispensables à la survie tel la reproduction, la nutrition, ou la fuite face à la prédation, face au déclin des capacités métaboliques dû aux baisses de températures. Cette capacité de compensation semble donc avoir été atteinte par les adultes *T. longicornis* en hiver.

Inversement, avec une vitesse de nage et une activité natatoire relativement plus élevées pour des températures fortes, les générations d'été semblent mieux acclimatées aux conditions estivales du milieu. Cependant, le comportement des copépodes est influencé non seulement par la température, mais aussi par l'âge, l'état physiologique, l'environnement et des facteurs tels que la disponibilité en proies. Il a déjà été montré par le passé que les copépodes passent

moins de temps en nage lente et plus de temps au repos lorsque les concentrations en nourriture diminuent (Coles et Strickler, 1983). Une baisse de la fréquence respiratoire a également été constatée chez la génération de *T. longicomis* (Bemer, 1962). C'est pourquoi, la concentration en proies étant plus forte en été dans le milieu, l'activité plus élevée observée à forte température, chez les générations d'été, peut être la conséquence d'une meilleure nutrition et d'un meilleur état « physiologique » des individus testés.

En conclusion, les différences entre les saisons peuvent donc résulter de l'acclimatation, processus à court terme, à savoir de changements réversibles dans la physiologie ou dans le comportement. Sinon ces variations entre les saisons pourraient également être considérées comme le reflet de différences de développement et de sélections dues aux pressions environnementales saisonnières variables. En effet, de nombreuses études ont montrées que *T. longicornis* est présent tout au long de l'année et son cycle de vie se compose d'environ cinq générations, discriminées notamment suivant leur morphologie et leur potentiel reproducteur (Le Ruyet-personne et al, 1975; Halsband-Lenk et al, 2004). De la même manière, on peut supposer que les différentes générations peuvent présenter des schémas d'activités natatoires différentes. Ces différences de comportement seraient consécutives à des dissemblances dans le développement et à des contraintes hétérogènes du milieu comme la prédation.

5.3 Effet de la présence de proies

Introduction

La disponibilité et la distribution des ressources alimentaires influencent particulièrement le comportement alimentaire des copépodes (Saiz, 1994; Woodson et al, 2007). Ces organismes font preuve d'une forte variabilité dans les stratégies d'exploration et les processus de nutrition du point de vue de leur activité natatoire (Saiz, 1994; van Duren et Videler, 1995), de leur aptitude à détecter et identifier les aliments potentiels (mécanismes mécanosensoriels) (Weatherby et Lenz, 2000; Hwang et Strickler, 2001) et de leur capacité à capturer des proies. Les méthodes de chasse, par suspension ou attaque (Tiselius et Jonsson, 1990), les taux de capture, d'ingestion et d'excrétion ainsi que l'analyse du contenu intestinal sont généralement utilisés dans l'étude de l'alimentation des copépodes. Toutefois, les effets de la densité des proies sur l'activité de nage des copépodes sont peu souvent pris en compte (Costello et al, 1990; van Duren et Videler, 1995).

Temora longicornis présente des migrations verticales journalières, s'alimentant dans les eaux côtières près de la surface durant la nuit, et regagnant des eaux plus profondes dans la journée (Dam et Peterson, 1993).

Cette espèce génère un courant d'eau « alimentaire » par battements des appendices, grâce auquel les proies sont capturées. Cette espèce passe ainsi près de 100% de son temps en nage lente ou suspendue en position stationnaire tout en déplaçant ses appendices (Tiselius et Jonsson, 1990; van Duren et Videler, 1995 ; van Duren et Videler, 2003). Cette stratégie de nutrition en suspension est de type alimentation par « advection », les appendices continuent de battre, pompant l'eau et advectant les particules jusqu'à la bouche de ces organismes (Kjørboe et Visser, 1999). Le flux laminaire ainsi créé génère un débit fort dont la vitesse

varie entre 3 et 8 mm. s⁻¹ (Tiselius et Jonsson, 1990; van Duren et al, 2003), ce qui lui permet de se nourrir de particules inertes et de proies mobiles (Jakobsen et al, 2005). Les vitesses du courant d'alimentation sont plus élevées chez les femelles que chez les mâles.

Ces animaux omnivores présentent une sélectivité dans le choix de la taille et du types des particules alimentaires, avec un régime alimentaire comprenant du phytoplancton unicellulaires comme les diatomées, les dinoflagellés et les ciliés (Turner, 1984; Dam et Lopes, 2003; Gentsch et al, 2009).

Des études antérieures ont montré que la concentration de nourriture modifie le comportement alimentaire de *T. longicornis*. Ainsi en présence de proies potentielles, la fréquence et l'amplitude du battement des appendices augmentent, ce qui suggère que cet organisme peut ajuster son effort de nutrition en fonction de la disponibilité de la nourriture dans le milieu (Gill et Crisp, 1985). De même, en présence d'une forte concentration en proies, le taux d'ingestion de celles-ci augmente (Dam et Lopes, 2003). En outre, un travail préalable de van Duren et Videler (1995) a fourni des données sur l'activité de nage des différents stades de développement de *T. longicornis*, soumis à des abondances de proies croissantes. Les adultes de cette espèce ont montré une différence dans la réponse comportementale en réaction à la présence d'aliments. La vitesse de nage a augmenté avec l'augmentation de la concentration des algues. Cette vitesse était plus importante chez les mâles que chez femelles, pour des conditions alimentaires similaires. La recherche d'aliments par les copépodes est une opération plus ou moins coûteuse en temps et en énergie suivant les stratégies mises en œuvre. La différence entre l'énergie ingérée et l'énergie dépensée dans la quête alimentaire peut être définie comme le gain net d'énergie. Selon le concept de la recherche de nourriture optimisée (OFT « Optimal foraging theory »), les stratégies alimentaires mises en œuvre par les copépodes visent à optimiser le temps et l'énergie alloués aux diverses activités liées à la nutrition, de manière à maximiser le gain net d'énergie. Lors des expériences de van Duren et

Videler (1995), les femelles illustrent cette théorie, avec des vitesses de nages faibles à très faibles ou à très fortes concentrations en algue, et des vitesses de nage plus élevées à des concentrations intermédiaires.

L'objectif de cette étude consiste à confirmer pour l'écosystème de la Manche orientale les résultats obtenus par van Duren et Videler (1995) et à mettre en évidence les possibles particularités de la population de la Manche orientale.

Matériels et Méthodes

Les proies sélectionnées pour les expériences sont les cryptophytes flagellées *Rhodomonas marina*. Les algues sont cultivées par une méthode de type culture en batch. L'espèce est inoculée dans des ballons de 6 L contenant du milieu de Conway enrichi en acide borique H_3BO_3 (Walne, 1966). L'oxygénation des cultures est assurée par des pompes à air et l'éclairage par des tubes fluorescents à 2500 lux, réglés sur un cycle lumineux de 10N : 14J (Nuit : Jour).

Cette étude a été réalisée le 1 juillet 2008. Le zooplancton et l'eau de mer ont été prélevés comme toujours au niveau du point côte SOMLIT. L'eau de mer, une fois filtrée, ainsi que les individus prélevés ont été maintenus en laboratoire dans une chambre thermostatée à 19 °C, une température similaire à la température ambiante du milieu où les animaux ont été capturés. Après environ 30h d'acclimatation sans nourriture, les dix mâles et dix femelles adultes *T. longicornis* sélectionnés sont filmés séparément pendant environ 60 mns.

Deux types de situations ont été testés: un milieu témoin, contenant de l'eau de mer filtrée sans proie et un environnement constitué d'eau de mer filtrée et de *Rhodomonas sp.* à une concentration de 10^5 cellules.l⁻¹ (la densité a été estimée par comptage sur une cellule de

Malassez). Cette concentration correspond à la condition générant un comportement de recherche de nourriture optimisé selon van Duren et Videler (1995).

Ces expériences ont toutes été reproduites une fois.

Les coordonnées horizontales et verticales ont été extraites manuellement à partir des enregistrements vidéo, image par image, en utilisant le logiciel Track It. L'analyse numérique a été appliquée à un nombre moyen d'environ 230 séquences pour chaque condition (soit environ 350 000 données par condition) (tableau 19).

Tableau 19 : Récapitulatifs des caractéristiques des quatre expériences, pour chaque condition de nutrition (témoin et avec proies) et chaque sexe (mâle et femelle).

	Témoin				Avec proies			
	Mâle		Femelle		Mâle		Femelle	
	Exp. 1	Exp. 2	Exp. 1	Exp. 2	Exp. 1	Exp. 2	Exp. 1	Exp. 2
T ± 1 (°C)	19	19	18.5	19	19.5	18.5	19	19
Nombre de points analysés	151134	106256	166658	135461	208844	200398	213013	223050
	257390		302119		409242		436063	
Nombre de trajectoires extraites	112	81	110	92	126	123	133	135
	193		202		249		268	
Taille moyenne des individus (µm)	1428		1757		1607		1566	

Résultats

Caractérisation des trajectoires et de la vitesse

Pour les deux sexes, les trajectoires présentent une forme complexe, la valeur du ratio NGDR étant faible (environ 0,3), ce qui reste cohérent avec les résultats précédents (tableau 20). En présence de proies, ce taux diminue légèrement, mais la différence n'est pas grande. Les femelles semblent également présenter des formes de trajectoires plus complexes que celles des mâles (les valeurs des ratios NGDR sont plus faibles). Ainsi, l'étude du ratio NGDR permet de mettre en évidence les différences mâle / femelle mais elle ne permet pas de détecter de façon significative un effet de la présence de nourriture.

Tableau 20: Les vitesses instantanées moyennes (V_{moy}) et maximales (V_{max}) ; ainsi que le ratio NGDR calculés et moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque condition de nutrition (témoin et avec proies) et chaque sexe (mâle et femelle).

	Mâle		Femelle	
	Témoin	Avec proies	Témoin	Avec proies
NGDR	0.33 ± 0.04	0.32 ± 0.04	0.28 ± 0.04	0.25 ± 0.04
V moy (mm.s⁻¹)	3.18 ± 0.12	4.43 ± 0.38	2.55 ± 0.11	6.10 ± 1.85
V max (mm.s⁻¹)	25.72 ± 3.85	39.22 ± 7.63	21.67 ± 3.34	53.21 ± 7.36

En ce qui concerne la moyenne et la vitesse de nage maximale, nos résultats montrent une évolution similaire: les valeurs de ces vitesses augmentent dans un milieu contenant l'algue *Rhodomonas marina* (tableau 20). Les valeurs moyennes des vitesses instantanées chez les mâles et les femelles indiquent que les femelles ont tendance à nager plus lentement que les mâles dans l'expérience témoin (2,55 contre 3,18 mm.s⁻¹), mais au cours de l'expérience avec proies, la tendance s'inverse et les femelles nagent 1,5 fois plus vite que les mâles. Chez les mâles et les femelles, la présence de nourriture implique une augmentation de la vitesse de

nage moyenne respectivement, de 40% (3,18 à 4,43 mm.s⁻¹) et de 140% (2,55 à 6,10 mm.s⁻¹). Dans les deux cas, la vitesse maximale est de l'ordre du cm.s⁻¹ (de 2 à 5 cm.s⁻¹). Le résultat est à peu près le même que pour les valeurs moyennes: l'élévation de la vitesse maximale est de 50% pour les mâles et de 150% pour les femelles entre les expériences témoins et les expériences de nutrition.

Afin d'examiner plus en détail l'activité de nage, la densité de probabilité de séries temporelles de vitesse instantanée a été calculée (figure 27).

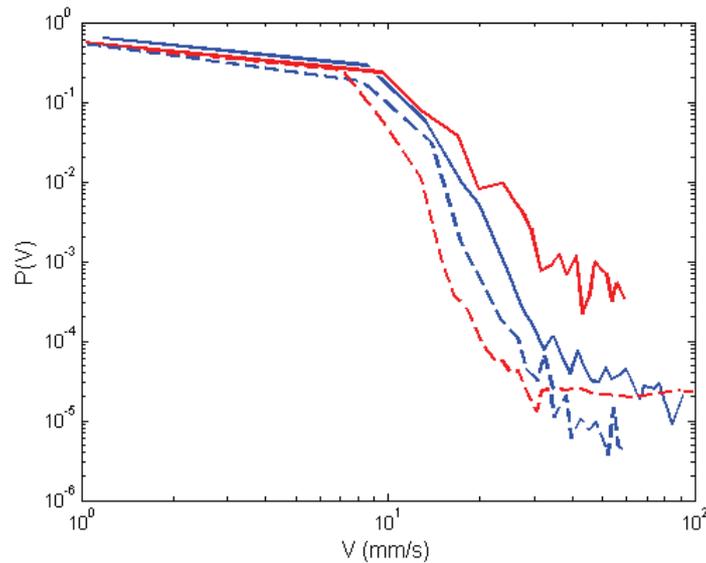


Figure 27: Fonctions des densités de probabilités de vitesses instantanées calculées à partir des trajectoires extraites pour l'expérience témoin (---) et l'expérience avec proies (—) pour les mâles (—) et les femelles (—).

Aux faibles valeurs de vitesses, les densités de probabilité sont similaires pour chaque situation et chaque sexe. Toutefois, les fonctions montrent des fréquences plus élevées durant l'expérience « nutrition ». Néanmoins, la différence observée chez les femelles est beaucoup plus prononcée que chez les mâles, pour les événements extrêmes. Les femelles semblent être beaucoup plus réactives (les grandes valeurs de vitesse sont beaucoup plus fréquentes) que ces derniers.

Les spectres de puissance des vitesses instantanées sont également calculés (figure 28).

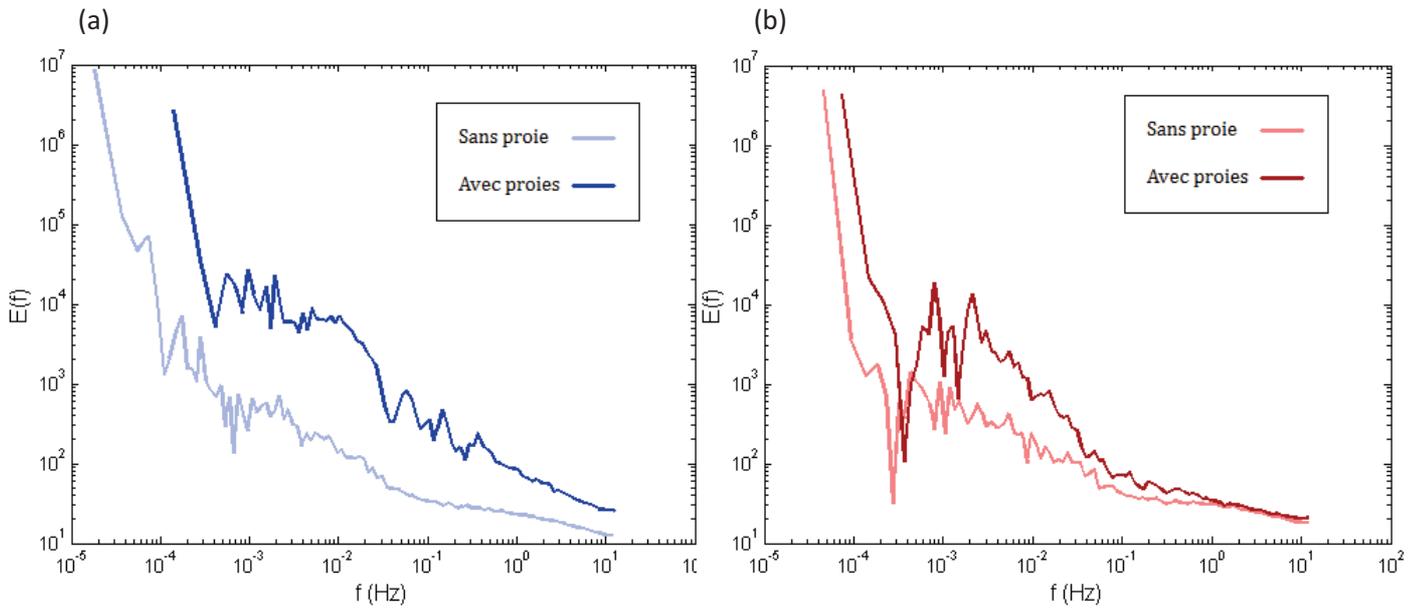


Figure 28 : Spectres d'énergie des vitesses instantanées calculées à partir des trajectoires extraites pour l'expérience témoin (trait clair) et l'expérience avec proies (trait foncé) et pour les mâles (a) et les femelles (b).

Le spectre de puissance de l'expérience témoin présente une évolution en loi de puissance pour les fréquences faibles et moyennes (figure 28) et la forme plate d'un bruit pour les fréquences importantes. Les pentes sont respectivement de 0,22 et 0,26 pour les mâles et les femelles. Après exposition aux proies, les pentes deviennent plus raides: respectivement égales à 0,3 et 0,5 pour les mâles et les femelles.

En condition témoin, l'analyse des moments montre un modèle typique déjà rencontré pour les trajectoires de *T. longicornis* (Schmitt et Seuront, 2001) (figure 29).

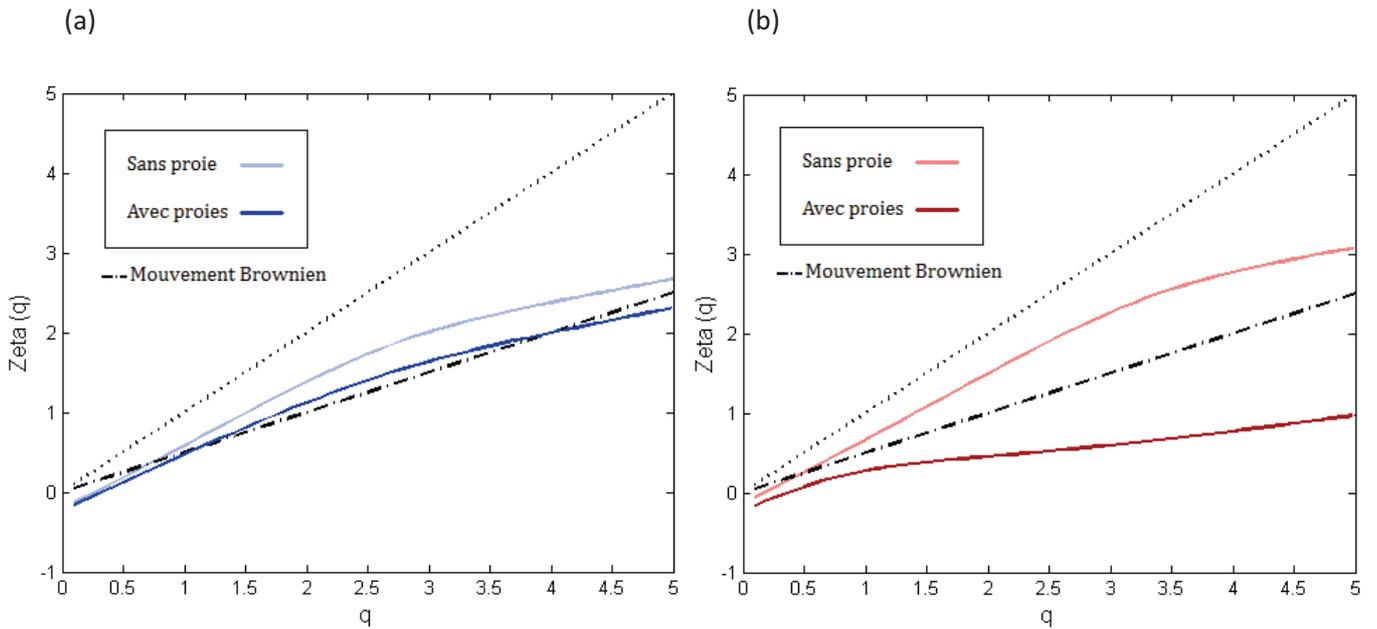


Figure 29 : Fonctions des moments $z(q)$ calculées à partir des coordonnées x et y des trajectoires extraites pour l'expérience témoin (trait clair) et l'expérience avec proies (trait foncé) et pour les mâles (a) et les femelles (b).

Cette fonction est clairement non-linéaire dans les deux cas. Pour les mâles, la différence entre l'expérience témoin et l'expérience en condition de nutrition n'est pas nette, tandis que pour les femelles, la différence est tout à fait claire, la fonction moment est plus convexe indiquant un comportement beaucoup plus intermittent.

Analyse symbolique

La valeur de l'entropie (H) est relativement importante dans les deux cas et pour les deux sexes (tableau 21).

Tableau 21: Valeurs des entropies de Shannon (H) estimée pour chaque condition de nutrition (témoin et avec proies) et chaque sexe (mâle et femelle).

	Mâle		Femelle	
	Témoin	Avec proies	Témoin	Avec proies
	0,59	0,6	0,58	0,62

Elle augmente légèrement sous condition de nutrition, ce qui révèle une augmentation de la variabilité dans la dynamique de la séquence des symboles, en présence de proies. Toutefois, cet indicateur ne permet pas de déceler une différence claire entre les sexes ou entre les expériences.

L'étude des temps de résidence calculés pour l'expérience témoin montre des résultats similaires aux expériences précédentes, avec environ deux tiers du temps total passé en pause, un tiers passé en nage lente, et des déplacements rapides rares (<1%) (tableau 22).

Tableau 22 : Valeurs des temps de résidences moyens (T) et du temps total (P) passé dans chaque état : pause (1), nage lente (2), nage rapide (3) pour chaque condition de nutrition (témoin et avec proies) et chaque sexe (mâle et femelle).

	Mâle		Femelle	
	Témoin	Avec proies	Témoin	Avec proies
P1 (%)	68.2 ± 1	57.3 ± 3	66.2 ± 1	56 ± 3
P2 (%)	31.7 ± 1	42.5 ± 3	33.8 ± 1	38.9 ± 2
P3 (%)	0.1 ± 0.06	0.2 ± 0.1	0.5 ± 0.04	5 ± 2
T1 (s)	0.15±0.02	0.12±0.03	0.15±0.03	0.13±0.02
T2 (s)	0.07±0.004	0.1±0.005	0.07 ±0.005	0.08±0.02
T3 (s)	0.05±0.02	0.07±0.005	0.05±0.01	0.15±0.1

Lors de l'expérience en condition de nourriture, une plus grande proportion de temps est passée dans l'activité de nage lente (environ 40% pour les deux sexes), impliquant une diminution de l'état de pause (près de 55%). Les événements « saut » augmentent également entre l'expérience témoin et les expériences « nutrition ». Néanmoins, cette hausse est différente pour les deux sexes, le temps passé en nage rapide est multiplié par 2 chez les mâles et par 10 chez les femelles. En outre, le temps moyen de résidence en nage lente et en nage rapide croît de façon significative avec la présence de nourriture (tableau 23). Ceci est particulièrement net chez les femelles copépodes, le temps de résidence moyen des sauts passant de 0,05s à 0,15s. Enfin, en présence d'algues, les probabilités de transition de la nage lente ou des pauses vers les sauts augmentent de manière significative (respectivement 0,15% et 0,2% chez les mâles et 3% et 1% chez les femelles) (tableau 23).

Tableau 23 : Valeurs des moyennes des probabilités de transitions entre les trois états pause (1), nage lente (2), nage rapide (3), en fonction des conditions de nourriture (sans et avec proies) pour chaque sexe (mâle et femelle).

		Pause		Nage lente		Nage rapide	
		Témoin	Avec proies	Témoin	Avec proies	Témoin	Avec proies
Mâle	Pause			49.8 ± 0.1	49.6 ± 0.2	0.09 ± 0.08	0.24 ± 0.13
	Nage lente	49.9 ± 0.1	49.6 ± 0.2			0.05 ± 0.04	0.15 ± 0.1
	Nage rapide	0.07 ± 0.06	0.18 ± 0.09	0.07 ± 0.06	0.22 ± 0.12		
Femelle	Pause			49.8 ± 0.08	46.3 ± 1.4	0.06 ± 0.04	1.03 ± 0.38
	Nage lente	49.9 ± 0.07	46.6 ± 1.4			0.03 ± 0.02	2.7 ± 1.4
	Nage rapide	0.05 ± 0.04	0.85 ± 0.35	0.03 ± 0.03	2.5 ± 1.1		

Les probabilités de transition entre la nage rapide et la nage lente ou les pauses croissent également, et atteignent des valeurs respectivement de 0,2% et 0,2% pour les mâles et de 2,5% et 1% pour les femelles.

Effet de la distribution d'algues non homogène

En raison de la méthode utilisée, le comportement des copépodes a été testé sous une concentration non homogène des algues dans le temps. En effet, au début de l'étude, nous avons introduit les algues dans l'aquarium, la concentration algale était donc relativement plus élevée dans le haut de l'aquarium que dans le fond. Pendant la durée du film, les algues ont sédimenté doucement, et la concentration en proie est devenue relativement plus importante dans le bas de l'aquarium. Afin d'étudier l'influence de cette distribution non homogène de proies sur le comportement natatoire de *T. longicornis*, le volume de l'aquarium a été scindé virtuellement en deux parties et l'activité de nage des vingt premières minutes a été comparée à celle des vingt dernières minutes dans la partie haute et la partie basse de l'aquarium (figure 30).

A l'aide du logiciel Labtrack qui s'est montré capable de détecter les cellules algales, il a été envisageable d'estimer le nombre de proies présentes à un temps donné dans chacun des deux volumes. Ainsi, il a été possible d'obtenir une concentration algale relative, correspondant au nombre d'algues détectées pour une zone sur le nombre total d'algues détectées. De même, le taux d'occupation relatif de ces deux volumes (soit le nombre de données obtenues pour chacune des deux zones sur le nombre totale de données) a été calculé ainsi que les différentes activités nataires (la nage lente, la nage rapide et les pauses). Chacun de ces paramètres a été estimé sur l'ensemble des vingt premières minutes puis des vingt dernières minutes (figure 30).

(a-1)

% Pause	34.9 ± 5
% Nage lente	65 ± 5
% Nage rapide	0.2 ± 0.1
% Données	66.6
% ϕ Algales	70
<hr/>	
% Pause	65.5 ± 5.6
% Nage lente	34.4 ± 5.5
% Nage rapide	0.2 ± 0.2
% Données	33.4
% ϕ Algales	30

(a-2)

% Pause	52 ± 4
% Nage lente	47.9 ± 4
% Nage rapide	0.1 ± 0.05
% Données	27.6
% ϕ Algales.	35
<hr/>	
% Pause	44.1 ± 4
% Nage lente	55.9 ± 4
% Nage rapide	0.03 ± 0.02
% Données	72.4
% ϕ Algales.	65

(b-1)

% Pause	44 ± 5.3
% Nage lente	54.4 ± 5.2
% Nage rapide	1.7 ± 0.7
% Données	65.4
% ϕ Algales	70
<hr/>	
%Pause	67.8 ± 5.5
% Nage lente	31.2 ± 3.4
% Nage rapide	1 ± 1
% Données	34.6
% ϕ Algales	30

(b-2)

% Pause	62.1 ± 3.8
% Nage lente	37.1 ± 5
% Nage rapide	0.8 ± 0.5
% Données	22.8
% ϕ Algales	35
<hr/>	
%Pause	37.1 ± 5.5
% Nage lente	62.4 ± 5.3
% Nage rapide	0.5 ± 0.3
% Données	77.2
% ϕ Algales	65

Figure 30: Nombre de données (% Données) et activité totale relative pour chacun des trois états : % pause, % Nage lente, % Nage rapide, durant les vingt premières minutes (1) et les vingt dernières minutes (2) de l'expérience avec proies, chez les mâles (a) et chez les femelles (b), en fonction de la concentration relative en algues (% ϕ Algales).

Les deux sexes présentent le même schéma. Les copépodes occupent préférentiellement la partie haute de l'aquarium au début de l'expérience (nombre relatif de données supérieur à 65%). Inversement, dans les vingt dernières minutes de l'expérience les individus se situent relativement plus souvent dans le fond de l'aquarium (nombre relatif de données supérieur à 70%). Les valeurs de l'activité nage lente sont élevées lorsque la concentration en proie est forte, quelle que soit la période considérée et le sexe. Par exemple, le temps relatif passé en nage lente pour les mâles est respectivement égale à 65% et 55% en haut au début du film et au fond au cours de la fin de l'expérience. A l'inverse, les moments de pauses sont moins importants en présence d'une grande abondance de proie.

Cette différence de comportement observée suivant les zones de l'aquarium considérées, est confortée par le calcul du ratio NGDR (tableau 24).

Tableau 24: Ratio NGDR calculés et moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque sexe, les vingt premières minutes (Début) et les vingt dernières minutes (Fin) de l'expérience avec proies, chez les mâles et chez les femelles, en fonction de la zone de l'aquarium (Haut et Bas).

	Mâles		Femelles	
	Début	Fin	Début	Fin
Haut	0.36 ± 0.03	0.4 ± 0.04	0.25 ± 0.02	0.32 ± 0.03
Bas	0.39 ± 0.02	0.32 ± 0.03	0.30 ± 0.04	0.22 ± 0.04

Ce paramètre est plus faible lorsque la concentration relative en algues est plus élevée. Ainsi, quel que soit le sexe, le ratio NGDR est plus fort en haut et au fond de l'aquarium respectivement en début et en fin d'expérience.

Discussion et conclusion

L'objectif est d'étudier quantitativement le changement de comportement dû à l'absence et à la présence de nourriture d'une part, et de détecter d'éventuelles différences entre les mâles et les femelles d'autre part. Pour cela, des expériences ont été effectuées dans quatre conditions :

- sans proie avec des mâles ou des femelles,
- ou en présence d'algue avec des mâles ou des femelles.

Les trajectoires obtenues ont été étudiées à l'aide d'analyses statistiques et symboliques dynamiques.

Comportement complexe de *Temora longicornis* et stratégie de nutrition

Les trajectoires de nage du copépode *Temora longicornis* enregistrées et analysées dans cette étude montrent la complexité de son comportement à très petites échelles. Considérant l'analyse symbolique, nous avons constaté que les deux sexes passent la plupart de temps à l'état de pause, quelles que soient les conditions de nourriture. Cette stratégie permet de minimiser les coûts dus à la force de traînée, et donc la proportion d'énergie assignée à la locomotion. De plus, cette espèce est capable de créer un courant d'alimentation suffisamment puissant pour amener à elle des proies immobiles et certaines proies mobiles, tout en restant en position stationnaire (Jakobsen et al, 2005). En outre, de nombreux prédateurs, comme les poissons utilisent la vision ou les déformations du fluide pour détecter les proies potentielles (Hart et al, 2009). Un copépode restant immobile peut réduire ainsi le risque de prédation.

D'autre part, le temps passé en nage lente est important et essentiel pour la survie. Cette activité permet d'explorer l'environnement et d'augmenter le taux potentiel de contact,

notamment avec les proies (Visser, 2007). Ces deux contraintes opposées : trouver des proies de manière à se développer et se reproduire, et dans le même temps, minimiser leur risque de prédation, créent un schéma d'activités des copépodes discontinu. Cette intermittence dans le comportement est évidente chez les deux sexes, révélée par une variabilité élevée, c'est-à-dire des valeurs élevées de l'entropie et par de nombreux extrêmes dans les fonctions de densité de probabilité des vitesses. L'étude des extrêmes dans les Pdf, les analyses spectrales de puissance et les longs temps de séjour dans les états de nage lente et rapides indiquent que ces copépodes suivent un mouvement stochastique de la forme de marche aléatoire corrélée.

Ces mouvements complexes correspondent-ils à une stratégie de recherche de nourriture optimale?

Théoriquement, on pourrait s'attendre à ce que lorsque la nourriture est limitée, les copépodes prolongent la période de nutrition afin d'optimiser au maximum le rendement de la prédation en condition de faible disponibilité en nourriture (Huntley et Brooks, 1982). Dans cette étude, les trajectoires montrent une plus faible variabilité en l'absence de proie. Cela révèle une adaptation de la stratégie de prédation. Toutes les méthodes qui ont été utilisées dans cette étude sont en conformité et montrent une augmentation claire de l'activité en présence d'algues. Par exemple, la moyenne et les valeurs maximales des vitesses de nage augmentent en présence de nourritures. Ces observations sont en accord avec les travaux précédents effectués sur cette même espèce (van Duren et Videler, 1995). Les vitesses extrêmes sont également beaucoup plus fréquentes en présence d'algues, les spectres de puissance montrent plus de structuration dans les trajectoires (les pentes des spectres d'énergie sont plus raides), l'analyse des moments présente plus d'intermittence dans le comportement (augmentation de la convexité), enfin, la dynamique symbolique révèle que la probabilité de l'état nage rapide a

fortement augmenté en présence de nourriture. Notons que la stratégie de recherche de nourriture est coûteuse en énergie, mais permet un taux de rencontre plus élevé ce qui justifie ce comportement, un bilan énergétique positif entre l'ingestion des aliments et l'énergie dépensés pour le mouvement.

Les femelles : prédatrices plus efficaces que les mâles ?

Face à ce facteur biotique, nous avons trouvé une différence très nette entre la réponse des femelles et celle des mâles. En comparant l'expérience témoin et l'expérience en condition de nutrition, les deux techniques d'analyses ont montré des résultats cohérents et similaires c'est-à-dire une très nette augmentation des activités des femelles, plus importante que chez les mâles. Concernant le ratio NGDR, nous avons constaté que la valeur est plus faible chez les femelles (ratio de $\frac{1}{4}$) que chez les mâles (rapport de $\frac{1}{3}$). Les vitesses moyennes ont augmenté de 40% pour les mâles, entre l'expérience témoin et l'expérience en présence d'algues, tandis que pour les femelles l'augmentation est de 240%. Pour la vitesse maximale, l'augmentation est respectivement de 50 et 250%. Dans l'expérience témoin, les femelles ont nagé plus lentement que les mâles, alors que dans l'expérience avec la nourriture, elles ont nagé plus vite. L'analyse des Pdf a montré aussi qu'en présence de proies, les femelles sont beaucoup plus réactives que les mâles, en particulier pour les valeurs extrêmes des vitesses. L'analyse du spectre de puissance a montré un net changement de pente pour les femelles, et les fonctions moment ont révélé plus de complexité, plus d'intermittence dans le comportement de celles-ci. Enfin, la dynamique symbolique a montré que l'analyse de l'entropie n'est pas un paramètre discriminant lors de ce type d'étude en ce qui concerne les deux sexes. Cependant, l'étude des temps de séjour des différents états (pause, nage lente et nage rapide) a montré que, en présence de nourriture, les temps de séjour en nage lente ont été multipliés par 2 pour

les mâles et par 10 pour les femelles. Ainsi, ces différents résultats révèlent une plus grande réactivité des femelles en présence d'algues, comparées aux mâles: les femelles *Temora longicornis* semblent être plus sensibles à la présence de nourriture que les mâles.

Néanmoins, en ce qui concerne l'activité relative des deux sexes, nos résultats diffèrent des travaux précédents de van Duren et Videler (1995) qui ont constaté qu'en présence de concentration élevée en proies, la vitesse de nage des mâles est plus élevée que celle des femelles. Toutefois, des études antérieures sur différentes espèces de copépodes ont montré que les mâles ne fournissent pas autant d'effort en ce qui concerne l'activité de nutrition que les femelles (Bautista et al, 1988; Breteler et al, 1990). Des dissemblances au niveau de la locomotion ont été également constatées entre les deux sexes, montrant une capacité de migration plus restreinte chez les mâles (Bollens et Frost, 1989). Dans notre étude, *T. longicornis* semble suivre cette tendance générale affichée par les autres copépodes, avec un effort d'exploration chez les mâles inférieur à celui des femelles. Gerritsen (1980) défend la théorie selon laquelle cette différence de stratégie reflète des objectifs divergents: les mâles cherchent à s'accoupler, alors que les femelles cherchent à optimiser le gain énergétique afin de maintenir la reproduction et la production d'œufs. Nos résultats sont en accord avec cette hypothèse, et fournissent des résultats quantitatifs qui peuvent être comparés à d'autres espèces.

Stratégie optimale pour environnement hétérogène

À grande échelle, l'évolution du comportement alimentaire de *Temora longicornis* est bien connue. Ce copépode qui effectue des migrations verticales circadiennes (Dam et Peterson, 1993), se caractérise par un surcroît de résidence durant la journée et remonte généralement la nuit près des eaux de surface (Head et al, 1984). Lors de cette étude, les femelles et les mâles

Temora longicornis affichent également des variations dans le comportement de nutrition aux moindres échelles de temps et d'espace (de l'ordre du centimètre et de la minute). En effet, le nombre élevé de données et la faible valeur du NGDR, dans les zones de l'aquarium riche en algues, indiquent que ces organismes peuvent adapter leur comportement de nage. Notamment ils peuvent accroître le temps de séjour et restreindre le volume d'exploration, en réponse à une densité plus élevée en proies.

En se basant sur la théorie de l'« optimal foraging », Charnov (1976) a proposé un modèle qui explique comment un animal peut exploiter un site donné sur lequel il se nourrit pour le quitter par la suite lorsque le taux instantané d'ingestion d'énergie devient égal ou inférieur au taux moyen dans l'ensemble de l'habitat (Kamil et al, 1987 ; Pinel-Alloul, 1995).

Cet effet a été observé chez les copépodes, avec une variation de la vitesse de nage et/ ou une augmentation du nombre de virage dans la forme des trajectoires en présence de proies (Williamson, 1983; Buskey, 1984; Wong, 1988). Ainsi, lorsque le copépode est à la recherche de proies, la découverte de celles-ci ne relève pas d'un processus aléatoire. Lorsqu'un aliment est découvert, il accentue son effort de recherche et la recherche suivante est réalisée dans la proximité immédiate de la zone où l'aliment a été trouvé. En revanche, si la recherche se solde par un échec, le copépode parcourt une plus longue distance pour prospector des zones non encore explorées. Les régions pauvres en proies sont ainsi rapidement détectées puis préférentiellement évitées.

En outre, dans le même temps, ils développent des stratégies de nutrition, en augmentant les périodes de nage lente et les événements de saut. La dynamique d'alimentation est fonction en partie des conditions environnementales (par exemple, la concentration en prédateur et proie et la turbulence) et en partie du comportement natatoire de ces organismes. L'augmentation des vitesses de nage, par exemple, accroît la probabilité de trouver une proie (Visser, 2007). Néanmoins ce mode d'activité augmente également le taux de rencontrer avec un prédateur.

Ainsi, Visser et al (2009) ont déterminé que, en condition de faible turbulence, l'activité de nutrition privilégiant l'exploration et une vitesse de nage lente était la stratégie optimale de déplacement du point de vue de leur fitness (c'est-à-dire la balance entre les bénéfices et les coûts de l'effort de nutrition). Ces conclusions peuvent expliquer l'augmentation de l'activité de nage lente observée ici, en présence d'une forte concentration en proies.

Une fois encore, la réponse des mâles est nettement différente de celle des femelles face à la distribution en patch de la nourriture. Les mâles adultes répondent avec moins d'intensité. Chez eux, la différence de comportement observée dans les zones relativement riches par rapport aux zones relativement pauvre en algues est beaucoup moins marquée, ce qui suggère une plus grande souplesse dans le comportement des femelles.



*VI. Variabilité
temporelle du
comportement de
Temora longicornis*



VI. VARIABILITE TEMPORELLE DU COMPORTEMENT DE *TEMORA LONGICORNIS*

Introduction

L'impact significatif de certains facteurs biotiques (présence de proies, de prédateurs et de congénères) et de certains facteurs abiotiques (température, turbulence et salinité) sur le fonctionnement des copépodes est maintenant largement admis et prouvé. C'est pourquoi, les fluctuations de ces paramètres environnementaux au cours de l'année peuvent avoir des conséquences sur le fonctionnement du zooplancton, et ce particulièrement au niveau des écosystèmes tempérés côtiers où ces fluctuations sont marquées. Ainsi, les variations saisonnières de ces facteurs impliquent des modifications au niveau de l'abondance et des assemblages des populations de copépodes. En Atlantique Nord-Est l'abondance de *T. longicornis* est fortement corrélée à la variabilité climatique (Heyen et al, 1998; Dippner et al, 2000).

En outre, à l'échelle de l'individu de nombreux travaux ont démontré l'existence de variations saisonnières du métabolisme chez plusieurs copépodes, notamment des taux d'excrétion (Conover et Corner, 1968) et des taux de respiration (Anraku, 1964). Ces phénomènes sont liés en parties à l'état physiologique de l'organisme (Hirche, 1983), et ont donc des répercussions sur le cycle de vie des copépodes. Bien que *T. longicornis* soit présent tout au long de l'année, ces taux de reproduction et de production d'œufs sont faibles en hiver. Le maximum de production d'œufs est observé en avril/mai, lorsque les femelles ont une taille plus importante (Halsband et Hirche, 2001 ; Devreker et al, 2005). Ormis la température, l'abondance et la qualité nutritionnelle des aliments sont des facteurs importants affectant la

fécondité copépodes (Castellani et Altunbas, 2006). En effet, la nature des éléments nutritifs ingérés et l'état de satiété de cette espèce joue sur l'activité des enzymes digestifs et métaboliques, ayant des répercussions sur l'excrétion et la reproduction (Kreibich et al, 2008). *T. longicornis* réagit rapidement aux changements de régime alimentaire et à la qualité nutritive des proies, ces réserves étant fortement limitées (Kreibich et al, 2008).

Ainsi, les variations saisonnières étant capables d'impliquer de tels changements chez *T. longicornis*, nous sommes amenés à supposer que ces dernières peuvent aussi entraîner des modifications du comportement natatoire de ces organismes. Dans une étude antérieure, Gill et Crisp (1985) ont mis en évidence l'acclimatation et la réactivité différentielle de cette espèce, face aux variations de température, en fonction de la saison. De plus, lors de l'étude de l'impact de la température (chapitre 5.2), nous avons retrouvé un effet « populationnel », révélant des différences d'activité de nage entre la population d'été et la population d'hiver. Ces premières observations semblent indiquer que le comportement natatoire, tout comme la physiologie et le métabolisme de *T. longicornis*, montrent des dissemblances en fonction des fluctuations saisonnières des facteurs environnementaux.

D'autre part, l'écosystème de la Manche orientale subit des événements récurrents de bloom de *Phaeocystis globosa* (Breton et al 2000, Gomez et Souissi, 2008). Le développement de cette microalgue induit une augmentation hétérogène de la viscosité de l'eau de mer (Seuront et al, 2005). De plus, des études récentes ont montré que le comportement migratoire des organismes suprabenthiques a clairement été affecté au cours du bloom de *Phaeocystis globosa* (Dauvin et al, 2008). En conséquence, la présence de cette espèce peut aussi affecter la capacité de déplacement de *T. longicornis*.

L'étude du comportement de nage est importante pour déterminer la capacité de survie et la fitness des individus, ainsi que pour comprendre ses stratégies d'adaptation face à un

*Chapitre 6_ Variabilité temporelle du comportement de *Temora longicornis**

environnement variable. Dans ce cadre, l'objectif de cette étude est de caractériser les profils d'activité à petite échelle de l'espèce *T. longicornis* en fonction des saisons. Pour cela, une série temporelle a été constituée d'avril 2006 à août 2008 profitant des sorties SOMLIT à Wimereux, portant sur l'activité de nage des mâles et femelles adultes de cette espèce.

Caractéristique de l'environnement lors du suivi de l'activité de nage de *T. longicornis*

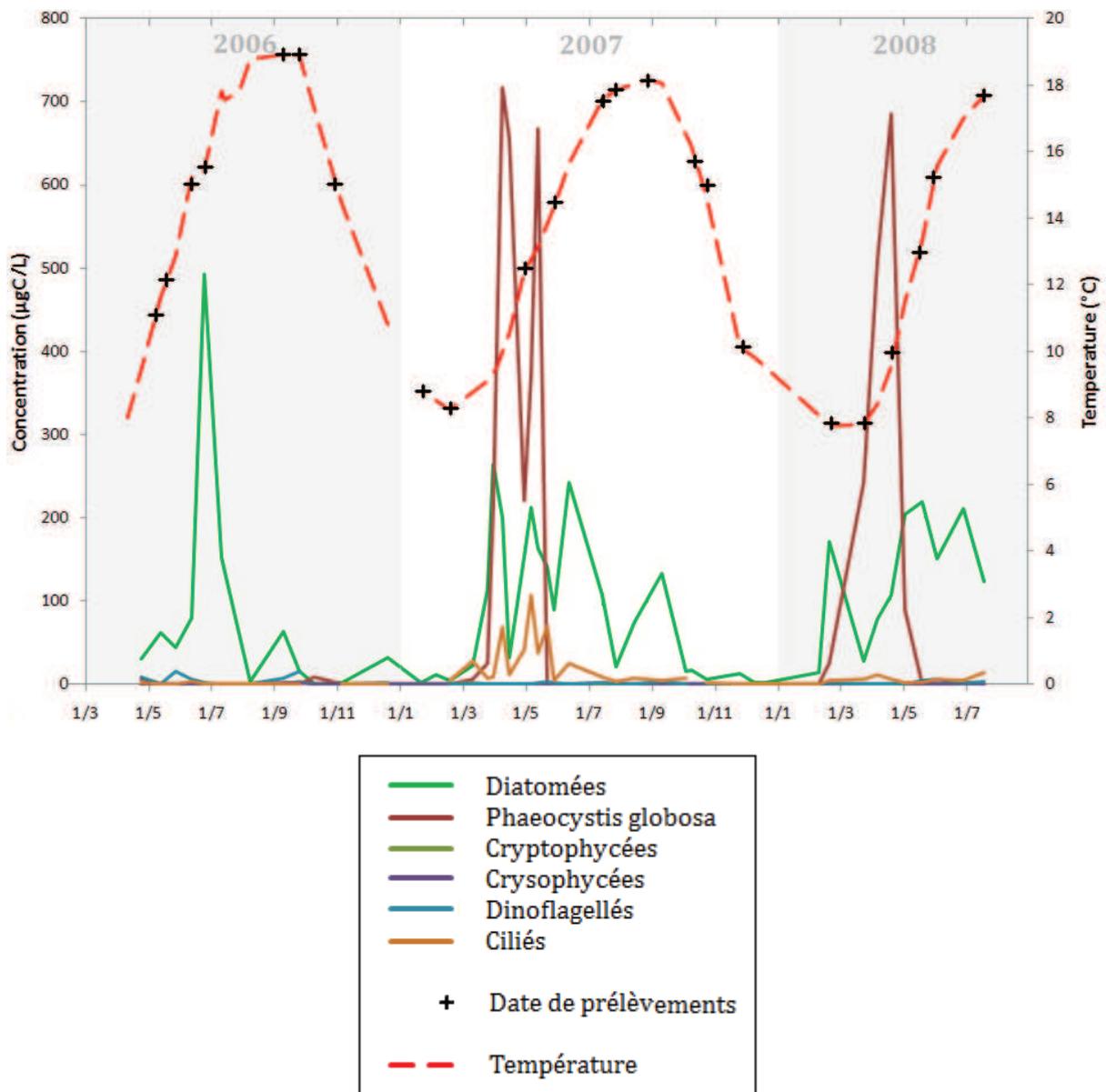


Figure 31: Récapitulatif général des caractéristiques (température et biomasse phytoplanctonique) du milieu de prélèvement : le point côte SOMLIT, ainsi que les dates de prélèvements.

L'environnement « point côte SOMLIT » présente des caractéristiques classiques d'un milieu côtier tempérée de l'hémisphère Nord (figure 31), dont une oscillation de la température en fonction des saisons, avec des valeurs plus faibles en hiver (environ 8°C) et plus forte en été (de l'ordre de 18°C), ainsi qu'une alternance des assemblages phytoplanctoniques. Les blooms planctoniques printaniers sont dominés par les diatomées (biomasse maximale de l'ordre de centaines de $\mu\text{gC.l}^{-1}$ et dans une moindre mesure par les ciliés et les dinoflagellés (biomasse maximale de l'ordre de dizaines de $\mu\text{gC.l}^{-1}$). Fin de l'été, début de l'automne, un deuxième bloom, en majorité de diatomées, se produit, mais d'une intensité moindre par rapport au premier. Une des particularités de l'écosystème Manche orientale est la présence de bloom de *Phaeocystis globosa* conséquents, pouvant atteindre 700 $\mu\text{gC.l}^{-1}$ au plus fort de sa floraison, au printemps. Néanmoins, l'année 2006 montre un pattern un peu plus particulier avec un bloom de *Phaeocystis globosa* restreint (valeur maximale atteinte égale à 300 $\mu\text{gC.l}^{-1}$ environ) et moins étendu dans le temps (de mars à avril).

Déroulement de l'expérimentation

Le zooplancton a été prélevé au niveau du point « côte SOMLIT » à l'aide d'un filet à plancton (200 μm) (voir paragraphe 3.3) et conservés dans une glacière pour le transport et l'acclimatation. De l'eau de mer a été aussi prélevée au même endroit et filtrée pour l'expérimentation. Les individus *T. longicornis* sélectionnés sont maintenus à une température « *in situ* + 5°C », dans une salle thermostatée pendant environ 4h. Le soir venu, une dizaine de mâles et de femelles sont filmés séparément pendant 60 minutes, toujours à une température *in situ* + 5 \pm 1 °C (tableau 25). Cette température « *in situ* + 5°C » permet d'une part, de maintenir un écart constant entre la température du milieu et la température de

l'expérimentation, nécessaire lors d'un suivi saisonnier, et d'autre part de limiter le stress possible dû ce facteur abiotique.

Tableau 25 : Récapitulatifs des caractéristiques des expériences, pour chaque sexe (mâle et femelle) : la différence entre la température *in situ* et la température de l'expérience (T exp-ext), le nombre de trajectoires extraites (Nbre traj), le nombre de données totales analysées (Nbre pt) et la taille des individus testés (Taille).

	Femelles				Mâles			
	T exp-ext (°C)	Nbre traj	Nbre pt	Taille (µm)	T exp-ext (°C)	Nbre traj	Nbre pt	Taille (µm)
15/05/2006	5	58	77150	1074				
13/06/2006	7	40	49113	1103				
26/06/2006	4	57	117437	1099				
11/09/2006	5	36	47896	1052				
26/09/2006	4	18	27895	931				
06/11/2006	4	113	190349	1137	5	21	21102	1138
22/01/2007	5	9	12319	968	5	32	88746	1290
19/02/2007	7	55	146582	1023	7	62	103246	923
02/04/2007	7	165	231853	1330	7	113	197653	1202
02/05/2007	6	54	110676	1192	7	144	208741	1176
31/05/2007	6	81	220742	903	5	42	76835	1035
16/07/2007	5	47	68232	1114	4	132	143857	1111
30/07/2007	4	92	87785	1083	4	20	22544	990
30/08/2007	4	97	126964	1143	3	108	141675	1158
11/10/2007	4	100	291571	1025	4	107	181357	1162
25/10/2007	3	117	268595	1103	4	94	112878	1125
27/11/2007	4	283	463080	1114	4	85	118105	1192
25/02/2008	7	147	206738	989	7	179	149093	1162
26/03/2008	6	62	123679	1154	7	62	140998	1075
21/04/2008	6	217	410447	849	7	74	133518	1162
22/05/2008	4	126	195704	1065	7	100	208863	1212
05/06/2008	4	74	119183	1438	4	88	98267	1341
21/07/2008	4	57	77464	1147	4	81	110953	1086

Les coordonnées horizontales et verticales sont extraites des vidéos et analysées d'après les méthodes décrites dans le paragraphe 3.4. En moyenne, 90 trajectoires (soit 145 000 points environ) ont été analysées pour chacune des dates (tableau 25).

Choix des « saisons »

Tableau 26 : Délimitation des saisons et regroupement des dates par « saisons »

2006	2007	2008	
15/05/2006	22/01/2007	25/02/2008	Printemps
13/06/2006	19/02/2007	26/03/2008	
26/06/2006	02/04/2007	21/04/2008	Été
11/09/2006	02/05/2007	22/05/2008	
26/09/2006	31/05/2007	05/06/2008	Automne
06/11/2006	16/07/2007	21/07/2008	
	30/07/2007		Hiver
	30/08/2007		
	11/10/2007		
	25/10/2007		
	27/11/2007		

Afin de faciliter la lisibilité de certaines analyses, quelques résultats sont regroupés par « saison » (tableau 26). Ces saisons ont été déterminées en fonctions des principaux paramètres environnementaux. L'« hiver » correspond aux périodes de basses températures (inférieures ou égales à 10°C) et caractérisées par une faible concentration en proies dans le milieu. Le « printemps » se définit par une température de faible à moyenne (entre 8 et 15 °C), et la forte présence de nourriture (d'une centaine à plusieurs centaines de $\mu\text{gC.l}^{-1}$). Lorsque les températures sont élevées (de l'ordre de 18, 19°C) et que le phytoplancton est présent dans une moindre mesure dans le milieu (de quelques dizaines à une centaine de $\mu\text{gC.l}^{-1}$), les dates de prélèvements se situent en « été ». Enfin, lorsque le phytoplancton se raréfie mais que les températures restent moyennes (entre 14 et 16°C), la période est appelée « automne ».

Structure des trajectoires et des vitesses

Encore une fois, l'analyse du NGDR révèle des trajectoires très tortueuses avec une valeur de ce ratio faible, inférieure à 0,5, quel que soit la date considérée (figure 32).

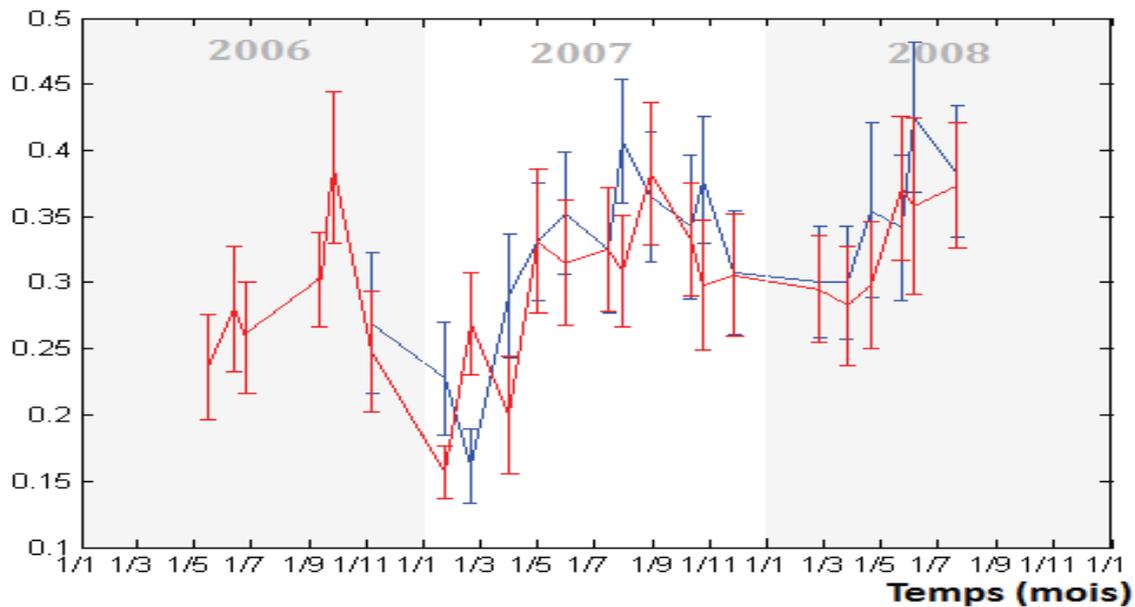


Figure 32: Ratio NGDR calculés et moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience et chaque sexe [mâle (—), femelle (—)], au cours de 2006, 2007 et 2008.

Aucune différence significative n'est observée entre les ratios NGDR des mâles et les femelles au vu de ces résultats. Néanmoins, ce paramètre varie au cours des saisons : il est très faible en hiver, augmente durant le printemps, reste relativement élevé tout au long de l'été, puis décroît en automne. En outre, les variations interannuelles sont non-négligeables. Durant la saison hivernale, notamment, la valeur du ratio NGDR se situe aux alentours de 0,2 en 2007, alors qu'en 2008, ce paramètre est de l'ordre de 0,3.

L'évolution des vitesses instantanées moyennes montre une évolution saisonnière moins nette (figure 33).

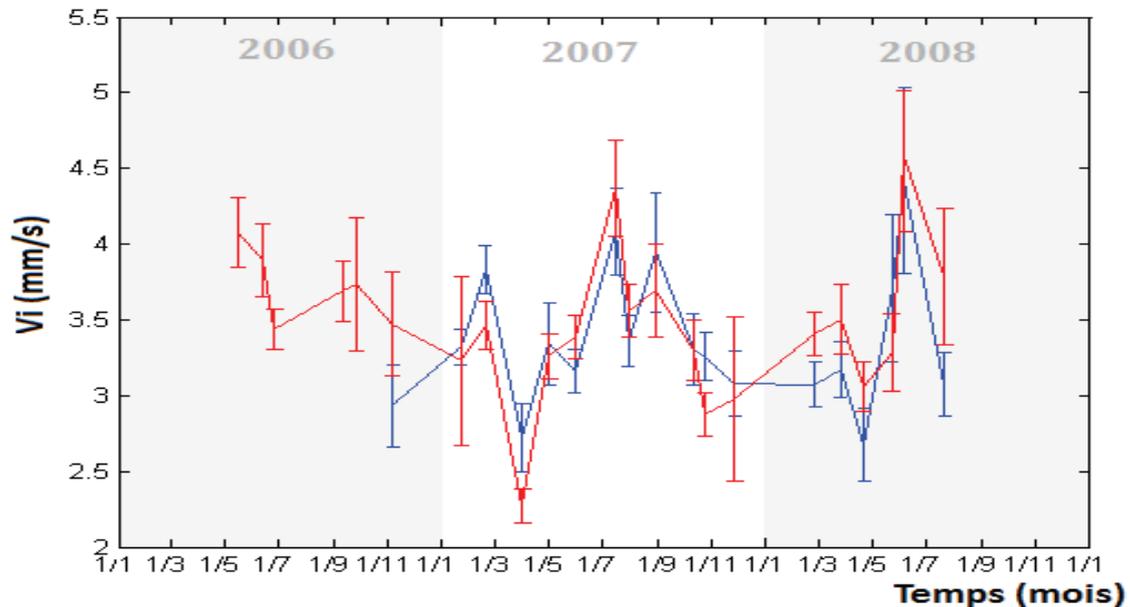


Figure 33: Les vitesses instantanées (mm.s^{-1}) moyennes calculées et moyennées sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience et chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), au cours de 2006, 2007 et 2008.

Bien que l'amplitude des variations semble plus importante chez les femelles, les deux sexes présentent un changement similaire dans les vitesses en 2007 et 2008. Les valeurs sont maximales en été (entre $3,5 \text{ mm.s}^{-1}$ et $4,5 \text{ mm.s}^{-1}$), diminuent au cours de l'automne, en dessous de 3 mm.s^{-1} . A la fin de l'hiver, ce paramètre augmente de nouveau puis stagne et rechute aux alentours d'avril/mai, pour enfin amorcer une nouvelle croissance jusqu'en été.

L'année 2006 semble se distinguer des deux autres. En effet, elle présente des valeurs de vitesses instantanées moyennes particulièrement fortes, de l'ordre de 4 mm.s^{-1} , au printemps.

L'étude des vitesses maximales, quant à elle, montre dissemblance entre les sexes (figure 34).

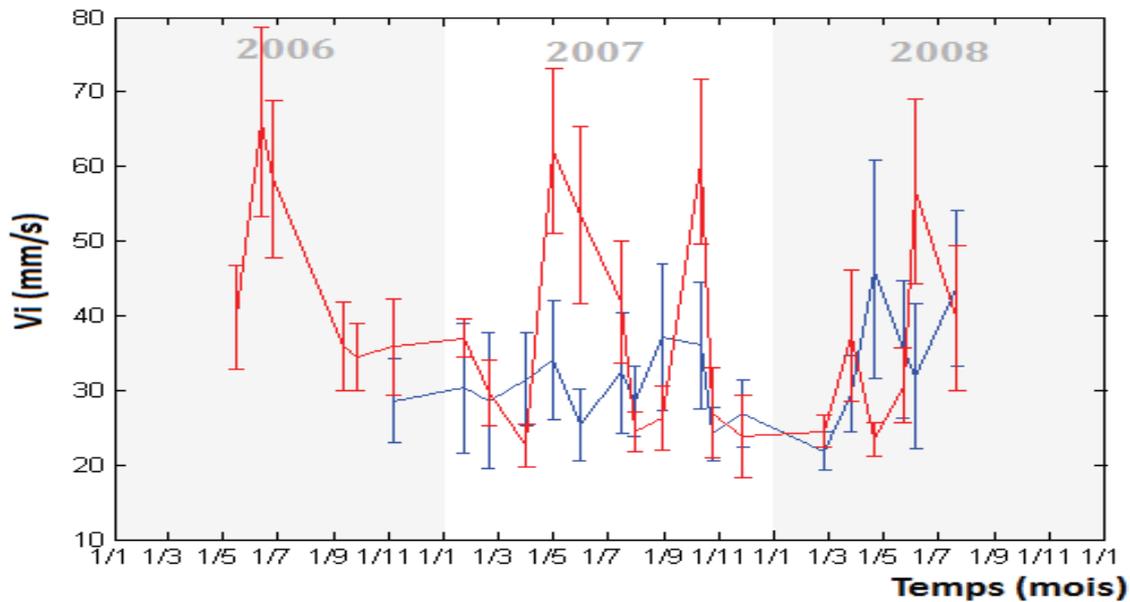


Figure 34: Les vitesses instantanées maximales calculées et moyennées sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience et chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), au cours de 2006, 2007 et 2008.

En effet, les vitesses maximales calculées chez les mâles présentent de faibles variations au cours des trois années étudiées, entre 22 mm.s^{-1} et 46 mm.s^{-1} . Les femelles, quant à elles, montrent des vitesses maximales relativement plus élevées au printemps et en été, supérieures à 60 mm.s^{-1} . Le schéma évolutif des vitesses maximales ressemble fortement à celui des vitesses moyennes avec des minima en hiver, une légère augmentation au début du printemps, et des maxima en fin de printemps. Néanmoins, l'été 2007 semble particulier avec des valeurs de vitesses maximales très faibles en juillet et août.

L'étude des fonctions de densité de probabilité permet de mettre en évidence les événements extrêmes (figure 35). Les femelles montrant une grande fluctuation dans les moyennes des vitesses maximales; ce type de calcul se prête bien à l'étude du comportement natatoire de celles-ci et permet de révéler quelques dates particulières.

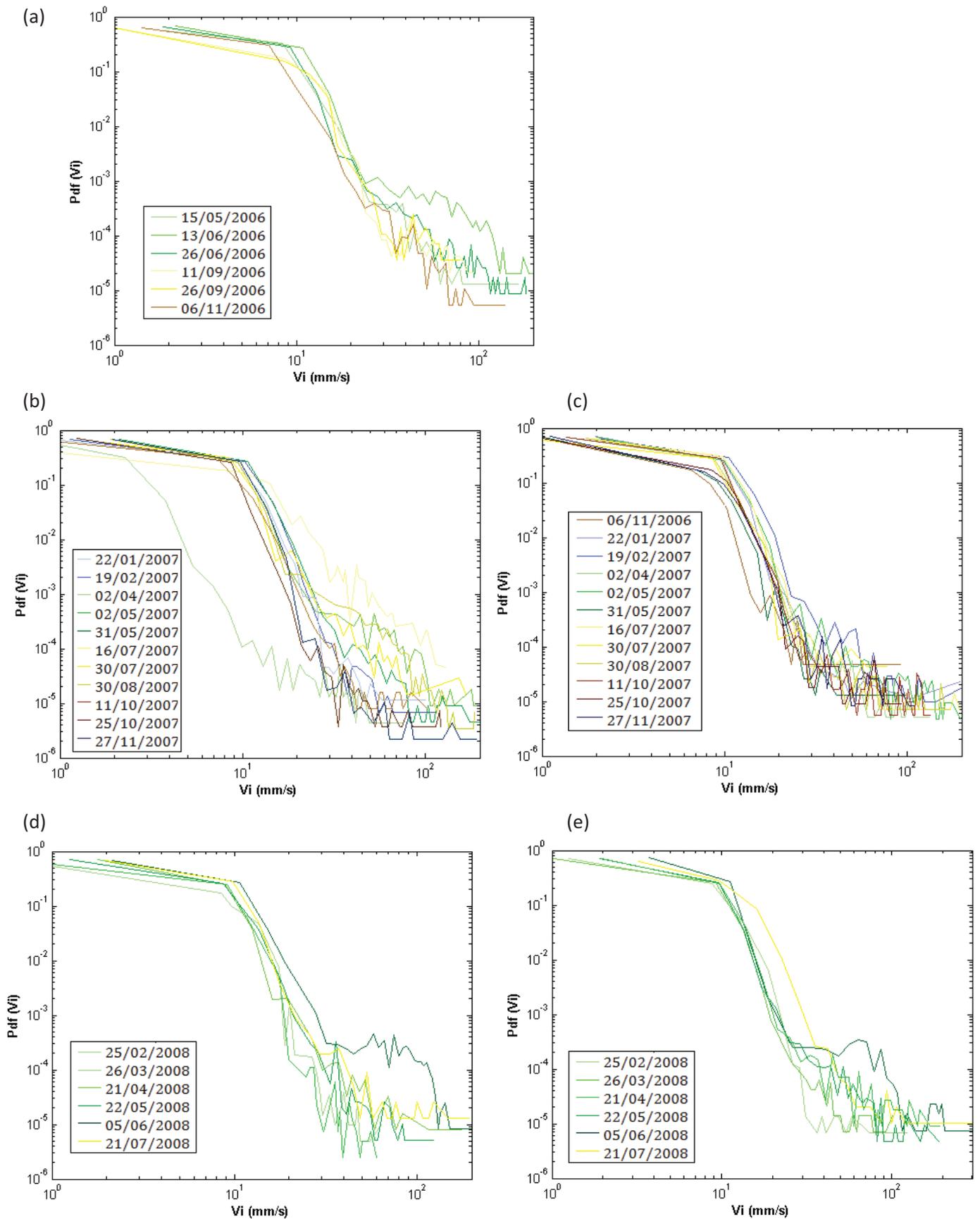


Figure 35: Fonctions de densité de probabilité calculées sur l'ensemble des vitesses instantanées pour chaque expérience, chez les mâles (c-e) et les femelles (a-b-d), au cours de 2006 (a), 2007 (b-c) et 2008 (d-e).

Au printemps 2006, les femelles présentent des densités de probabilité particulièrement fortes pour des vitesses élevées, et spécialement le 15 mai 2006. Courant 2007, pour les mâles, les Pdf calculés ne montrent pas de divergence significative les uns par rapport aux autres. Ceci confirme les résultats observés lors de l'étude des vitesses maximales. Au contraire, chez les femelles, les Pdf mettent en évidence des vitesses extrêmes généralement plus fréquentes au printemps et en été, ceci étant particulièrement vrai le 16 juillet 2007. Néanmoins, le 02 avril 2007, les femelles ont présenté des vitesses instantanées beaucoup plus faibles. En 2008, les individus mâles et femelles présentent encore une fois, des densités de probabilité relativement plus faibles en hiver (ainsi que le 21 avril 2008 chez la femelle) et relativement plus fortes au printemps et en été. De plus, la date du 05 juin 2008 montre des fréquences de vitesses de nage extrêmes particulièrement élevées.

Les spectres présentent majoritairement la même forme (figure 36). Pour les faibles et moyennes fréquences, la fonction peut être assimilée à une loi de puissance avec des pentes faibles comprises entre 0,3 et 0,4 et une structure plate, synonyme de bruit, pour les grandes fréquences (petites échelles temporelles).

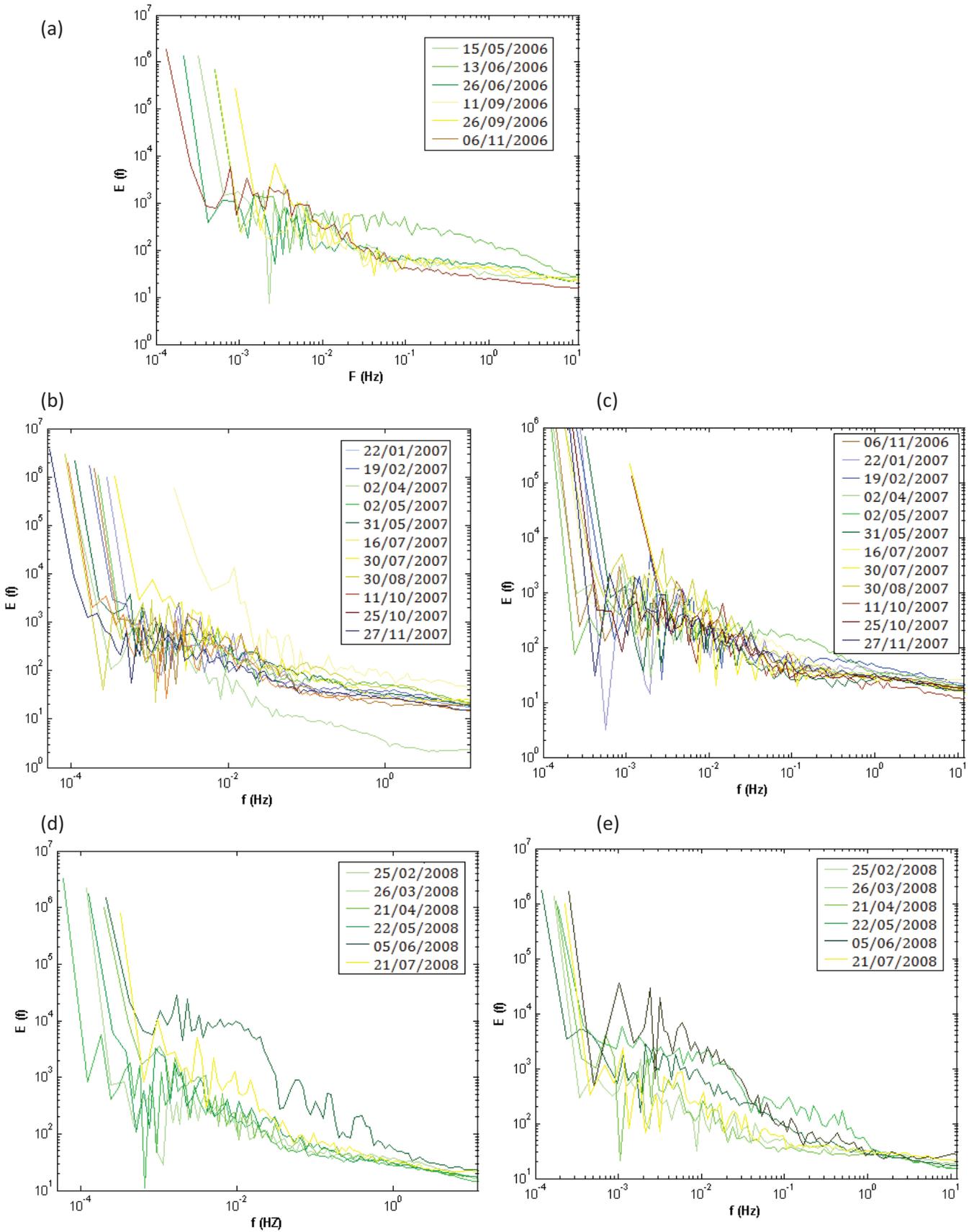


Figure 36: Spectres d'énergie calculés sur l'ensemble des vitesses instantanées pour chaque expérience, chez les mâles (c-e) et les femelles (a-b-d), au cours de 2006 (a), 2007 (b-c) et 2008 (d-e).

Néanmoins, cette étude met aussi en exergue des périodes particulières dont la pente des spectres diffère de la moyenne. Chez les femelles, tout d'abord, le spectre calculé pour l'expérience du 13 juin 2006 révèle un aspect relativement plat (pente égale à 0,2). En 2007, avec des pentes respectivement égales à 0,6 et 0,7, les expériences du 2 avril et du 16 juillet se distinguent des autres spectres dont les pentes sont comprises entre 0,3 et 0,4. Enfin, pour l'année 2008, les expériences du 22 mai et du 5 juillet présentent des spectres dont les pentes sont relativement fortes, respectivement égales à 0,5 et 1.

Chez les mâles, aucune différence significative n'est visible en 2007. Néanmoins les expériences du 22 mai et du 5 juin 2007 présentent des spectres dont les pentes sont relativement plus raides, respectivement égales à 0,7 et 1.

L'analyse de moments présente encore une fois des fonctions classiques de moment observées lors de l'étude des comportements natatoires des copépodes (Schmitt et al, 2006) avec des formes très convexes. La figure ci-dessous illustre le type de résultat obtenu chez les mâles et les femelles pour l'année 2007 (figure 37).

Ceci confirme le caractère aléatoire stochastique des déplacements de ces organismes. Néanmoins, ce type d'analyse ne permet pas de mettre en évidence des périodes particulières et une quelconque évolution lors de notre suivi aux cours des ces trois années 2006, 2007 et 2008.

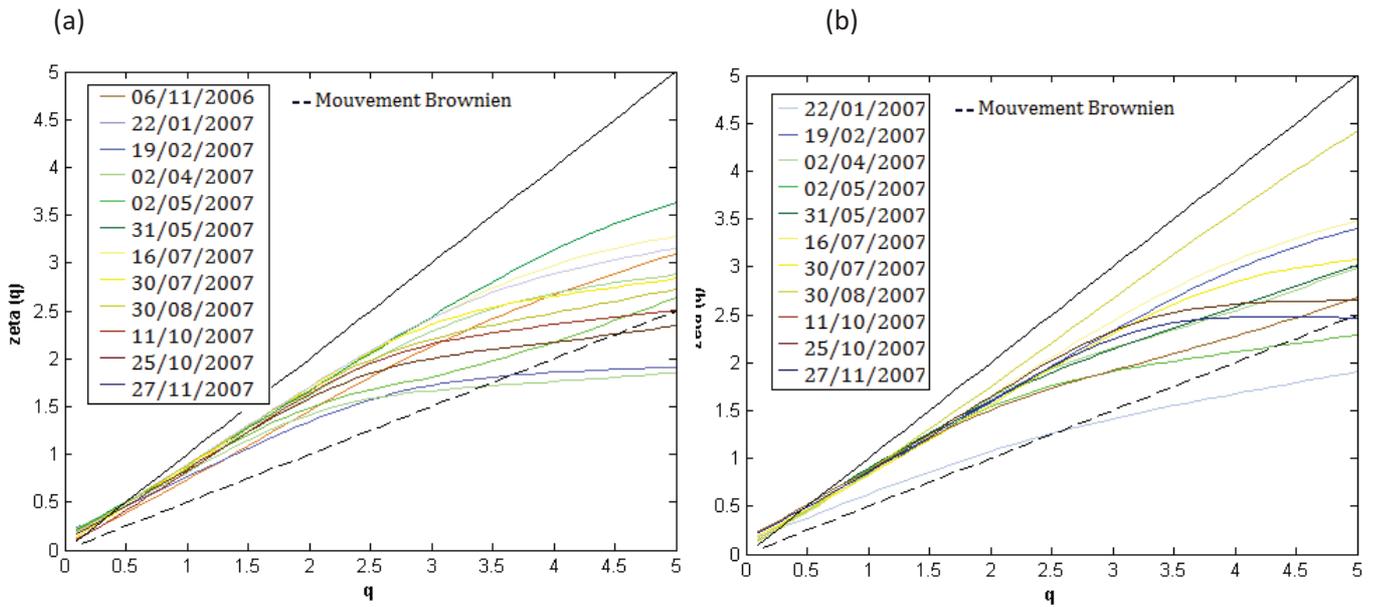


Figure 37: Fonctions des moments calculées sur l'ensemble des coordonnées pour chaque expérience, chez les mâles (a) et les femelles (b), au cours de l'année 2007.

Analyse symbolique

L'évolution des vitesses instantanées observée au cours du temps a pour conséquence une fluctuation de la durée de nage allouée à chaque état (figure 38).

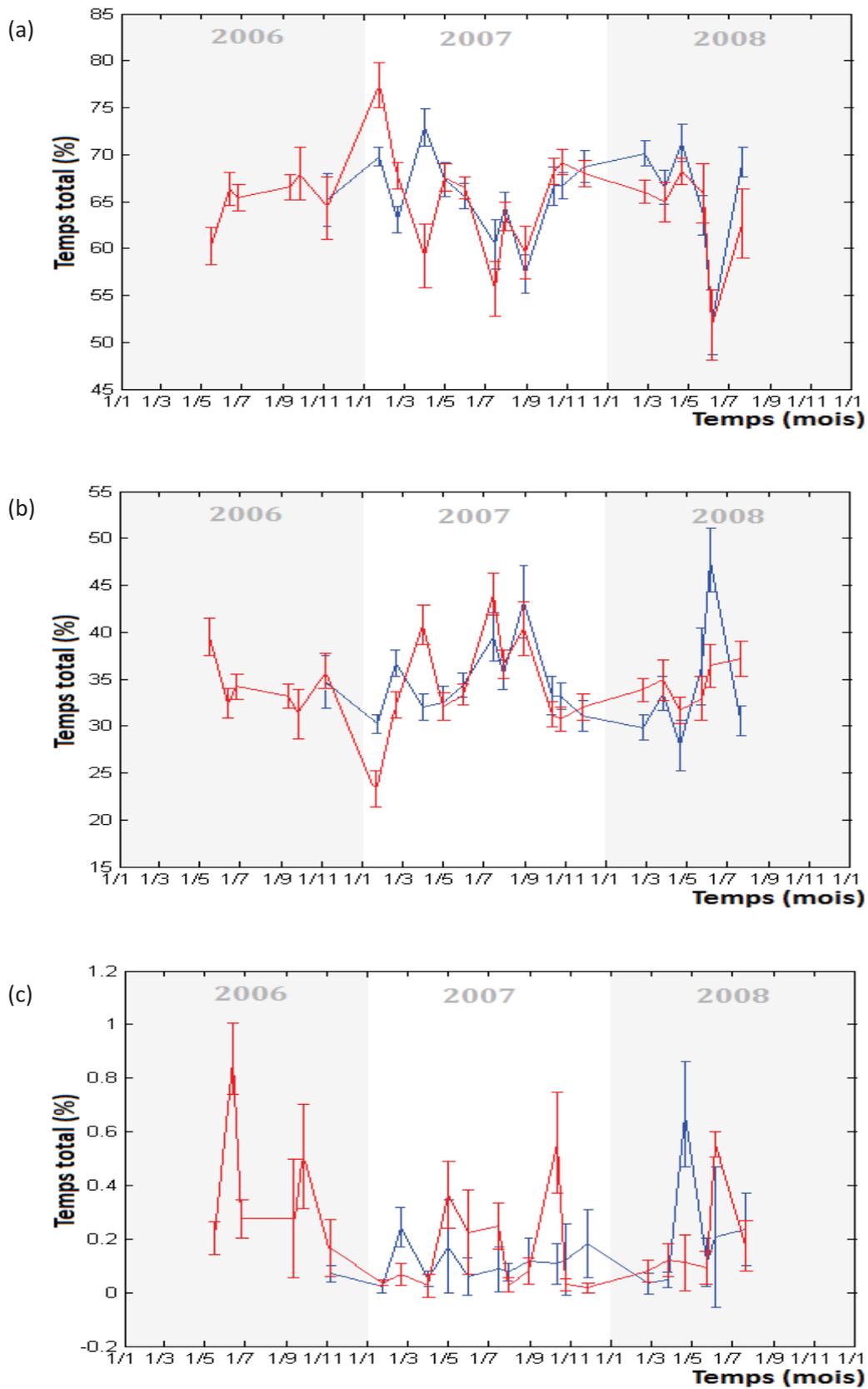


Figure 38 : Evolution des temps totaux passés en pause (a), nage lente (b) et nage rapide (c) moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience et chaque sexe (mâle (—), femelle (—)), au cours de 2006, 2007 et 2008.

De façon générale, et comme cela a déjà été observé auparavant, cette espèce passe environ deux tiers du temps en pause et un tiers du temps en nage lente. Les sauts restent des événements rares, la durée de cette activité étant inférieure à 1% du temps total. Néanmoins, ces proportions relatives évoluent au cours de l'année et ce de manière relativement identique chez les mâles et les femelles. En mai 2006, les femelles montrent des temps de nage lente relativement importants (environ 40% du temps total), tout au long de l'été, cette proportion diminue puis réaugmente légèrement avec celle des sauts en automne, et enfin rechute brutalement en hiver, en dessous des 25%. Ainsi, lors de l'hiver 2007, les individus mâles et femelles présentent des temps de pause maximale, respectivement de 70 et 80% environ de la durée totale, au détriment du temps alloué à la nage lente et la nage rapide. Au début du printemps, l'importance de ces deux dernières activités croît, diminue ensuite au milieu du printemps (entre mars et mai 2007), pour se renforcer jusqu'au début de l'été. La nage lente atteint ainsi presque 45% du temps total. Au milieu de l'été, le temps alloué aux pauses est relativement élevée (63%), impliquant une diminution de l'activité natatoire que ce soit sous forme de saut ou de nage lente. A la fin de l'été, la proportion des sauts et de la nage lente se renforce et enfin diminue tout au long de l'automne et de l'hiver. En 2008, le schéma évolutif de ces différents états est similaire à celui de 2007, avec des valeurs d'activité faibles en hiver, qui augmentent jusqu'en été. Cette augmentation est aussi coupée par une petite diminution au milieu du printemps (en mai 2008) du temps en nage lente et en nage rapide.

De même que pour les temps totaux, les temps de résidence dans chaque état évoluent en fonction des saisons de manière relativement identique chez les deux sexes (figure 39).

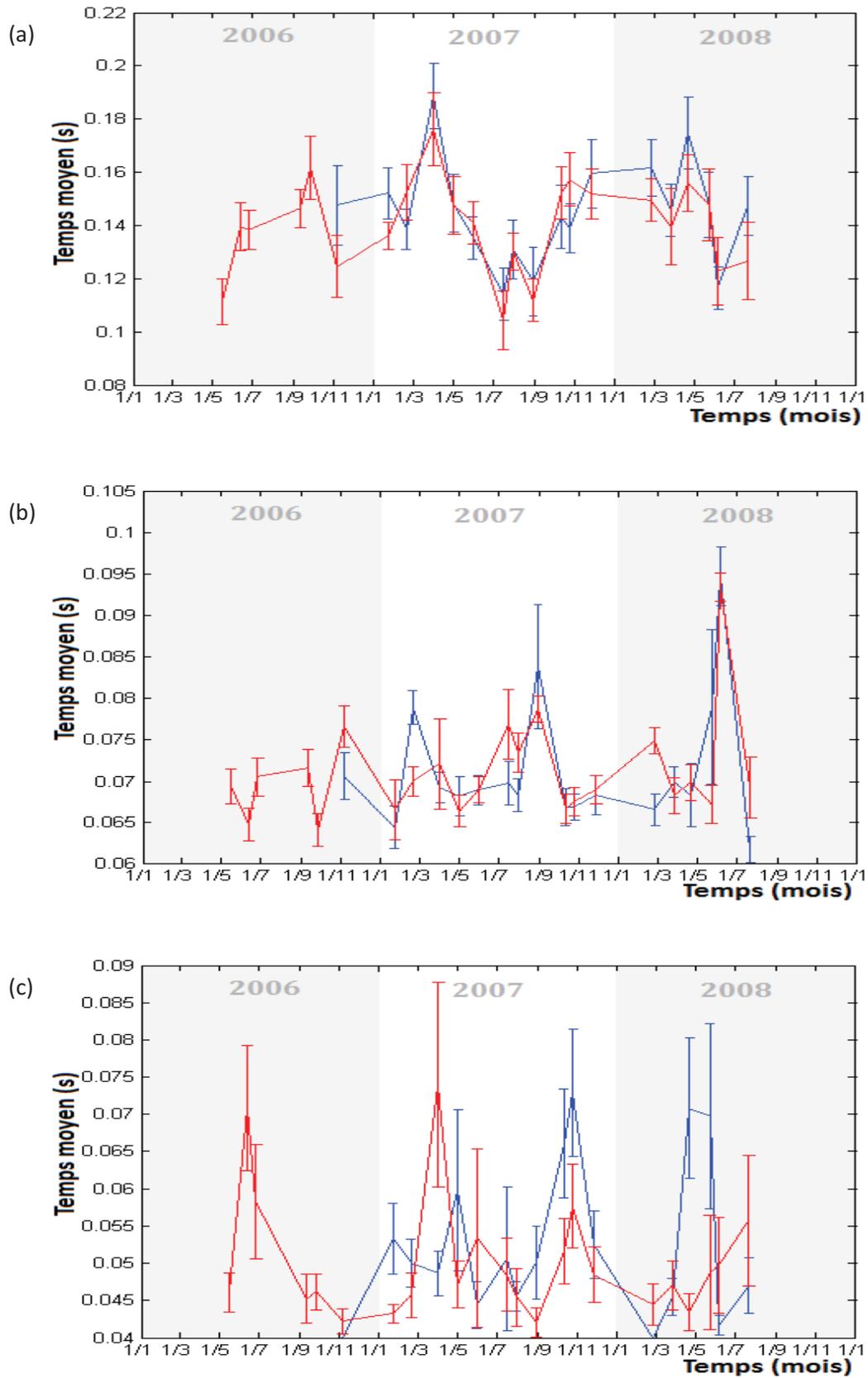


Figure 39: Evolution des temps moyens de résidences (s) des pauses (a), de la nage lente (b) et de la nage rapide (c) moyennés sur l'ensemble des trajectoires extraites pour chaque expérience et chaque sexe (mâle —, femelle —), au cours de 2006, 2007 et 2008.

De manière schématique, en 2007 et 2008, les temps de résidences moyen des moments de pause sont courts au début du printemps et durant l'été, de l'ordre de 0,14s; ils sont maximaux au milieu du printemps et en hiver, supérieur à 0,16 s. Néanmoins, chez les femelles, l'année 2006 présente des résultats différents avec un temps moyen qui augmente tout au long du printemps et de l'été et qui chute en automne pour rester relativement faible en hiver. L'évolution du temps de résidence moyen en nage rapide montre des valeurs importantes au printemps, supérieures à 0,07s, ainsi qu'une deuxième augmentation durant l'automne, légère en 2006 et très accentuée en 2007. Durant l'hiver et l'été, ce paramètre est relativement plus faible, inférieur à 0,05s. Enfin, le temps moyen de résidence en nage lente au cours des années 2007 et 2008, présente des valeurs faibles en hiver (inférieur à 0,07s), une nette augmentation au début du printemps puis une chute au milieu de cette saison et une réaugmentation jusqu'en été atteignant des valeurs supérieure à 0,08s. Enfin, à l'automne ce paramètre diminue.

Discussion

Efficacité de la méthode

Cette étude est basée sur une hypothèse : les possibles variations du comportement des copépodes en réponse aux changements des facteurs environnementaux doivent être visibles en laboratoire et permettre de mettre en évidence un schéma adaptatif de l'activité natatoire.

Au vu des différentes observations, les copépodes mâles et femelles *Temora longicornis* montrent des fluctuations de l'activité natatoire en fonctions des saisons. Ces changements de comportement sont visibles grâce aux études des formes des trajectoires et des vitesses instantanées, complétées par l'analyse symbolique. Toutes ces mesures ont montré un schéma adaptatif commun aux deux sexes, ainsi que des basculements de comportement à des dates précises. Ainsi, ce type de suivi temporel peut amener à identifier certains changements clefs et un schéma d'activité en relation avec la période concernée. Ces constatations sont en accord avec les premiers travaux de Tiselius et al. (1995), montrant que les individus prélevés dans le milieu et testés en laboratoire ont montré un modèle de réaction similaire à ceux nés et élevés en laboratoire, face à la variation de la disponibilité en nourriture.

Néanmoins, cette méthode d'étude en laboratoire sous-estime certains paramètres environnementaux clefs comme la présence de proies dans le milieu, distribuées de façon hétérogène ou bien encore la pression de prédation. C'est pourquoi, si ces résultats peuvent révéler la mise en place de schéma adaptatif et le basculement de certaines réactions comportementales face aux pressions du milieu, les mesures des vitesses et l'observation des différentes activités ainsi que leurs variations restent néanmoins des mesures relatives et non absolues, dont les valeurs peuvent être altérées par les conditions mises en place et contrôlées en laboratoire.

Schéma comportemental

Les individus de l'espèce *Temora longicornis* présentent en hiver une faible activité avec de faibles valeurs de vitesses instantanées moyennes et maximales. Les événements extrêmes sont rares. L'activité natatoire est limitée avec une importance des moments de pause accrue, tant du point de vue du temps total alloué que du temps moyen de résidence en cette activité. En hiver, la température de l'environnement descend aux alentours de 8°C, impliquant une baisse du métabolisme. Ce phénomène, comme observé lors de l'expérience étudiant l'impact des variations de température sur le comportement (voir chapitre 5.2), a pour conséquence une chute de l'activité natatoire générale au profit de l'état de pause notamment.

Au printemps, malgré une petite interruption en milieu de saison, de manière générale, l'activité natatoire des individus augmente. Les vitesses instantanées croissent reflétant l'augmentation des activités de nage lente et de nage rapide dans le comportement natatoire de *T. longicornis*. Parallèlement à cette évolution du mode de déplacement, le ratio NGDR augmente révélant des trajectoires moins sinueuses et une augmentation du volume exploré. Lors de cette période la température augmente ce qui permet une accélération du métabolisme et de ce fait, un accroissement des capacités natatoires. Néanmoins, ce changement d'activité observé intervient dès le début du printemps, durant lequel les températures sont encore relativement faibles. En outre, *Temora longicornis* est une espèce connue pour être omnivore et pour ajuster son régime alimentaire en fonction de l'assemblage des populations de proies disponibles dans le milieu (Gentsh et al, 2008). Ainsi, ces individus sont omnivores jusqu'à la fin de l'hiver. Durant le printemps, grâce à l'augmentation croissante du stock de phytoplancton, ils se nourrissent, tout d'abord, de diatomées, de *Phaeocystis globosa*, principalement en mars, puis de dinoflagellés et de ciliés (Koski et al, 2005 ; Gentsh et al, 2008). Dès le début du bloom printanier, la concentration en proies dans le milieu augmente

pour *T. longicornis*, ce qui a pour conséquence un accroissement de la disponibilité énergétique potentielle fournies par ces microalgue. C'est pourquoi ces copépodes augmentent leurs efforts de nutrition : l'importance des activités impliquées dans l'alimentation augmente, la nage lente d'une part, permettant la prise de proies inertes ou faiblement mobiles et les sauts d'autre part, engagés dans la capture des proies mobiles.

En été, les trajectoires de *T. longicornis* présentent des valeurs de ratio NGDR maximales. Les vitesses moyennes instantanées restent élevées, principalement grâce au maintien de l'activité de nage lente de manière relativement intense. Les vitesses maximales quant à elles diminuent, reflétant la baisse de l'importance des sauts dans le comportement natatoire. Ces observations peuvent être le reflet de deux contraintes opposées. Premièrement, à cause d'une activité métabolique intense due à des valeurs de températures du milieu fortes, le besoin énergétique est élevé. Les organismes augmentent ainsi leur effort de nutrition grâce, d'une part à l'accroissement du volume exploré (ratio NGDR moins faible) et d'autre part, au maintien d'un comportement de recherche et de capture de proies grâce à une proportion d'activité de nage lente relativement élevée. Néanmoins, en été, la biomasse phytoplanctonique, et donc la disponibilité en proies, diminue. En outre, *T. longicornis* réagit rapidement aux changements de ressource alimentaire et à l'appauvrissement en nourriture du milieu. En effet, ses réserves énergétiques sont limitées et, par conséquent, ses capacités natatoires vont fortement dépendre de l'approvisionnement alimentaire potentiel (Kreibich et al, 2008). Ainsi, la diminution de la concentration en proies dans le milieu peut avoir pour conséquence une diminution de l'activité de la nage rapide, comportement coûteux en énergie.

En automne, avec la raréfaction du phytoplancton et la diminution des températures dans l'écosystème de la Manche orientale, l'importance des moments de pause augmente au détriment de l'activité de la nage lente. Ce phénomène est notamment visible avec la

diminution du temps alloué à la nage lente, impliquant une diminution générale de la vitesse de déplacement. Néanmoins, les vitesses maximales restent élevées et l'activité de saut importante, tant du point de vue du temps de résidence moyen que de la durée totale de ce comportement. En automne, les forçages du vent s'intensifient, impliquant un plus grand brassage de la colonne d'eau et donc une augmentation locale de la turbulence. Or, ces perturbations mécaniques du fluide génèrent des réactions de fuite chez les copépodes (Fields et Yen, 1997 ; Moison et al, 2009). Ceci pourrait expliquer le maintien de l'activité de nage rapide, malgré la faible disponibilité énergétique. Toutefois, cette supposition est à nuancer. En effet, *Temora longicornis* exposé à une intensité croissante de la turbulence, présente bien une augmentation des réactions de fuite. Cependant, l'amplitude de la réaction reste relativement faible, reflétant une forte adaptation de cette espèce à des environnements très turbulents (Titelman, 2001 ; Seuront et al, 2004b).

Différence(s) observée(s) entre les mâles et les femelles

En règle générale, les mâles adultes *T. longicornis* montrent la même évolution du modèle comportemental que celle des femelles, au cours de ces années 2006, 2007 et 2008. Néanmoins, l'amplitude des réactions semblent plus évidentes et fortes chez ces dernières. L'amplitude des vitesses instantanées maximales mesurées, notamment, est beaucoup plus importante pour les femelles et ce quelle que soit la saison considérée. Cette constatation rappelle les observations effectuées lors de l'étude de l'influence de la présence de proies dans le milieu (voir chapitre 5.3). Une fois encore, la question d'une plus grande sensibilité et/ou d'une plus grande capacité de réaction des femelles par rapport aux mâles face aux variations de l'environnement, se pose. Néanmoins, au vu de ces résultats, nous ne pouvons pas apporter une explication définitive. D'après Gerritsen (1980), cette différence observée

entre les deux sexes reflèterait des objectifs différents. Le comportement des mâles notamment serait en partie conditionné par la recherche de femelles pour l'accouplement. Or, la reproduction de cette espèce *T. longicornis* pouvant se produire tout au long de l'année, cette différence entre les deux sexes serait visible durant toute l'expérience. Dans ce cas, le postulat proposé par Gerritsen (1980) serait, pour cette étude, un élément d'explication plausible. Toutefois, ces dissemblances entre les mâles et les femelles restent faibles et les deux sexes, même avec des intensités parfois variables, optent pour des réactions comparables et montrent un schéma comportemental similaire.

Les variations interannuelles : cas de l'année 2006

Au printemps, l'activité natatoire de *T. longicornis* augmente. Toutefois, cet accroissement général est interrompu, en milieu de saison par un ralentissement ou même une diminution du comportement natatoire, ceci est spécialement bien visible chez les femelles en avril 2007 et en mai 2008. Ce phénomène est confirmé par l'étude des Pdf et des spectres d'énergie des vitesses instantanées, mettant en évidence ces dates particulières. Néanmoins, au printemps 2006, aucun ralentissement significatif de l'activité n'est observé durant la période d'étude. Or, durant cette période, un bloom de *Phaeocystis globosa* est nettement visible au cours des mois de mai et d'avril, excepté pour l'année 2006. Cette espèce de microalgue se présente sous forme de colonies et conserve ses propriétés agrégatives grâce à la production d'une matrice mucilagineuse. Ces composés polysaccharides sont susceptibles de contribuer à la formation de gels polymères (Chin et al. 1998) et d'agrégats hétérogènes, impliquant, de fait, une modification de la viscosité de l'eau de mer et des processus comme l'activité de nutrition et le comportement natatoire. Ainsi, la diminution de la vitesse de nage pourrait être le reflet d'une gêne mécanique exprimée lors des battements des appendices, et due à l'augmentation

de la densité du milieu. Toutefois, il a été montré que *T. longicornis* se nourrissait des petites colonies de *P. globosa*, quel que soit le type ou la concentration des ressources alternatives de proies présentes également dans l'écosystème. *T. longicornis* s'approvisionne notamment de façon accrue sur les colonies en décomposition (Koski et al, 2005). Ainsi, les changements de comportement de nage de ce copépode pourraient être une réponse à la distribution très hétérogène des proies. Selon la théorie de recherche de nourriture optimale (voir chapitre 5.3), *T. longicornis* pourrait accroître son effort de nutrition dans un volume très restreint, diminuant son déplacement et augmentant, de fait, le rendement énergétique. Cette deuxième hypothèse est étayée dans les travaux de Seuront et Vincent (2008). Ces auteurs ont montré que le comportement natatoire de *T. longicornis* évoluait au cours du bloom de *P. globosa*. Avant et après ce bloom, *T. longicornis* présente des trajectoires plus rectilignes. En revanche, durant le bloom, les déplacements sont plus localisés et plus lents. S'appuyant sur les travaux de van Duren et al. (2003) montrant que le coût énergétique de la nage pour *T. longicornis* est une fraction négligeable de la consommation totale d'énergie, Seuront et Vincent (2008) ont suggéré que l'évolution de ce comportement est le reflet d'une stratégie d'adaptation pour optimiser l'activité de nutrition dans un milieu hétérogène, pendant les efflorescences de *P. globosa*.

Quelle que soit la conséquence de la présence de cette microalgue et les mécanismes exacts du phénomène, il semble que les vitesses de nage de *Temora longicornis* soient négativement corrélées avec la concentration en *P. globosa*. Cette observation explique ainsi les différences constatées entre les mesures effectuées lors du printemps 2006 comparées aux mesures des printemps 2007 et 2008, chez les femelles adultes.

Conclusion

Ces différentes analyses ont clairement montré des modifications du comportement natatoire de *Temora longicornis* en fonction des variations du milieu. L'évolution de ces différentes activités peut être expliquée par la pression de facteurs environnementaux dont la température et par l'importance et le type d'assemblage phytoplanctonique. Néanmoins, nous ne pouvons déterminer si ces modifications sont le reflet d'acclimatation, c'est-à-dire de modifications réversibles du comportement, impliquant une grande plasticité de la part de cette espèce ; ou d'adaptation, soit la sélection de différents types de populations soumises à des pressions naturelles différentes.

En outre, les variations interannuelles étant significatives, en particulier lors des périodes de bloom, aucune typologie annuelle nette permettant de regrouper les années 2006, 2007 et 2008 ne peut être déterminée.

*VII Discussion
générale*



VII DISCUSSION GENERALE

L'efficacité du comportement de nage est cruciale pour la survie et la valeur sélective (fitness) des copépodes. De la stratégie comportementale mise en place par ces copépodes va dépendre l'importance des taux de rencontres et donc la possibilité de se reproduire, de se nourrir (soit l'éventualité d'un apport énergétique) et la possibilité d'éviter la prédation.

Les facteurs biotiques (présence de proies, de prédateurs, de congénères) et les facteurs abiotiques (température, turbulence, lumière...) ont un impact réel et significatif sur le fonctionnement des copépodes et particulièrement sur leur comportement de nage. Ces organismes sont connus pour s'agréger à certains niveaux de la colonne d'eau en fonction des gradients de paramètres environnementaux dans le milieu (par exemple, la lumière, la vitesse d'écoulement, la densité du fluide, les exsudats chimiques ...) (Emery, 1968; Holliday et al, 1998; Gallager et al, 2004). Ils sont capables de maintenir leur position dans des régions où la concentration en proie est élevée (Tiselius, 1992). Ainsi, ils réagissent aux modifications des propriétés de l'écosystème en modulant les mécanismes comportementaux. C'est pourquoi, chez *Temora longicornis*, copépode caractéristique des écosystèmes tempérés côtiers, les fluctuations saisonnières de ces paramètres environnementaux au cours de l'année vont avoir des conséquences sur son activité. Dans ce cadre, l'objectif de cette thèse est de caractériser les profils d'activité de ce copépode à petite échelle et de mettre en évidence le développement de stratégies face à ces fluctuations environnementales marquées.

Analyse de la méthode

Dans un premier temps, l'attention s'est portée sur la dynamique du comportement natatoire de *T. longicornis* au cours du temps. Ce type de sujet nécessite donc des mesures régulières tout au long des saisons sur une période relativement longue. C'est pourquoi, dans un premier temps, l'effort a été concentré sur l'obtention d'une série temporelle. Pour cela, des mesures ont été effectuées au maximum une fois par mois, d'avril 2006 à août 2008. Ce pas de temps d'échantillonnage a été déterminé en fonction de méthode de prélèvement développé par le réseau SOMLIT. Ainsi, cette étude a nécessité de nombreuses sorties impliquant des prélèvements *in situ* et est donc dépendant de la météo. Des données sont ainsi manquantes lorsque le temps ne permet pas de sortir et les périodes automnales et hivernales (présentant parfois des conditions d'échantillonnages difficiles comme les tempêtes) sont relativement sous échantillonnées. En outre, la densité de cette espèce *T. longicornis* est très faible lors de ces mêmes périodes (Quisthoudt et al, 1987), ce qui demande un effort d'échantillonnage accru. Néanmoins, au niveau de l'écosystème de la Manche orientale, ces saisons montrent aussi les plus faibles activités avec des assemblages zooplanctoniques et microalgales faiblement représentés tant du point de vue de la biomasse que de la biodiversité (Quisthoudt et al, 1987 ; Breton et al, 2000). En conclusion, du fait de la dépendance de la partie *in situ* indispensable à ce type d'étude, et de l'importance du matériel et du temps que cette dernière nécessitait, il est très difficile d'augmenter la fréquence d'échantillonnage. Néanmoins, lors de cette étude, des périodes clefs ont été identifiées. En milieu de bloom phytoplanctonique printanier, l'apparition de *Phaeocystis globosa* a un impact non négligeable sur le comportement natatoire de *Temora longicornis* et cet effet semble générer une réponse relativement complexe (Seuront et Vincent, 2008). De plus, au milieu de l'été, *T. longicornis*, montre un ralentissement de l'activité en générale. Ces deux périodes particulières

nécessiteraient une attention renforcée avec une augmentation de la fréquence d'échantillonnage.

Cette étude, du fait de son contexte, a été limitée à trois ans (2006, 2007 et 2008). Au vu des résultats, et notamment de la différence observée entre l'année 2006 et les années 2007 et 2008, il est clair que les conclusions, bien qu'elles permettent de visualiser une tendance générale et une certaine variabilité saisonnière, n'aboutissent pas à l'élaboration d'un schéma conceptuel unique. Au vue de la variabilité observée au niveau de l'écosystème Manche orientale (Gomez et Souissi, 2008), cette observation n'est pas surprenante. L'analyse temporelle dans cette étude présente une dynamique complexe qui n'est pas encore bien comprise, en particulier lors des blooms phytoplanctoniques printaniers. Par conséquent, il sera nécessaire, pour pouvoir éliminer les variations interannuelles de manière à visualiser une typologie nette dans la dynamique annuelle, d'augmenter la période d'étude.

Lors des différentes expériences, les copépodes ont été filmés dans l'obscurité à l'aide d'une caméra sensible à l'infrarouge et d'un éclairage de cette même longueur d'onde. Le choix de ce type de matériel a posé deux défis. La nécessité d'une sensibilité particulière de la caméra limite le choix de cette dernière, la technologie ne permettant pas, pour l'instant, d'avoir une caméra à la fois à haute cadence et à haute résolution et sensible à l'infrarouge. En outre, l'utilisation de lampes de longueur d'onde à 880 nm, implique un risque d'augmentation de la température, le rayonnement infrarouge émettant aussi de la chaleur. C'est pourquoi un soin tout particulier doit être apporté au contrôle et au maintien de la température du milieu expérimental. Néanmoins, le phototropisme avéré des copépodes (Buskey et al, 1987 ; observations personnelles), nous a poussé à opter pour des expérimentations dans le noir, la nuit, et en conséquence pour une caméra de résolution temporelle et spatiale classique.

Suivant le type d'expérience, deux logiciels d'extraction de trajectoires ont été utilisés. Le programme Track-it a permis d'extraire les positions des copépodes, en présence de proies, soit dans un milieu relativement dense. Les coordonnées spatiales en deux dimensions ont été extraites manuellement image par image. Au vu du grand nombre de données analysées lors de cette expérience (environ 1 400 000 points), cette technique prend beaucoup de temps. En conséquence, lorsque cela a été possible (soit pour le reste des expériences), les trajectoires ont été extraites de manière semi-automatique à l'aide du logiciel Labtrack. LabTrack est un programme permettant le suivi d'objets en mouvement entre chaque image successive. Néanmoins, cet outil a initialement été développé pour l'analyse de la motilité des cellules ou des organites. Lors de nos études, nécessitant le suivi d'une dizaine d'individus sur une durée d'une heure environ, il a montré quelques limites. Tout d'abord, la fenêtre de temps d'extraction des trajectoires, à chaque session de travail de Labtrack, était limitée à 7 minutes (soit environ 1 000 frames). Il a donc fallu préalablement découper les films analysés. Ensuite, le comportement très intermittent des copépodes (avec des vitesses de nages passant de 0 à plusieurs dizaines de millimètres par seconde en quelques fractions de secondes) combinés à une résolution spatiale des vidéos obtenues relativement faible augmente la difficulté du suivi des individus. C'est pourquoi, l'utilisation du logiciel Labtrack pour l'analyse des vidéos a produit des trajectoires très fragmentées et a donc demandé un travail préalable de concaténation des trajectoires. Enfin, les deux logiciels ont montré un biais important avec l'obtention de mesures bruitées surtout lors de l'utilisation du logiciel Labtrack (voir chapitre IV). Cet artefact provient sûrement du principe de détection des objets mobiles. En effet, Labtrack estime la position de la particule suivie en considérant le pixel le plus lumineux. A l'avenir, il serait intéressant de développer un algorithme spécifique utilisant une autre méthode pour déterminer les coordonnées spatiales des objets suivis, par exemple considérer le centre de masse de tous les pixels incriminés (Udrea et al, 1996). Une

autre méthode, développée par Mordant et al. (2004) dans le contexte du suivi des particules dans un champ turbulent, consisterait à ajuster une densité gaussienne aux données et prendre les coordonnées du centre de la gaussienne comme étant la position du copépode.

Les données, une fois extraites ont été étudiées en utilisant des techniques d'analyse différentes, depuis des approches les plus élémentaires (moyenne des vitesses instantanées, des vitesses maximum) à des cheminements plus complexes (NGDR, les spectres de puissance, fonctions des moments). Nous avons également considéré l'analyse symbolique, considérant trois états de nage : pause, nage lente et nage rapide. Les temps de séjour moyen et total dans chacun des états et les probabilités de transition ont été estimés. Les analyses statistiques des trajectoires et la dynamique symbolique utilisées dans cette étude ont été introduites et développées précédemment dans les travaux récents de notre laboratoire de recherche. Cela a été fait en premier pour les copépodes (Schmitt et al, 2006) et le comportement hélicoïdal des protistes (Vandromme et al, sous presse), ces méthodes ont également servi à caractériser l'influence de la turbulence (Moison et al, 2009), l'étude du comportement d'accouplement (Dur et al, soumis) et l'influence de la salinité sur le comportement des copépodes (Michalec et al, soumis). Chacune des méthodes sont complémentaires. L'étude des vitesses instantanées moyennes et maximales est une première approche qui permet d'avoir une vue d'ensemble et qui peut s'avérer nécessaire lors d'une étude d'un jeu de données important. Cela a permis de mettre en évidence un schéma évolutif général durant le suivi temporel du comportement natatoire de *Temora longicornis*. Néanmoins, ces deux paramètres ne permettent pas une analyse détaillée et précise. C'est pourquoi le calcul de densité de probabilités peut s'avérer nécessaire. Cette méthode est relativement puissante, surtout dans l'étude des événements extrêmes. Ainsi, lors de l'expérience sur l'impact de la variation de température, les fonctions de densités de

probabilités des vitesses instantanées ont permis de mettre en évidence de nombreuses vitesses élevées en présence de forte température. L'étude des spectres d'énergie et des moments permet de caractériser le régime du système. Au cours de l'expérience en présence de proies, ces calculs se sont montrés très discriminants, permettant de visualiser un net changement de régime du comportement natatoire de *Temora longicornis*. Néanmoins, durant le suivi temporel, si les spectres d'énergie ont permis de mettre en évidence des dates particulières, l'étude des fonctions des moments n'a révélé aucune différence significative. Enfin, une partie de la méthode a consisté à analyser les formes des trajectoires à l'aide du calcul du ratio NGDR et des angles instantanées. Le comportement relativement constant des valeurs de NGDR et des moyennes des angles au cours du suivi temporel confirme les résultats obtenus lors de travaux antérieurs indiquant que c'est une mesure moins précise (Seuront et al, 2004b). Ces paramètres sont notamment très dépendants du pas de résolution temporel. Toutefois, le ratio NGDR s'est montré discriminant au cours de l'étude de l'effet de la distribution hétérogène de proies dans le milieu.

Lors de l'analyse symbolique, les trajectoires ont été considérée comme une succession d'états comportementaux (pause, nage lente, nage rapide). Une autre façon d'analyser et modéliser le comportement natatoire consiste donc à considérer la succession des symboles. Tout d'abord, cette analyse discrimine le comportement en considérant les valeurs de vitesses instantanées. Elle permet de palier le manque de précision des mesures des coordonnées générées par l'utilisation des logiciels d'extractions de trajectoires. Ensuite, cette méthode apporte une dimension écologique et permet de visualiser l'importance des différents processus biologiques fondamentaux (nutrition, reproduction, prédation...) ainsi que d'estimer les conséquences du comportement natatoire sur le budget énergétique individuel d'un organisme planctonique. Cette approche s'est montrée particulièrement efficace lors des différentes études de l'impact des facteurs environnementaux sur l'activité natatoire de

Temora longicornis, mais aussi au cours du suivi temporel, révélant des changements de comportements nets.

Schéma comportemental de *Temora longicornis*

L'étude de la dynamique du comportement natatoire des individus adultes *Temora longicornis* nécessite la connaissance de l'influence des facteurs environnementaux sur celui-ci. Par une première approche, nous avons abordé l'étude de l'impact de certains facteurs environnementaux clefs, susceptibles d'avoir un effet important sur des individus habitant ce type d'écosystème. Dans un premier temps, l'effet possible de la variation de la salinité a été testé. Cette étude n'a pas permis de montrer d'évolution significative du comportement de *T. longicornis* sur la gamme de salinité caractéristique de la zone d'étude. Néanmoins, cette expérience a permis d'une part de poser les caractéristiques de bases du comportement de cette population et d'autre part de tester et valider certains outils utilisés dans l'analyse des trajectoires. Les résultats obtenus sont en accord avec les travaux antérieurs (van Duren et al, 1995 ; van Duren et Videler, 2003). Cette espèce *T. longicornis* présente une marche aléatoire multifractale, avec un comportement très intermittent dominé largement par les moments de pause, et dans une moindre mesure par la nage lente. Les événements « nage rapide » restent très rares. Lors de cette expérience, aucune différence significative entre les deux sexes n'a été mise en évidence. Bien que cette espèce présente un léger dimorphisme sexuel au niveau de cet écosystème Manche orientale (Brylinski et al, 1988), cela ne semble pas affecter l'activité et notamment la vitesse de nage. Les femelles *T. longicornis* libèrent directement les œufs dans la colonne d'eau. C'est pourquoi la nage des femelles n'est pas « entravée » par la présence d'œufs et ne montre pas de différence comme cela peut être le cas chez les espèces

dont les femelles transportent leurs œufs dans un sac ovigère jusqu'à l'éclosion (Seuront et al, 2006 ; Dur et al, soumis, Michalec et al, soumis).

Si ces expériences n'ont pas pu mettre en évidence un effet réel de la salinité, il n'en a pas été de même pour la température. En effet, quel que soit le sexe considéré, l'augmentation de ce facteur abiotique provoque l'accroissement de l'activité natatoire de *Temora longicornis* avec une augmentation générale de la vitesse et en particulier un renforcement de l'importance des activités de nage lente et de saut.

De même, le schéma comportemental de *T. longicornis* s'est modifié en présence de *Rhodomonas marina*, proie potentielle. En effet, en condition d'alimentation, cette espèce s'est montrée capable d'adapter son activité en augmentant son effort de nutrition. Ainsi, la proportion état de nage lente a augmenté avec le volume exploré.

Ces différentes influences des pressions environnementales vont générer une modulation du comportement de *Temora longicornis*. Dans un deuxième temps, cette dynamique de l'activité natatoire des mâles et femelles adultes de cette espèce a été explorée d'avril 2006 à aout 2008. Ces individus montrent clairement des différences de comportements suivant la période considérée. Au cours du printemps l'activité natatoire augmente de manière générale. Cet accroissement est sans doute à mettre en relation avec la présence importante de proies dans le milieu. Malgré des températures élevées, cette activité natatoire ralentit un peu au cours de l'été pour diminuer franchement en automne, dû à une raréfaction de la nourriture potentielle dans l'écosystème. Enfin, en hiver, une faible température combinée à une relative absence des espèces phytoplanctoniques implique une activité faible de la part de *T. longicornis*. La présence d'un bloom de *Phaeocystis globosa* a aussi généré une modification de comportement chez les adultes de cette espèce. Néanmoins la dynamique comportementale

semble être plus complexe lors de cette période (Seuront et Vincent, 2008) et demande à être explorée de manière plus fine.

Considérant certains paramètres mesurés telle la vitesse maximale, lors de ces dernières expériences, les femelles ont fait preuve d'une plus grande réactivité face à la variation de ces facteurs environnementaux. L'hypothèse de l'interférence de l'activité de recherche d'une partenaire chez le mâle a été évoquée (Geritsen, 1980). Néanmoins cette dissemblance dans le comportement entre les deux sexes reste encore à être clairement expliquée.

En outre, la dynamique complexe observée lors du suivi temporel ne permet pas de mettre en évidence un schéma conceptuel net du comportement de *Temora longicornis*. Ceci peut être le reflet de synergies et d'interactions complexes entre les différentes pressions environnementales. De plus, l'existence des hiérarchies dans les « signaux » chez de nombreuses espèces est un mécanisme commun impliqué dans l'adaptation de schémas comportementaux. Ainsi, par exemple, de nombreux insectes utilisent progressivement divers repères visuels, chimiques, et physiques dans la recherche d'une plante hôte (Tumlinson et al, 1993). L'importance de chaque stimulus et leur hiérarchie dans le déclenchement de changement de comportement chez les copépodes est encore mal connu et demande à être étudiée de façon plus approfondie à l'avenir. Ce phénomène peut être à l'origine de la dynamique complexe observée.

Vers le comportement *in situ* et populationnel

L'espèce étudiée dans ce travail présente des comportements adéquats avec une dynamique variable en réponse à des gradients de facteurs environnementaux. Ainsi, ces différents facteurs agiraient comme des stimuli provoquant un comportement agrégatif, augmentant de fait le succès de l'exploration en restreignant les zones de recherche, tout en limitant la dépense énergétique et les risques potentiels.

C'est pourquoi, les agrégations de zooplancton à proximité de gradients des propriétés physiques, telles que la turbulence, ou bien l'activité biologique (production primaire) peuvent résulter de l'interaction entre le comportement individuel et les forçages environnementaux (Franks, 1995; Alldredge et al, 2002). Par exemple, des gradients de densité important peuvent agir comme des obstacles à la migration verticale des copépodes impliquant de fait des agrégations au niveau des zones frontalières et des changements de comportement (Tiselius, 1992 ; Gallager et al, 2004). Mais ces gradients peuvent aussi agir comme un signal positif impliquant un effort de recherche dans zone restreinte et pouvant amener un phénomène d'agrégation sur des échelles de temps plus importante (Tiselius, 1992; Leising et Franks, 2000). Ainsi par exemple, la présence de proies suscite une réaction de nutrition, comportement permettant de faire face à la fragmentation des ressources aux petites échelles spatiales et temporelles (centimètres et minutes) (Leising et Franks, 2002).

Ces différences comportementales vont donc avoir une influence directe sur la dynamique de la population en favorisant la distribution hétérogène spatiotemporelle des espèces de copépodes telle que *Temora longicornis*. Mais elles vont aussi avoir un impact indirect, en jouant un rôle important dans les processus biologiques clefs tels que la nutrition et la reproduction ainsi que l'intégrité de l'individu et son bilan énergétique.

Néanmoins, cette étude ne permet pas d'appréhender complètement et de manière approfondie la dynamique comportementale de *Temora longicornis* face aux variations saisonnière des facteurs biotiques et abiotiques de l'écosystème. Certains stress environnementaux importants de la Manche orientale restent à explorer. Notamment, pour mieux comprendre l'impact du bloom de *Phaeocystis globosa* il serait nécessaire d'étudier l'effet de la variation de la viscosité sur l'activité natatoire de ce copépode, comme cela a déjà été fait chez *Acarti tonsa* (Larsen, 2008).

En outre, il a été observé au cours de ce travail, notamment lors de l'étude de l'impact de la température sur le comportement natatoire, un effet « populationnel ». Les individus, suivant leur période de prélèvement, ne montraient pas la même amplitude de réactivité face à la variation de ce facteur abiotique. Les différences observées peuvent résulter d'une acclimatation à long terme, à savoir des changements réversibles dans la physiologie ou dans l'activité. Par ailleurs, les différences pourraient également être le reflet de différences génétiques et morphologiques entre deux populations. Il serait donc intéressant à l'avenir d'accentuer l'observation des effets de différents facteurs sur le comportement natatoire de *Temora longicornis* sur des individus prélevés à chaque saison ; et comparer ceux-ci à une population élevée en laboratoire.

Enfin, l'étude a porté sur des individus adultes. Or pour avoir une vision globale de la dynamique comportementale de l'ensemble des espèces, il serait intéressant d'étudier le comportement natatoire des stades nauplii et copépodites. En effet, les jeunes stades de copépodes présentent une morphologie dissemblable de leurs aînés, impliquant des capacités de nage différentielle. De plus, ces différents stades peuvent présenter une dynamique variable dans leur cycle de vie suivant l'importance des stress environnementaux (Souissi et Ban, 2001). Néanmoins, ce travail nécessitera une amélioration des méthodes expérimentales

avec notamment l'acquisition d'une caméra à plus haute résolution, du fait de la plus petite taille des sujets d'études.

Conclusion et perspectives



CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Cette thèse avait pour objectif principal de caractériser le comportement natatoire de *Temora longicornis* face aux variations saisonnières de son écosystème la Manche orientale. Néanmoins, d'autres études seront nécessaires afin de confirmer toutes nos hypothèses. En outre, cette thèse peut également servir de support préliminaire pour une meilleure prise en charge de l'étude comportementale, mais des améliorations méthodologiques futures seront profitables et utiles.

Prolongements expérimentaux

Tout d'abord il sera nécessaire de creuser l'impact de certains facteurs environnementaux sur l'activité de *Temora longicornis*. Notamment, ce copépode présente un regain d'activité en automne qui pourrait être expliqué par le brassage relativement important de la colonne d'eau. Afin de confirmer cette hypothèse, il serait donc nécessaire de considérer l'influence de la turbulence sur l'activité de cette espèce. De plus, l'effet des températures les plus froides présentes en Manche Orientale n'ont pas pu être examinées. Il sera donc indispensable de compléter l'étude des conséquences de la variation de la température *in situ* sur le comportement de *T. longicornis* par la prise en compte de température plus extrêmes, jusqu'à 8°C voire 5°C. Néanmoins, ces différents approfondissements nécessitent la mise en place et le développement de nouveaux matériels avec la possibilité par exemple de contrôler la température expérimentale grâce à l'utilisation d'une salle thermostatée.

L'étude de l'influence de la température du milieu a aussi montré un possible « effet générationnel ». La réaction d'un point de vue comportementale des différents individus face à la variation de température montre des disparités en fonction de la période d'étude. Une des

explications de cette observation serait due au fait d'étudier différentes générations. Lors des recherches futures, une étude couplée, en laboratoire, du cycle de vie avec l'activité de nage de *T. longicornis* serait intéressante.

Enfin, une des périodes clés de l'écosystème Manche Orientale est l'époque du bloom de *Phaeocystis globosa*. Au vu de notre suivi saisonnier, le comportement natatoire de *T. longicornis* est nettement influencé par la présence de cette microalgue. Néanmoins, cette observation nécessiterait une étude plus approfondie. Il serait opportun notamment de multiplier les dates du suivi lors de cet épisode particulier afin d'évaluer des possibles impacts de l'alternance différentes formes de *Phaeocystis globosa* sur l'activité de nage de ce copépode.

Améliorations méthodologiques et matérielles

Pour réaliser cette étude, nous avons dû faire appel à toutes les approches méthodologiques de la recherche scientifique en environnement marin :

- _ Prélèvements *in situ*
- _ Expérimentation en laboratoire
- _ Extraction numérique
- _ Analyses statistiques

Au cours de ce travail, environ 750 adultes mâles et femelles *Temora longicornis* ont été étudiés permettant l'obtention de presque 12 millions de points, grâce à l'analyse de 115 500 images. Cette thèse a permis de défricher le terrain pour l'étude en routine de l'activité natatoire. En effet, les travaux développés par le laboratoire ont une portée internationale tant dans l'analyse du cycle de vie des copépodes (par exemple Souissi et Ban, 2001), que dans l'étude du comportement natatoire de ceux-ci (par exemple Schmitt et Seuront, 2001). Mais

ces analyses n'avaient pas encore été mises en place de façon routinière. Ainsi, les résultats obtenus lors de ce travail pourront servir de référence pour le développement d'une vraie plateforme de qualité professionnelle.

L'utilisation d'une caméra de haute résolution spatiale et temporelle sera nécessaire pour améliorer la précision des résultats obtenus et pour l'étude d'autres paramètres telle la capacité d'accélération des copépodes. L'obtention d'une caméra semblable pourrait aussi permettre d'appliquer ce même type d'étude aux stades plus jeunes : aux copépodites et nauplii.

En outre, le développement d'un logiciel d'extraction des trajectoires adéquat ainsi qu'un algorithme permettant l'analyse des données en routine permettra un gain de temps non négligeable dans ce type d'étude.

Une fois mise en place, cette plateforme pourrait être un outil très intéressant et complémentaire des études sur le cycle de vie des copépodes, pour l'observation et la surveillance sur le long terme de l'écosystème Manche orientale.

*Références
bibliographiques*

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abraham ER (1998) The generation of plankton patchiness by turbulent stirring. *Nature* 391:577-580
- Alcaraz M (1997) Copepods under turbulence: grazing behavior, and metabolic rates. *Scientia Marina* 61:177-195
- Alcaraz M, Paffenhöfer GA, Strickler JR (1980) Catching the algae: a first account of visual observations on filter-feeding calanoids. In: Kerfoot WC (ed) *Evolution and ecology of zooplankton communities*. American Society of Limnology and Oceanography, p 241-248
- Alcaraz M, Saiz E, Calbet A (1994) Small-scale turbulence and zooplankton metabolism: Effects of turbulence on heartbeat rates of planktonic crustaceans. *Limnology and Oceanography* 39:1465-1470
- Alcaraz M, Saiz E, Calbet A (2009) *Centropages* behaviour: Swimming and vertical migration. *Progress In Oceanography* 72:121-136
- Alcaraz M, Strickler JR (1988) Locomotion in copepods: pattern of movements and energetics of *Cyclops*. *Hydrobiologia* 167/168:409-414
- Allredge AL, Cowles TJ, MacIntyre S, Rines JEB, Donaghay PL, Greenlaw CF, Holliday DV, Dekshenieks MM, Sullivan JM, Zaneveld JRV (2002) Occurrence and mechanisms of formation of a dramatic thin layer of marine snow in a shallow Pacific fjord. *Marine Ecology Progress Series* 233:1-12
- Ambler JW (2002) Zooplankton swarms: characteristics, proximal cues and proposed advantages. *Hydrobiologia* 480:155-164
- Ambler JW, Ferrari FD, Fornshell J (1991) Population structure and swarm formation of the cyclopoid copepod *Dioithona oculata* near mangrove shores. *J Plankton Res* 13: 1257–1272
- Anraku M (1964) Some technical problems encountered in quantitative studies of grazing and predation by marine planktonic copepods. *J Oceanogr Soc Jap* 20:19-29
- Azam F, Fenchel T, Field GJ, Gray JS, Meyer-Reil LA, Thingstad F (1983) The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. *Marine Ecology Progress Series* 10:257-263
- Bacry E, Delour J, Muzy JF (2001) Multifractal random walk. *Physical Review E* 64
- Bagøien E, Kiørboe T (2005) Blind dating—mate finding in planktonic copepods. I. Tracking the pheromone trail of *Centropages typicus*. *Marine Ecology Progress Series* 300:105-115

- Bailly du Bois P, Guéguéniat P (1999) Quantitative assessment of dissolved radiotracers in the English Channel: Sources, average impact of la Hague reprocessing plant and conservative behaviour (1983, 1986, 1988, 1994) - a survey. *Continental Shelf Research* 19:1977-2002
- Banas NS, Wang D-P, Yen J (2004) Experimental Validation of an Individual-Based Model for Zooplankton Swarming. In: Seuront L, Strutton PG (eds) *Handbook of Scaling Methods in Aquatic Ecology: Measurement, Analysis, Simulation* CRC Press
- Barrientos Chacon de Avendano Y (1980) Ultrastructure of sensory units on the first antennae of calanoid copepods. University of Ottawa
- Bartumeus F, Peters F, Pueyo S, Marrasé C, Catalan J (2003) Helical Lévy walks: Adjusting searching statistics to resource availability in microzooplankton. *PNAS* 100:12771-12775
- Basedow SL, Tande KS (2006) Cannibalism by female *Calanus finmarchicus* on naupliar stages. *Mar Ecol-Prog Ser* 327:247-255
- Bautista B, Rodriguez V, Jimenez F (1988) Short-term feeding rates of *Acartia grani* in natural conditions: diurnal variation. *Journal of Plankton Research* 10:907-920
- Beck J, Turingan R (2007) The effects of zooplankton swimming behavior on prey-capture kinematics of red drum larvae, *Sciaenops ocellatus*. *Marine Biology* 151:1463-1470
- Bemer A (1962) Feeding and respiration in the copepod *Temora longicornis* (Müller). *J Mar Biol Assoc U K* 42:625-640
- Bendat JS, Piersol A (2000) *Random Data: Analysis & Measurement Procedures* Vol. Wiley-Interscience; 3 edition, New York
- Bollens SM, Frost BW (1989) Predator-induced diel vertical migration in a planktonic copepod. *J Plankton Res* 11:1047-1065
- Bollens SM, Frost BW, Cordell JR (1994) Chemical, mechanical and visual cues in the vertical migration behavior of the marine planktonic copepod *Acartia hudsonica*. *J Plankton Res* 16:555-564
- Bolton TF, Havenhand JN (1997) Physiological versus viscosity-induced effects of water-temperature on the swimming and sinking velocity of the serpulid polychaete *Galeolaria caespitosa* (L.). *Marine Ecology Progress Series* 159:209-218
- Bradley BP (1978) Increase in range of temperature tolerance by acclimation in copepod *eurytemora-affinis*. *Biol Bull* 154:177-187
- Breteler WCMK, Schogt N, Gonzalez SR (1990) On the role of food quality in grazing and development of life stages, and genetic change of body size during cultivation of pelagic copepods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 135:177-189

- Breton E, Brunet C, Sautour B, Brylinski JM (2000) Annual variations of phytoplankton biomass in the Eastern English Channel: comparison by pigment signatures and microscopic counts. *J Plankton Res* 22:1423-1440
- Brugnano C, Guglielmo L, Lanora A, Zagami G (2009) Temperature effects on fecundity, development and survival of the benthopelagic calanoid copepod, *Pseudocyclops xiphophorus*. *Marine Biology* 156:331-340
- Brunet C, Brylinski JM, Degros N, Hilde D (1992) Productivity, photosynthetic pigments and hydrology in the coastal front of the Eastern English Channel. *J Plankton Res* 14:1541-1552
- Brunet G, Brylinski M, Bodineau L, Thoumelin G, Bentley D, Hilde D (1996) Phytoplankton Dynamics During the Spring Bloom in the South-eastern English Channel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 43:469-483
- Brylinski J-M, Lagadeuc Y, Gentilhomme V, Dupont J-P, Lafite R, Dupeuble P-A, Huault M-F, Auger Y, Puskaric E, Wartel M, Cabioch L (1991) Le « fleuve côtier » : un phénomène hydrologique important en Manche orientale. Exemple du Pas-de-Calais. *Oceanologica Acta* 11:197-203
- Brylinski JM, Bentley D, Quisthoudt C (1988) Discontinuity écologique et zooplancton (copepodes) en Manche Orientate. *Journal of Plankton Research* 10:503-513
- Brylinski JM, Dupont JP, Bentley D (1984) Conditions hydrologiques au large du cap Griz-Nez (France); premiers resultats. *Oceanologica Acta* 7:315-322
- Buskey EJ (1984) Swimming pattern as an indicator of the roles of copepod sensory systems in the recognition of food. *Marine Biology* 79:165-175
- Buskey EJ (1998) Energetic costs of swarming behavior for the copepod *Dioithona oculata*. *Marine Biology* 130:425-431
- Buskey EJ, Coulter C, Strom S (1993) Locomotory Patterns of Microzooplankton: Potential Effects on Food Selectivity of Larval Fish. *Bulletin of Marine Science* 53:29-43
- Buskey EJ, Mann CG, Swift E (1987) Photophobic responses of calanoid copepods: possible adaptative value. *Journal of Plankton Research* 9:857-870
- Buskey EJ, Peterson JO, Ambler JW (1996) The swarming behavior of the copepod *Dioithona oculata*: in situ and laboratory studies. *Limnol and Oceanogr* 4:513-521
- Buskey EJ, Swift E (1983) Behavioral responses of the coastal copepod *Acartia hudsonica* (Pinhey) to simulated dinoflagellate bioluminescence. *Journal of experimental marine biology and ecology* 72:43-58
- Cabioch L (1968) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cahiers de biologie marine* 9:493-720

- Cadée GC, Hegeman J (2002) Phytoplankton in the Marsdiep at the end of the 20th century; 30 years monitoring biomass, primary production, and *Phaeocystis* blooms. *Journal of Sea Research* 48:97-110
- Calliari D, Borg MCA, Thor P, Gorokhova E, Tiselius P (2008) Instantaneous salinity reductions affect the survival and feeding rates of the co-occurring copepods *Acartia tonsa* Dana and *A. clausi* Giesbrecht differently. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 362:18-25
- Camus T, Zeng C (2009) The effects of stocking density on egg production and hatching success, cannibalism rate, sex ratio and population growth of the tropical calanoid copepod *Acartia sinjiensis*. *Aquaculture* 287:145-151
- Cannon HG (1928) On the Feeding Mechanisms of the Copepods *Calanus finmarchicus* and *Diaptomus gracilis*. *Journal of Experimental Biology* 6:131-144
- Caparroy P, Carlotti F (1996) A model for *Acartia tonsa*: effect of turbulence and consequences for the related physiological processes. *Journal of Plankton Research* 18:2139-2177
- Caparroy P, Pérez MT, Carlotti F (1998) Feeding behaviour of *Centropages typicus* in calm and turbulent conditions. *Marine Ecology Progress Series* 168:109-118
- Castellani C, Altunbas Y (2006) Factors controlling the temporal dynamics of egg production in the copepod *Temora longicornis*. *Marine Ecology Progress Series* 308:143-153
- Charnov E (1976) Optimal foraging: The marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9:129-136
- Chin WC, Orellana MV, Verdugo P (1998) Spontaneous assembly of marine dissolved organic matter into polymer gels. *Nature* 391:568-572
- Cole BJ (1995) Fractal time in animal behaviour: the movement activity of *Drosophila*. *Animal Behaviour* 50:1317-1324
- Conover RJ, Corner EDS (1968) Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 48:49-75
- Costello JH, Strickler JR, Marrase C, Trager G, Zeller R, Freise AJ (1990) Grazing in a turbulent environment: behavioral response of a calanoid copepod, *Centropages hamatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87:1648-1652
- Cotner JB, Biddanda BA (2002) Small Players, Large Role: Microbial Influence on Biogeochemical Processes in Pelagic Aquatic Ecosystems. *Ecosystems* 5:105-121

- Cottonec G, Brunet C, Sautour B, Thoumelin G (2001) Nutritive Value and Selection of Food Particles by Copepods During a Spring Bloom of *Phaeocystis* sp. in the English Channel, as Determined by Pigment and Fatty Acid Analyses. *J Plankton Res* 23:693-703
- Cottonec G, Seuront L, Thoumelin G, Fraga-Lago L (2003) Fatty acid composition of *Acartia clausi*, *Pseudocalanus elongatus* and *Temora longicornis* associated with their diet in the eastern English Channel during a spring bloom of *Phaeocystis* sp. *La Mer* 41:37-51
- Cowles TJ (2004) Planktonic layers: physical and biological interactions on the small scale. In: Seuront L, Strutton PG (eds) *Handbook of scaling methods in aquatic ecology: measurement, analysis, simulation* pp 31-49 CRC Press p31-49
- Cowles TS, Strickler JR (1983) Characterization of feeding activity patterns in the planktonic copepod *Centropages typicus* Kroyer under various food conditions. *Limnology and Oceanography* 28:106-115
- Coyle KO, Pinchuk AI (2005) Seasonal cross-shelf distribution of major zooplankton taxa on the northern Gulf of Alaska shelf relative to water mass properties, species depth preferences and vertical migration behavior. *Deep-Sea Research II* 53:217-245
- Daan R (1989) Factors controlling the summer development of the copepod populations in the southern, bight of the North Sea. *Neth J Sea Res* 23:305-322
- Dam HG, Lopes RM (2003) Omnivory in the calanoid copepod *Temora longicornis*: feeding, egg production and egg hatching rates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 292:119-137
- Dam HG, Peterson WT (1988) The effect of temperature on the gut clearance rate constant of planktonic copepods. *Journal of experimental marine biology and ecology* 123:1-14
- Dam HG, Peterson WT (1993) Seasonal contrasts in the diet vertical distribution, feeding behavior, and grazing impact of the copepod *Temora longicornis* in Long Island Sound. *Journal of Marine Research* 51:561-594
- Dauvin J-C (2008) The main characteristics, problems, and prospects for Western European coastal seas. *Marine Pollution Bulletin* 57:22-40
- Dauvin J-C, Lozachmeur O (2006) Mer côtière à forte pression anthropique propice au développement d'une gestion intégrée : exemple du bassin oriental de la Manche (Atlantique Nord-Est). *VertigO – La revue en sciences de l'environnement* 7:1-14
- Davis AD, Weatherby TM, Hartline DK, Lenz PH (1999) Myelin-like sheaths in copepod axons. *Nature* 398 571
- Davis CS, Thwaites FT, Gallagher SM, Hu Q (2005) A three-axis fast-tow digital Video Plankton Recorder for rapid surveys of plankton taxa and hydrography. *Limnol Oceanogr Meth* 3:59-74

- Deevey GB (1960) The zooplankton of the surface waters of the Delaware Bay region. Bull Bingham Oceanogr 17:1-5
- DeMott WR, Moxter F (1991) Foraging Cyanobacteria by Copepods: Responses to Chemical Defense and Resource Abundance. Ecology 72:1820-1834
- Desroy N, Denis L (2004) Influence of spring phytodetritus sedimentation on intertidal macrozoobenthos in the eastern English Channel. Marine Ecology Progress Series 270:41-53
- Devreker D, Souissi S, Forget-Leray J, Leboulenger F (2007) Effects of salinity and temperature on the post-embryonic development of *Eurytemora affinis* (Copepoda; Calanoida) from the Seine estuary: a laboratory study. J Plankton Res 29:i117-133
- Devreker D, Souissi S, Molinero JC, Nkubito F (2008) Trade-offs of the copepod *Eurytemora affinis* in mega-tidal estuaries: insights from high frequency sampling in the Seine estuary. J Plankton Res 30:1329-1342
- Devreker D, Souissi S, Seuront L (2004) Development and mortality of the first naupliar stages of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) under different conditions of salinity and temperature. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 303:31-46
- Devreker D, Souissi S, Seuront L (2005) Effects of chlorophyll concentration and temperature variation on the reproduction and survival of *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida) in the Eastern English Channel. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 318:145-162
- Devreker D, Souissi S, Winkler G, Forget-Leray J, Leboulenger F (2009) Effects of salinity, temperature and individual variability on the reproduction of *Eurytemora affinis* (Copepoda; Calanoida) from the Seine estuary: A laboratory study. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 368:113-123
- Dicke M, Burrough PA (1998) Using fractal dimensions for characterizing tortuosity of animal trails. Physiological Entomology 13:393-398
- Dippner JW, Kornilovs G, Sidrevics L (2000) Long-term variability of mesozooplankton in the Central Baltic Sea. Journal of Marine Systems 25:23-31
- Doall MH (1998) Locating a mate in 3D: the case of *Temora longicornis*. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci 353
- Dodson SI, Ryan S, Tollrian R, Lampert W (1997) Individual swimming behavior of *Daphnia*: effects of food, light and container size in four clones. J Plankton Res 19:1537-1552
- Drits AV, Pasternak AF, Kosobokova KN (1993) Physiological-characteristics of the antarctic copepod calanoides-acutus during late summer in the weddell sea 5th International Conference on Copepoda. Kluwer Academic Publ, Baltimore, Md, p 201-207

- Dupont J-P, Lafite R, Huault M-F, Dupeuble P-A, Brylinski J-M, Guegueniat P, Lamboy M, Cabioch L (1991) La dynamique des masses d'eaux et de matières en suspension en Manche Orientale. *Oceanologica Acta* 11:177-186
- Dur G, Souissi S, Schmitt FG, Cheng S-H, Hwang J-S (submitted) The different aspects in motion of the three reproductive stages of *Pseudodiaptomus annandalei* (Copepoda, Calanoida). *Journal of Plankton Research*
- Dussart B (1965) Les différentes catégories de plancton. *Hydrobiologia* 26:72-74
- Ebeling W, Nicolis G (1991) Entropy of symbolic sequences: the role of correlations. *Europhysics Letters* 14:191-196
- Eckmann JP, Ruelle D (1985) Ergodic theory of chaos and strange attractors. *Reviews of Modern Physics* 57:617-656
- Laboratory Oceanographic Edinburgh (1973) Continuous Plankton Records: A plankton atlas of the North Atlantic and the North Sea. *Bull Mar Ecol* 7:1-174
- Elgmork K, Halvorsen G (1998) Intraspecific morphological variation in a freshwater copepod (Crustacea) in relation to geographic distribution and environment. *Can J Zool-Rev Can Zool* 76:751-762
- Emery AR (1968) Preliminary observations on coral reef plankton. *Limnol Oceanogr* 13:293-303
- Faure P, Neumeister H, Faber DS, Korn H (2003) Symbolic analysis of swimming trajectories reveals scale invariance and provides a model for fish locomotion. *Fractals* 11:233-243
- Fernandez D, Acuna JL (2003) Enhancement of marine phytoplankton blooms by appendicularian grazers. *Limnology and Oceanography* 48:587-593
- Field GJ, Shaeffer DS, Weissburg MJ (2002) Mechanical and neural responses from the mechanosensory hairs on the antennule of *Gaussia princeps*. *Marine Ecology Progress Series* 227:173-186
- Fields DM, Yen J (1997) The escape behavior of marine copepods in response to a quantifiable fluid mechanical disturbance. *Journal of Plankton Research* 19:1289-1304
- Franks PJS (1995) Thin layers of phytoplankton: A model of formation by near-inertial wave shear. *Deep Sea Res* 142:5-91
- Fransz HG, Miquel JC, Gonzalez SR (1984) Mesozooplankton composition, biomass and vertical-distribution, and copepod production in the stratified central north-sea. *Neth J Sea Res* 18:82-96
- Frisch U (1995) *Turbulence : The Legacy of A.N. Kolmogorov*, Vol. Cambridge Univ. Press

- Gallager SM, Yamazaki H, Davis CS (2004) Contribution of fine-scale vertical structure and swimming behavior to formation of plankton layers on Georges Bank. *Marine Ecology Progress Series* 267:27-43
- Gasparini S, Daro MH, Antajan E, Tackx M, Rousseau V, Parent JY, Lancelot C (2000) Mesozooplankton grazing during the *Phaeocystis globosa* bloom in the southern bight of the North Sea. *Journal of Sea Research* 43:345-356
- Gaudy R (1968) La nutrition et la respiration de *Centropages typicus* en Méditerranée. Premiers résultats expérimentaux. *Rapports et Procès-verbaux des Réunions de la Commission internationale d'Exploration de la Mer Méditerranée* 19:517-519
- Gaudy R, Cervetto G, Pagano M (2000) Comparison of the metabolism of *Acartia clausi* and *A. tonsa*: influence of temperature and salinity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 247:51-65
- Gaudy R, Thibault-Botha D (2007) Metabolism of *Centropages* species in the Mediterranean Sea and the North Atlantic Ocean. *Progress In Oceanography* 72:151-163
- Gauld DT (1958) Swimming and feeding in crustacean larvae: the nauplius larva. *Proc Zool Soc Lond* 132:31-50
- Gee JM (1989) An ecological and economic-review of meiofauna as food for fish. *Zool J Linn Soc* 96:243-261
- Genin A, Jaffe JS, Reef R, Richter C, Franks PJS (2005) Swimming Against the Flow: A Mechanism of Zooplankton Aggregation. *Science* 308:860-862
- Gentilhomme V, Lizon F (1998) Seasonal cycle of nitrogen and phytoplankton biomass in a well-mixed coastal system (Eastern English Channel). *Hydrobiologia* 361:191-199
- Gentsch E, Kreibich T, Hagen W, Niehoff B (2008) Dietary shifts in the copepod *Temora longicornis* during spring: evidence from stable isotope signatures, fatty acid biomarkers and feeding experiments. *Journal of Plankton Research* 31:45-60
- Gerritsen J (1980) Sex and parthenogenesis in sparse populations. *The American Naturalist* 115:718-742
- Gill CW (1986) Suspected mechano- and chemosensory structures of *Temora longicornis* (Copepoda: Calanoida). *Marine Biology* 93:449-457
- Gill CW (1987) Recording the beat patterns of the second antennae of calanoid copepods, with a micro-impedance technique. *Hydrobiologia* 148:73-78
- Gill CW, Crisp DJ (1985) The effect of size and temperature on the frequency of limb beat of *Temora longicornis* Müller (Crustacea: Copepoda). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 86:185-196

- Gill CW, Poulet SA (1988a) Impedance traces of copepod appendage movements illustrating sensory feeding behaviour. *Hydrobiologia* 167-168:303-310
- Gill CW, Poulet SA (1988b) Responses of copepods to dissolved free amino acids. *Marine Ecology Progress Series* 43:269-276
- Goetze E, Kiørboe T (2008) Heterospecific mating and species recognition in the planktonic marine copepods *Temora longicornis* and *Temora stylifera*. *Marine Ecology Progress Series* 370:185-198
- Gomez F, Souissi S (2008) The impact of the 2003 summer heat wave and the 2005 late cold wave on the phytoplankton in the north-eastern English Channel. *C R Biol* 331:678-685
- Gophen M, Harris RP (1981) Visual predation by a marine cyclopoid copepod, *Corycaeus anglicus*. *J Mar Biol Assoc UK* 61:391-399
- Green JD, Chapman MA (1977) Temperature effects on oxygen-consumption by copepod *Boeckella dilatata*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 11:375-382
- Grioche A, Koubbi P, Harlay X (1999) Spatial Patterns of Ichthyoplankton Assemblages Along the Eastern English Channel French Coast during Spring 1995. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 49:141-152
- Guillard RRL, Hellebust J, A. (1971) Growth and the production of extracellular substance by two strains of *Phaeocystis poucheti*. *Journal of Phycology* 7:330-338
- Gypens N, Lacroix G, Lancelot C (2007) Causes of variability in diatom and Phaeocystis blooms in Belgian coastal waters between 1989 and 2003: A model study. *Journal of Sea Research* 57:19-35
- Hairton NGJ (1996) Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography* 41:1087-1092
- Halsband-Lenk C, Carlotti F, Greve W (2004) Life-history strategies of calanoid congeners under two different climate regimes: a comparison. *Journal of Marine Science* 61: 709e720
- Halsband-Lenk C, Hirche HJ, Carlotti F (2002) Temperature impact on reproduction and development of congener copepod populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 271:121-153
- Halsband C, Hirche HJ (2001) Reproductive cycles of dominant calanoid copepods in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 209:219-229
- Hamner WM (1988) Behavior of Plankton and Patch Formation in Pelagic Ecosystems. *Bulletin of Marine Science* 43:752-757

- Hamner WM, Carleton JH (1979) Copepod swarms: Attributes and role in coral reef ecosystems. *Limnol Oceanogr* 24:1-14
- Hansen FC, Mollmann C, Schutz U, Neumann T (2006) Spatio-temporal distribution and production of calanoid copepods in the central Baltic Sea. *J Plankton Res* 28:39-54
- Harder W (1968) Reactions of plankton organisms to water stratification. *Limnol and Oceanogr* 13:156-168
- Hardy AS (1970) The open sea: its natural history. Part 1, The world of plankton, Vol. Collins, London
- Harnos A, Horváth G, Lawrence AB, Vattay G (2000) Scaling and intermittency in animal behaviour. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications* 286:312-320
- Harris RP, Paffenhöfer GA (1976) Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis* Muller. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 56:675-690
- Hart PJB, John HS, Karl KT, Steve AT (2009) Fish Feeding and Foraging. In: *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Academic Press, Oxford, p 3737--3743.
- Head EJH, Wang R, Conover RJ (1984) Comparison of diurnal feeding rhythms in *Temora longicornis* and *Centropages hamatus* with digestive enzyme activity. *J Plankton Res* 6:543-551
- Heyen H, Fock H, Greve W (1998) Detecting relationships between the interannual variability in ecological time series and climate using a multivariate statistical approach--a case study on Helgoland Roads zooplankton. *Climate Research* 10:179-191
- Hirche H-J, Fetzer I, Graeve M, Kattner G (2003) *Limnocalanus macrurus* in the Kara Sea (Arctic Ocean): an opportunistic copepod as evident from distribution and lipid patterns. *Polar Biol* 26:720-726
- Hirche HJ (1983) Overwintering of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*. *Marine Ecology Progress Series* 11:281-290
- Hirche HJ (1987) Temperature and plankton II. Effect on respiration and swimming activity in copepods from the Greenland Sea. *Marine Biology* 94:347-356
- Holliday DV, Pieper RE, Greenlaw CF, Dawson JK (1998b) Acoustical sensing of small-scale vertical structures in zooplankton assemblages. *Oceanography* 11: 18-23
- Holste L, St. John MA, Peck MA (2009) The effects of temperature and salinity on reproductive success of *Temora longicornis* in the Baltic Sea : a copepod coping with a tough situation. *Marine Biology* 156:527-540
- Hough AR, Naylor E (1991) Field studies on retention of the planktonic copepod *Eurytemora affinis* in a mixed estuary. *Marine Ecology Progress Series* 76:115-122

- Humes AG (1994) How many copepods? *Hydrobiologia* 292-293:1-7
- Huntley M, Brooks ER (1982) Effects of age and food availability on diel vertical migration of *Calanus pacificus*. *Marine Biology* 71:23-31
- Hwang J-S, Turner JT, Costello JH, Coughlin DJ, Strickler JR (1993) A cinematographic comparison of behavior by the calanoid copepod *Centropages hamatus* Lilljeborg: Tethered versus free-swimming animals. *J exp mar Biol Ecol* 167:227-228
- Hwang JS, Costello JH, Strickler JR (1994) Copepod grazing in turbulent flow: elevated foraging behavior and habituation of escape responses. *Journal of Plankton Research* 16:421-431
- Hwang JS, Strickler JR (2001) Can Copepods Differentiate Prey from Predator Hydromechanically? *Zoological Studies* 40:1-6
- Ingole BS (1994) Influence of salinity on the reproductive potential of a laboratory cultured Harpacticoid copepod *Amphiascoids subdebilis* Willey, 1935. *Zoologischer Anzeiger* 233:31-40
- Jakobsen HH, Halvorsen E, Hansen BW, Visser AW (2005) Effects of prey motility and concentration on feeding in *Acartia tonsa* and *Temora longicornis*: the importance of feeding modes. *Journal of Plankton Research* 27:775-785
- Jiang H, Osborn TR, Meneveau C (2002) Chemoreception and the deformation of the active space in freely swimming copepods: a numerical study. *Journal of Plankton Research* 24:495-510
- Joiris CR, Billen G, Lancelot MH, Daro MH, Mommaerts J-P, Bertels A, Bossicart M, Nijs J, Hecq JH (1982) A budget of carbon cycling in the Belgian coastal zone: relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production. *Neth J Sea Res* 16:260-275
- Kaartvedt S, Olsen EM, Jørstud T (1997) Effects of copepod foraging behavior on predation risk: An experimental study of the predatory copepod *Pareuchaeta nowegica* feeding on *Acartia clausi* and *A. tonsa* (Copepoda). *Limnol and Oceanogr* 42:164-170
- Kafetzopoulos E, Gouskos S, Evangelou SN (1997) 1/f Noise and multifractal fluctuations in rat behavior. *Nonlinear Analysis, Theory, Methods & Applications* 30:2007-2013
- Kane J, Prezioso J (2008) Distribution and multi-annual abundance trends of the copepod *Temora longicornis* in the US Northeast Shelf Ecosystem. *J Plankton Res* 30:619-632
- Kantz H, Schreiber T (1997) *Nonlinear Time Series Analysis, Vol.* Cambridge University Press, Cambridge
- Karakoylu EM, Franks PJS, Tanaka Y, Roberts PLD, Jaffe JS (2009) Copepod feeding quantified by planar laser imaging of gut fluorescence. *Limnol Oceanogr Meth* 7:33-41

- Katona SK (1971) The Developmental Stages of *Eurytemora Affinis* (Poppe, 1880) (Copepoda, Calanoida) Raised in Laboratory Cultures, Including a Comparison With the Larvae of *Eurytemora Ameri* Cana Williams, 1906, and *Eurytemora Herdmani* Thompson Scott, 1897. *Crustaceana* 21:5-20
- Kern JC, Carey AGJ (1983) The faunal assemblage inhabiting seasonal sea ice in the nearshore Arctic Ocean with emphasis on copepods. *Marine Ecology Progress Series* 10:159-167
- Kimmerer W, Burau J, Bennett W (2002) Persistence of tidally-oriented vertical migration by zooplankton in a temperate estuary. *Estuaries and Coasts* 25:359-371
- Kjørboe T, Saiz E, Visser AW (1999) Hydrodynamic signal perception in the copepod *Acartia tonsa*. *Marine Ecology Progress Series* 179:97-111
- Kjørboe T, Visser AW (1999) Predator and prey perception in copepods due to hydromechanical signals. *Marine Ecology Progress Series* 179:81-95
- Klein Breteler WCM (1980) Continuous Breeding of Marine Pelagic Copepods in the Presence of Heterotrophic Dinoflagellates. *Marine Ecology Progress Series* 2:229-233
- Klein Breteler WCM, Gonzalez SR (1988) Influence of temperature and food concentration on body size, weight and lipid content of two Calanoid copepod species. *Hydrobiologia* 167/168: 201-210
- Koehl MAR, Strickler JR (1981) Copepod feeding currents: food capture at low Reynolds number. *Limnol and Oceanogr* 26:1062-1073
- Kolmogorov AN (1991) Kolmogorov, Andrey Nikolaevich (July 8 1991). "The local structure of turbulence in incompressible viscous fluid for very large Reynolds numbers". *Proceedings of the Royal Society of London, Series A: Mathematical and Physical Sciences* 434:15–17
- Kornilovs G, Sidrevics L, Dippner JW (2001) Fish and zooplankton interaction in the Central Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 58:579-588
- Koski M, Dutz J, Klein Breteler WCM (2005) Selective grazing of *Temora longicornis* in different stages of a *Phaeocystis globosa* bloom--a mesocosm study. *Harmful Algae* 4:915-927
- Krause M, Dippner JW, Beil J (1995) Krause M, Dippner JW, Beil J (1995) A review of the hydrographic controls on the distribution of zooplankton biomass and species in the North Sea with particular reference to a survey conducted in January-March 1987. *Progress In Oceanography* 35:81-152
- Kreibich T, Saborowski R, Hagen W, Niehoff B (2008) Short-term variation of nutritive and metabolic parameters in *Temora longicornis* females (Crustacea, Copepoda) as a response to diet shift and starvation. *Helgoland Marine Research* 62:241-249

- Lagadeuc Y, Brylinski J-M, Aelbrecht D (1997) Temporal variability of the vertical stratification of a front in a tidal region of freshwater influence (ROFI) system. *Journal of Marine Research* 12:157-155
- Lamy D, Artigas LF, Jauzein C, Lizon F, Cornille V (2006) Coastal bacterial viability and production in the eastern English Channel: A case study during a *Phaeocystis globosa* bloom. *Journal of Sea Research* 56:227-238
- Landry MR (1978) Predatory feeding behavior of a marine copepod, *Labidocera trispinosa*. *Limnol and Oceanogr* 23:1103-1113
- Larsen PS, Madsen CV, Riisgård HU (2008) Effect of temperature and viscosity on swimming velocity of the copepod *Acartia tonsa*, brine shrimp *Artemia salina* and rotifer *Brachionus plicatilis*. *Aquatic Biology* 4:47-54
- Laybourn-Parry J, Tinson S (1985) Respiratory studies on two benthic copepods *Acanthocyclops viridis* and *Eucyclops agilis* at environmental temperatures. *Oecologia* 65:566-572
- Le Ruyet-Person J, Razouls C, Razouls S (1975) Biologie comparée entre espèces vicariantes et communes de copepodes dans un écosystème néritique en Méditerranée et en Manche. *Vie Milieu*, 25: 283-312.
- Lee O, Nash RDM, Danilowicz BS (2005) Small-scale spatio-temporal variability in ichthyoplankton and zooplankton distribution in relation to a tidal-mixing front in the Irish Sea. *ICES J Mar Sci* 62:1021-1036
- Legendre L, Rivkin RB (2009) How do the very small-sized aquatic microbes influence the very large-scale biogeochemical cycles? In: Nihoul JCJ, Kostianoy AG (eds) *Influence of Climate Change on the Changing Arctic and Sub-Arctic Conditions*. Springer, Dordrecht, p 191-207
- Leising AW, Franks PJS (2000) Copepod vertical distribution within a spatially variable food source: a simple foraging-strategy model. *J Plankton Res* 22:999-1024
- Leising AW, Franks PJS (2002) Does *Acartia clausi* (Copepoda: Calanoida) use an area-restricted search foraging strategy to find food? *Hydrobiologia* 480:193-207
- Lenz PH, Hartline DK, Davis AD (2000) The need for speed. I. Fast reactions and myelinated axons in copepods. *J comp Physiol A* 186:337-345
- Lenz PH, Hower AE, Hartline DK (2005) Temperature Compensation in the Escape Response of a Marine Copepod, *Calanus finmarchicus* (Crustacea). *Biol Bull* 209:75-85
- Lenz PH, Yen J (1993) Distal setal mechanoreceptors of the first antennae of marine copepods. *Bull Mar Res* 53:170-179

- Li CL, Luo XX, Huang XH, Gu BH (2008) Effects of Temperature, Salinity, pH, and Light on Filtering and Grazing Rates of a Calanoid Copepod (*Schmackeria dubia*). *The Scientific World Journal* 8 1219-1227
- Loffler H (1968) Harpacticoid fauna in eastern nepal with special reference to genus *maraenobiotus*;. *Archiv für Hydrobiologie* 65:1-&
- Loiterton B, Sundbom M, Vrede T (2004) Separating physical and physiological effects of temperature on zooplankton feeding rate. *Aquatic Sciences - Research Across Boundaries* 66:123-129
- Lougee LA, Bollens SM, Avent SR (2002) The effects of haloclines on the vertical distribution and migration of zooplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 278:111-134
- Mackas DL, Sefton H, Miller CB, Raich A (1993) Vertical habitat partitioning by large calanoid copepods in the oceanic Subarctic Pacific during spring. *Progress in Oceanography* 32:259-294
- Manning CA, Bucklin A (2005) Multivariate analysis of the copepod community of near-shore waters in the western Gulf of Maine. *Marine Ecology Progress Series* 292:233-249
- Maps F, Runge JA, Zakardjian B, Joly P (2005) Egg production and hatching success of *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Marine Ecology Progress Series* 285: 117–128
- Marcus NH (1996) Ecological and evolutionary significance of resting eggs in marine copepods: past, present, and future studies. *Hydrobiologia* 320:141-152
- Marrasé C, Costello JH, Granata T, Strickler JR (1990) Grazing in a turbulent environment: Energy dissipation, encounter rates, and efficacy of feeding currents in *Centropages hamatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87:1653-1657
- Marukawa H (1921) Plankton List and Some New Species of. Copepoda From the Northern Waters of Japan. *Bull Inst Oceanogr Monaco* 384:1-15
- Matias-Peralta H, Yusoff FM, Shariff M, Arshad A (2005) Effects of some environmental parameters on the reproduction and development of a tropical marine harpacticoid copepod *Nitocra affinis* f. *californica* Lang. *Marine Pollution Bulletin* 51:722-728
- Mauchline J (1998) *The biology of calanoid copepods*, Vol 33. Academic Press, San Diego
- Mazzocchi MG, Paffenhöfer G-A (1999) Swimming and feeding behaviour of the planktonic copepod *Clausocalanus furcatus*. *Journal of Plankton Research* 21:1501-1518
- McAllen R, Taylor A (2001) The effect of salinity change on the oxygen consumption and swimming activity of the high-shore rockpool *Tigriopus brevicornis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 263:227-240

- McAllen R, Taylor AC, Davenport J (1999) The effects of temperature and oxygen partial pressure on the rate of oxygen consumption of the high-shore rock pool copepod *Tigriopus brevicornis*. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology* 123:195-202
- Michalec F-G, Souissi S, Dur G, Mahjoub M-S, Schmitt FG, Hwang DS (submitted) Differences in behavioral responses of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) adults to salinity variations. *Journal of Plankton Research*
- Millero FJ (1974) Sea water as a multicomponent electrolyte solution. In: Goldberg ED (ed) *The Sea*, Vol 5. Wiley-Interscience, New York, p 3-80
- Millero FJ, Leung WH (1976) The thermodynamics of seawater at one atmosphere. *Am J Sci* 276:1035-1077
- Moison M, Schmitt FG, Souissi S, Seuront L, Hwang J-S (2009) Symbolic dynamics and entropies of copepod behaviour under non-turbulent and turbulent conditions. *Journal of Marine Systems* 77:388-396
- Moore PA, Fields D, Yen J (1999) Physical constraints of chemoreception in foraging copepods. *Limnol Oceanogr* 44:166-177
- Mordant N, Crawford AM, Bodenschatz E (2004) Experimental Lagrangian acceleration probability density function measurement *Physica D: Nonlinear Phenomena* 193:245-251
- Morgan CA, Cordell JR, Simenstad CA (1997) Sink or swim? Copepod population maintenance in the Columbia River estuarine turbidity-maxima region. *Marine Biology* 129:309-317
- Naganuma T (1996) Calanoid copepods: linking lower-higher trophic levels by linking lower-higher Reynolds numbers. *Marine Ecology Progress Series* 136:311-313
- Neill WE (1990) Induced vertical migration in copepods as a defence against invertebrate predation. *Nature* 345:524-526
- Paffenhofer G-A, Knowles SC (1980) Omnivorousness in marine planktonic copepods. *J Plankton Res* 2:355-365
- Paffenhöfer G-A, Strickler JR, Lewis KD, Richman S (1996) Motion behavior of nauplii and early copepodid stages of marine planktonic copepods. *Journal of Plankton Research* 18:1699-1715
- Paffenhöfer GA (1998) On the relation of structure, perception and activity in marine planktonic copepods. *Journal of Marine Systems* 15:457-473
- Paffenhöfer GA, Strickler JR, Alcaraz M (1982) Suspension-feeding by herbivorous calanoid copepods: A cinematographic study. *Marine Biology* 67:193-199

- Pagano M, Gaudy R (1986) Biologie d'un copépode des mares temporaires du littoral méditerranéen français: *Eurytemora velox*. *Marine Biology* 90:551-564
- Pagano M, Kouassi E, Arfi R, Bouvy M, Saint-Jean L (2004) In situ spawning rate of the calanoid copepod *Acartia clausi* in a tropical lagoon (Ebrié, Côte d'Ivoire): Diel variations and effects of environmental factors Tropical Lagoon (Ebrié, Côte d'Ivoire): Diel Variations and Effects of Environmental Factors. *Zoological studies* 43:244-254
- Pagano TC, Hartmann HC, Sorooshian S (2002) Factors affecting seasonal forecast use in Arizona water management: A case study of the 1997-98 El Niño. *Climate Research* 21:259-269
- Pepita TS, Ostrovskaya NA (1987) New way to estimate efficient use of energy in copepods during migrations. 2^e Colloque Franco-Soviétique Production et Relations Trophiques dans les Ecosystèmes marins. IFREMER, Yalta 1984, p 107-117
- Peralta G, Brun FG, Hernández I, Vergara JJ, Pérez-Lloréns JL (2005) Morphometric variations as acclimation mechanisms in *Zostera noltii* beds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64:347-356
- Peterson WT, Ausubel SJ (1984) Diets and selective feeding by larvae of Atlantic mackerel *Scomber scombrus* on zooplankton. *Marine Ecology Progress Series* 17:65-75
- Podolsky RD, Emler RB (1993) Separating the effects of temperature and viscosity on swimming and water movement by sand dollar larvae (*Dendraster excentricus*) *Journal of Experimental Biology* 176:207-222
- Poulet SA, Gill CW (1988) Spectral analyses of movements made by the cephalic appendages of copepods. *Marine Ecology Progress Series* 43:259-267
- Poulet SA, Ouellet G (1982) The role of amino acids in the chemosensory swarming and feeding of marine copepods. *Journal of Plankton Research* 4:341-361
- Powell TM, Okubo A (1994) Turbulence, Diffusion and Patchiness in the Sea. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 343:11-18
- Quisthoudt C, Bentley D, Brylinski JM (1987) Discontinuité hydrobiologique dans le détroit du Pas-de-Calais. *J Plankton Res* 9:995-1002
- Razouls C, de Bovée F, Kouwenberg J, Desreumaux N (2005-2009) Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. Available at <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en/Banyuls>
- Rose M (1956) Les Copépodes pélagiques de la baie de Cauda (Viet-Nam). *Bull natn Mus Hist nat Paris* 28:458-465
- Saiz E (1994) Observations of the free-swimming behavior of *acartia-tonsa* - Effects of food concentration and turbulent water motion. *Limnology and Oceanography* 39:1566-1578

- Saiz E, Alcaraz M, Paffenhöfer G-A (1992) Effects of small-scale turbulence on feeding rate and gross-growth efficiency of three *Acartia* species (Copepoda: Calanoida). *Journal of Plankton Research* 14:1085-1097
- Samorodnitsky G (2006) Long Range Dependence, Vol 1. Foundations and trends in stochastic systems Boston
- Sautour B, Artigas F, Herbland A, Laborde P (1996) Zooplankton grazing impact in the plume of dilution of the Gironde estuary (France) prior to the spring bloom. *J Plankton Res* 18:835-853
- Schmidt-Nielsen K (1991) *Animal Physiology*, Vol. Cambridge University Press, Cambridge
- Schmitt FG, Seuront L (2001) Multifractal random walk in copepod behavior. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications* 301:375-396
- Schmitt FG, Seuront L, Hwang JS, Souissi S, Tseng LC (2006) Scaling of swimming sequences in copepod behavior: Data analysis and simulation. *Physica A* 364:287-296
- Schnack SB (1983) On the feeding of copepods on *Thalassiosira partheneia* from the Northwest African upwelling area *Marine Ecology Progress Series* 11:49-53
- Schoemann V, Becquevort S, Stefels J, Rousseau V, Lancelot C (2005) Phaeocystis blooms in the global ocean and their controlling mechanisms: a review. *Journal of Sea Research* 53:43-66
- Schulze PC, Strickler JR, Bergström BI, Berman MS, Donaghay P, Gallager SM, Haney JF, Hargreaves BR, Kils U, Paffenhöfer GA, Richman S, Vanderploeg HA, Welsch W, Wethey D, Yen J (1992) Video systems for in situ studies of zooplankton. *Archiv für Hydrobiologie, Beihefte, Ergebnisse der Limnologie* 36:1-21
- Seo JS, Lee KW, Rhee JS, Hwang DS, Lee YM, Park HG, Ahn IY, Lee JS (2006) Environmental stressors (salinity, heavy metals, H₂O₂) modulate expression of glutathione reductase (GR) gene from the intertidal copepod *Tigriopus japonicus*. *Aquatic Toxicology* 80:281-289
- Seuront L (2006) Effect of salinity on the swimming behaviour of the estuarine calanoid copepod *Eurytemora affinis*. *J Plankton Res* 28:805-813
- Seuront L, Lacheze C, Doubell MJ, Seymour JR, Van Dongen-Vogels V, Newton K, Alderkamp AC, Mitchell JG (2005) The influence of Phaeocystis globosa on microscale spatial patterns of chlorophyll a and bulk-phase seawater viscosity Meeting of the Scientific-Committee on Oceanic Research. Springer, Haren, NETHERLANDS, p 173-188
- Seuront L, Lagadeuc Y (2001) Multiscale patchiness of the calanoid copepod *Temora longicornis* in a turbulent coastal sea. *J Plankton Res* 23:1137-1145
- Seuront L, Schmitt FG, Brewer MC, Strickler J, Souissi S (2004a) From random walk to multifractal random walk in zooplankton swimming behavior. *Zoological Studies* 43:498-510

- Seuront L, Souissi S (2002) Evidence for climatic control of *Phaeocystis* sp. bloom in the Eastern English Channel. *La Mer* 40:41-51
- Seuront L, Vincent D (2008) Increased seawater viscosity, *Phaeocystis globosa* spring bloom and *Temora longicornis* feeding and swimming behaviours. *Marine Ecology Progress Series* 363:131-145
- Seuront L, Vincent D, Mitchell JG (2006) Biologically induced modification of seawater viscosity in the Eastern English Channel during a *Phaeocystis globosa* spring bloom. *Journal of Marine Systems* 61:118-133
- Seuront L, Yamazaki H, Souissi S (2004b) Hydrodynamic Disturbance and Zooplankton Swimming Behavior. *Zoological Studies* 43:376-387
- Shannon CE (1951) Prediction and entropy of printed english. *Bell System Technical Journal* 27:50-64
- Singarajah KV (1975) Escape reactions of zooplankton: effects of light and turbulence. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 55:627-639
- Smith SL, Hall BK (1980) Transfer of radioactive carbon within the copepod *Temora longicornis*. *Marine Biology* 55:277-286
- Souissi S, Ban S (2001) The consequences of individual variability in moulting probability and the aggregation of stages for modelling copepod population dynamics. *J Plankton Res* 23:1279-1296
- Strickler J (1998) Observing free-swimming copepods mating. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 353:671-680
- Strickler JR (1975) Swimming of planktonic Cyclops species (Copepoda, Crustacea): Pattern, movements and their control. In: Theodore Yao-tsu Wu, Brokaw CJ, Brennen C (eds) *Swimming and Flying in nature*. Plenum Press, New York, p 599-613
- Strickler JR (1977) Observation of swimming performances of planktonic copepods. *Limnol and Oceanogr* 22:165-170
- Strickler JR (1982) Calanoid Copepods, Feeding Currents, and the Role of Gravity. *Science* 218:158-160
- Suchman CL (2000) Escape behavior of *Acartia hudsonica* copepods during interactions with scyphomedusae. *J Plankton Res* 22:2307-2323
- Tang KW (2000) Dynamics of dimethylsulfoniopropionate (DMSP) in a migratory grazer: a laboratory simulation study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 243:283-293
- Tang KW, Dam HG, Visscher PT, Fenn TD (1999) Dimethylsulfoniopropionate (DMSP) in marine copepods and its relation with diets and salinity. *Marine Ecology Progress Series* 179:71-79

- Tiselius P (1992) Behavior of *Acartia tonsa* in patchy food environments. *Limnol and Oceanogr* 37:1640-1651
- Tiselius P, Hansen B, Jonsson PR, Kjørboe T, Nielsen TG, Piontkovski S, Saiz E (1995) Can we use laboratory-reared copepods for experiments? A comparison of feeding behaviour and reproduction between a field and a laboratory population of *Acartia tonsa*. *ICES Journal of Marine Science* 52:369-376
- Tiselius P, Jonsson PR (1990) Foraging behaviour of six calanoid copepods: observations and hydrodynamic analysis. *Marine Ecology Progress Series* 66:23-33
- Tiselius P, Nielsen G, Nielsen TG (1994) Microscale patchiness of plankton within a sharp pycnocline. *J Plankton Res* 16:543-554
- Titelman J (2001) Swimming and escape behavior of copepod nauplii: implication for predator-prey interactions among copepods. *Marine Ecology Progress Series* 213:203-213
- Titelman J, Kjørboe T (2003a) Motility of copepod nauplii and implications for food encounter. *Marine Ecology Progress Series* 247:123-135
- Titelman J, Kjørboe T (2003b) Predator avoidance by nauplii. *Marine Ecology Progress Series* 247:137-139
- Titelman J, Tiselius P (1998) Vertical distribution, grazing and egg production of calanoid copepods during winter-spring in Gullmarsfjorden. *Hydrobiologia* 375/376:343-351
- Tsuda A, Miller CB (1998) Mate-finding behaviour in *Calanus marshallae* Frost. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 353:71-720
- Tumlinson JH, Lewis WJ, Vet LEM (1993) How parasitic wasps find their hosts. *Sci Am* 268:100-106
- Turner JT (1984) The Feeding Ecology of Some Zooplankters That are Important Prey Items of Larval Fish, U.S. DEPARTMENT OF COMMERCE
- Udrea DD, Bryanston-Cross PJ, W KL, Funes-Gallanzi M (1996) Two sub-pixel processing algorithms for high accuracy particle centre estimation in low seeding density particle image velocimetry. *Optics and Laser Technology* 28:389-396
- van Duren LA, Stamhuis EJ, Videler JJ (1998) Reading the copepod personal ads: increasing encounter probability with hydromechanical signals. *Philosophical transactions-Royal Society of London* 353:691-700
- van Duren LA, Stamhuis EJ, Videler JJ (2003) Copepod feeding currents: flow patterns, filtration rates and energetics. *Journal of Experimental Biology* 206:255-267

- van Duren LA, Videler JJ (1995) Swimming behaviour of developmental stages of the calanoid copepod *Temora longicornis* at different food concentrations. *Marine Ecology Progress Series* 126:153-161
- van Duren LA, Videler JJ (1996) The trade-off between feeding, mate seeking and predator avoidance in copepods: behavioural responses to chemical cues. *Journal of Plankton Research* 18:805-818
- van Duren LA, Videler JJ (2003) Escape from viscosity: the kinematics and hydrodynamics of copepod foraging and escape swimming. *Journal of Experimental Biology* 206:269-279
- Vandromme P, Schmitt FG, Souissi S, Buskey EJ, Strickler J, Wu C-H, Hwang J-S (2009) Symbolic analysis of plankton swimming trajectories: case study of *strobilidium* sp. (protista) helical walk under various food conditions. *Zoological Studies* In press
- Viitasalo M, Kiorboe T, Flinkman J, Pedersen LW, Visser AW (1998) Predation vulnerability of planktonic copepods: consequences of predator foraging strategies and prey sensory abilities *Marine Ecology Progress Series* 175:129-142
- Visser AW (2007) Motility of zooplankton: fitness, foraging and predation. *Journal of Plankton Research* 29:447-461
- Visser AW, Kjørboe T (2006) Plankton motility patterns and encounter rates. *Oceanologica Acta* 148:538-546
- Vlymen W (1970) Energy expenditure of swimming copepods. *Limnology and Oceanography* 15:348-350
- Waggett R, Buskey E (2007) Calanoid copepod escape behavior in response to a visual predator. *Marine Biology* 150:599-607
- Walne PR (1996) Experiments in the large-scale culture of the larvae of *Ostrea edulis* L., Vol. H.M.S.O., London
- Wassmann P, Vernet M, Mitchell BG, Rey F (1990) Mass sedimentation of *Phaeocystis pouchetii* in the Barents Sea. *Marine Ecology Progress Series* 66:183-195
- Weatherby TM, Lenz PH (2000) Mechanoreceptors in calanoid copepods: designed for high sensitivity. *Arthropod Structure & Development* 29:275-288
- Weissburg MJ, Doall MH, Yen J (1998) Following the invisible trail: kinematic analysis of mate-tracking in the copepod *Temora longicornis*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* 353:701-712
- Weiße T (1983) Feeding of calanoid copepods in relation to *Phaeocystis pouchetii* blooms in the German Wadden Sea area off Sylt. *Marine Biology* 74:87-94

- Weisse T, Tande K, Verity P, Hansen F, Gieskes W (1994) The trophic significance of *Phaeocystis* blooms. *Journal of Marine Systems* 5:67-79
- Williamson CE (1983) Behavioral interactions between a cyclopoid copepod predator and its prey. *J Plankton Res* 5:701-711
- Wolff T (1959) The hadal community, an introduction. *Deep Sea Research* (1953) 6:95-124
- Wong CK (1988) The swimming behavior of the copepod *Metridia pacifica*. *Journal of Plankton Research* 10:1285-1290
- Woodson CB, Webster DR, Weissburg MJ, Yen J (2005) Response of copepods to a physical gradients associated with structure in the ocean. *Limnology and Oceanography* 50:242-254
- Woodson CB, Webster DR, Weissburg MJ, Yen J (2007a) Cue hierarchy and foraging in calanoid copepods: ecological implications of oceanographic structure. *Mar Ecol-Prog Ser* 330:163-177
- Woodson CB, Webster DR, Weissburg MJ, Yen J (2007b) The prevalence and implications of copepod behavioral responses to oceanographic gradients and biological patchiness. *Integrative and Comparative Biology* 47:1-16
- Yamazaki H (1993) Lagrangian study of planktonic organisms - perspectives *Zooplankton Ecology Symp.* Rosenstiel Sch Mar Atmos Sci, Appleton, Wi, p 265-278
- Yamazaki H, Squires KD (1996) Comparison of oceanic turbulence and copepod swimming. *Marine Ecology Progress Series* 244:299-301
- Yen J (2000) Life in transition: balancing inertial and viscous forces by planktonic copepods. *Biol Bull* 198:213-224
- Yen J, Bundock EA (1997) Aggregate behavior in zooplankton: Phototacti swarming in four developmental stages of *Coullana canadensis* (Copepoda, Harpacticoida). In: Parrish JK, Hamner WM (eds) *Animal Groups in Three Dimensions*. Cambridge University Press Cambridge, p 143-161
- Yen J, Lenz PH, Gassie DV, Hartline DK (1992) Mechanoreception in marine copepods: electrophysiological studies on the first antennae. *Journal of Plankton Research* 14:495-512
- Yen J, Prusak AC, Caun M, Doall M, Brown J, Strickler JR (2004) Signaling during Mating in the Pelagic Copepod, *Temora longicornis*. In: Seuront L, Strutton PG (eds) *Handbook of Scaling Methods in Aquatic Ecology: Measurement, Analysis, Simulation* CRC Press
- Yen J, Raspberry KD, Webster DR (2008) Quantifying copepod kinematics in a laboratory turbulence apparatus. *Journal of Marine Systems* 69:283-294

Yen J, Strickler J (1996) Advertisement and concealment in the plankton - what makes a copepod hydrodynamically conspicuous. *Invertebrate Biology* 115:191-205

Yen J, Weissburg MJ, Doall MH (1998) The fluid physics of signal perception by mate-tracking copepods. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* 353:787-804

Yule AB (1984) The effect of temperature on the swimming activity of *barnacle nauplii*. *Marine Biol Lett* 5:1-11

Yule AB, Crisp DJ (1983) Adhesion of cypris larvae of the barnacle, *Balanus balanoides*, to clean and arthropodin treated surfaces. *J Mar Biol Assoc UK* 63:261-271

Zimmer RK, Butman CA (2000) Chemical signaling processes in the marine environment. *Biol Bull* 198:168-187

Annexes



Annexe 1 :

Moison M, Schmitt FG, Souissi S, Seuront L, Hwang J-S (2009)

Symbolic dynamics and entropies of copepod behaviour under non-turbulent and turbulent conditions.

Journal of Marine Systems 77:388-396



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Marine Systems

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jmarsys

Symbolic dynamics and entropies of copepod behaviour under non-turbulent and turbulent conditions

Maud Moison^{a,*}, François G. Schmitt^a, Sami Souissi^a, Laurent Seuront^{a,b}, Jiang-Shiou Hwang^c

^a Université des Sciences et Technologies de Lille – Lille1, CNRS, UMR 8187 Laboratoire d'Océanographie et de Géoscience, Wimereux Marine Station, 28 av. Foch, 62930 Wimereux, France

^b School of Biological Sciences, Flinders University, GPO Box 2100, Adelaide 5001, South Australia, Australia

^c Institute of Marine Biology, National Taiwan Ocean University, Keelung, Taiwan 202, Republic of China

ARTICLE INFO

Article history:

Received 15 January 2008

Accepted 1 November 2008

Available online 11 November 2008

Keywords:

Copepods

Turbulence

Behaviour

Entropy

Symbolic dynamics

ABSTRACT

We consider here behavioural activity of copepods as a succession of symbols associated with swimming states: slow swimming, fast swimming, break and grooming. We characterise these symbolic sequences using tools from symbolic dynamics: probability density function of the residence times in each state; transition probability at each time step; Shannon entropy and dynamic entropy. This approach is applied to the swimming behaviour of *Centropages hamatus* which we have analyzed as an example of application, in order to stress the differences associated with turbulent and non-turbulent conditions. We characterise in this theoretical framework the behavioural changes exhibited by the copepod under turbulent conditions.

© 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

The pelagic zone of the sea is a highly variable environment, on a wide range of spatial and temporal scales. At small scales, turbulence is well known to have an important influence on small living particles until the Kolmogorov scale which is often of the order of millimetres. For example, at the individual level, turbulence may strongly increase encounter rates and hence favour mating and predator prey interactions (Gerritsen and Strickler, 1977; Evans, 1989; Mackenzie and Leggett, 1991; Yamakazi et al., 1991; Viitasalo et al., 1998). Animals living in this environment are adapted to this variability through specific behavioural activities. Populations that are particularly affected by their changing environment are the free living planktonic organisms in the water column (Abraham, 1998). Recent studies showed that many zooplankton species possess swimming abilities associated with a specific and complex behavioural activity (Dodson et al., 1997). Among these behavioural studies, copepods received considerable attention (Buskey et al., 1987; Yen and Strickler, 1996; McAllen and Taylor, 2001;

Schmitt and Seuront, 2001) because of their ecological importance: they are the largest and most diversified group of crustaceans and the most abundant metazoans in the aquatic realm (Humes, 1994; Hwang et al., 2004). They are also a critical element in the oceanic food webs, linking primary producers and higher trophics levels including early life stages of fishes.

The behaviour of copepods is often variable, with a succession of fast and slow swimming activities and rest periods (Hwang and Strickler, 1994). As with other animals, it is then useful to simplify the potentially chaotic behaviour by considering a finite partition of the space of all possible behaviours. In this framework, behavioural activity can be represented by a sequence of behavioural symbols. The analysis of such a sequence belongs then to the field of symbolic dynamics, with the study of their entropy properties, residence times, and transition probabilities. It also allows us to characterize the effect of external factors on these properties.

In this paper we illustrate this symbolic dynamics approach using previous behavioural information on the copepod *Centropages hamatus*, whose basic swimming and feeding strategies and behavioural performance under turbulent and non-turbulent conditions have been previously reported (Hwang et al., 1994; Hwang and Strickler, 1994, 2001). We adopted some techniques

* Corresponding author. Tel.: +33 321 992926; fax: +33 321 992901.
E-mail address: maud.moison@univ-lille1.fr (M. Moison).

and methods from the fields of information theory and statistical physics, in order to consider symbolic dynamics and to better understand its statistics in the context of variable turbulent environment. This may provide a general methodology for studying copepod behaviour dynamics, and more generally animal behaviour.

The first section below presents the theoretical framework which is considered in this paper, using concepts from symbolic dynamics such as Shannon entropy and dynamic entropies, exit time probability densities, transition matrices and modelling. The second section presents the data of four swimming states. The application of this method using these data are shown in a third section and the last one provides discussions on the new results supplied by this analysis using a new methodology applied on an old dataset and perspectives.

2. Symbolic dynamics of swimming state sequences

In order to conceptualize a complex behaviour, we assume that the system is ergodic. Thus, time averages are the same for all initial points. This corresponds to assume that time has negligible effect on the probability of each swimming states.

2.1. Entropies and transition matrices

Symbolic dynamics is a way to characterise the complexity of a discrete time system, using a coding of its trajectory with a finite sequence of symbols. We consider here a partition of λ different symbols (or letters) $A = (A_1, \dots, A_\lambda)$, which can be called an “alphabet”. Behaviour is codified as a sequence of successive letters chosen among this alphabet. In the context of symbolic dynamics, we can consider subsequences of length n , called words of size n , or n -words. The index n here refers to time: “ n -words” are made up of a sequence of successive symbols for n time steps: it is hence possible to have consecutive identical symbols. When considering the relative frequency of an ordered sequence (A_1, \dots, A_n) , we denote its probability $p(A_1, \dots, A_n)$. The n -word variability is then characterized using the entropy per block of length n (or n -gram entropy):

$$H_n = - \sum p(A_1, \dots, A_n) \log_\lambda p(A_1, \dots, A_n) \quad (1)$$

where the sum is performed for all words of length n . This quantity is also called dynamical Shannon entropy for words of length n (Shannon, 1951; Eckmann and Ruelle 1985; Ebeling and Nicolis, 1991) and characterizes the repartition of n -words. For Bernoulli sequences where every letter is chosen with the same probability $1/\lambda$ and independently one from another, each word has a probability of λ^{-n} and there are λ^n words, so that $H_n = n$, which is an upper bound. For $n=1$, $H_1 = H$ represents the classical Shannon entropy.

One considers also n -gram dynamic entropies, interpreted as entropy excess associated with the addition of symbol to the right of an n -word (Ebeling and Nicolis, 1991):

$$h_n = H_{n+1} - H_n \quad (2)$$

This quantity is a measure of the uncertainty of predicting the state one step in the future, provided the history of n previous steps. If there is memory in the system, the dynamic entropy h_n decreases and predictability increases. For Bernoulli

sequences, we have $h_n = 1$ which is a maximal uncertainty. This can be quantified estimating $r_n = 1 - h_n$ interpreted as the average predictability of the state following the n previous steps (Ebeling, 1997).

The dynamics of the sequence of symbols $X(t)$ can also be characterized by the conditional probability $P_{ij}^{(1)}$:

$$P_{ij}^{(1)} = \Pr\{X(t+1) = A_j | X(t) = A_i\} \quad (3)$$

This is a 1-step transition, and expresses the transition probability at the smallest scale, between time t and time $t+1$. This way a transition matrix (non symmetrical) $\Pi_1 = (P_{ij}^{(1)})$ can be defined. One can also generalize this definition and consider a q -steps conditional probability $P_{ij}^{(q)}$:

$$P_{ij}^{(q)} = \Pr\{X(t+q) = A_j | X(t) = A_i\} \quad (4)$$

expressing the transition probability between time t and time $t+q$. In case of the memory-less Markov process, we can introduce all independent steps between t and $t+q$ and obtain (Nicolis, 1995):

$$\Pi_q = (\Pi_1)^q \quad (5)$$

where we introduced $\Pi_q = (P_{ij}^{(q)})$. The memory of the symbol sequence can then be characterized by checking if the Markov relation (Eq. (5)) is verified.

2.2. Exit times and a simple dynamical model

Another quantity of interest for characterisation of the dynamics is the exit time, also called residence time, in a state A_i , denoted $p_i(t)$: this is the probability density of the time spent in the state A_i . Considering the diagonal terms of the transition probability matrix: for a Markov process we have $p_i^{(q)} = (P_{ii}^{(1)})^q$ according to Eq. (5), and hence we have for the residence time $p_i(t)$ (Nicolis, 1995):

$$p_i(q) = (P_{ii}^{(1)})^q = e^{-q/T_i} \quad (6)$$

with $T_i = -1/\log P_{ii}^{(1)}$ which is the characteristic time of the exponential decrease given by Eq. (6). The Markov hypothesis corresponds to an exponential fall-off of exit times, and whenever the fall-off of $p_i(t)$ is not exponential, one may infer that there is some memory in the process generating the symbol A_i . In case of memory, one may build a single model for the symbolic dynamics using a Monte Carlo method (Schmitt et al., 1998, 2006), with the assumption that successive residence times in a state A_i and a state $A_j \neq A_i$ are independent. The modelling follows an iterative procedure: (i) start from an initial state A_i ; (ii) choose a residence time in state A_i as a random variable chosen according to the probability density $p_i(t)$; (iii) choose the next state A_j according to a given transition probability matrix Q_{ij} ($i \neq j$), expressing the probability to go to state A_j when leaving the state A_i :

$$Q_{ij} = \Pr\{A_j \text{ follows } A_i; i \neq j\} \quad (7)$$

then the procedure start again in (i).

The general procedure to generate a dynamics of symbols is a simple way, which has been used for weather regimes (Nicolis et al., 1997), rainfall (Schmitt et al., 1998), copepod

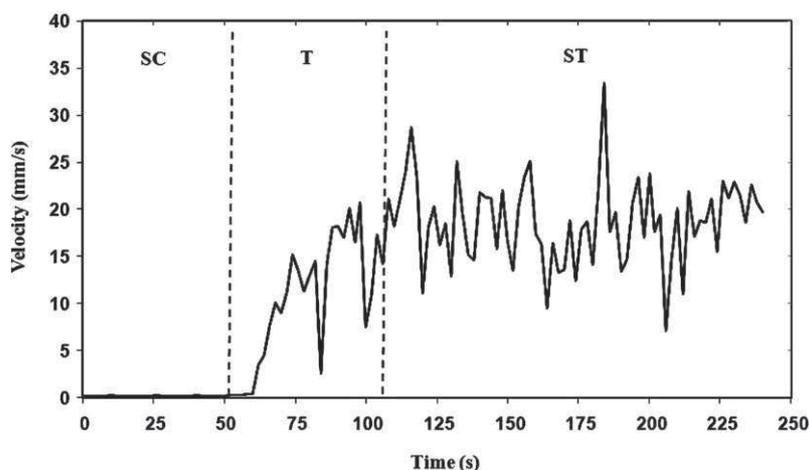


Fig. 1. Evolution of the flow velocity (mm/s) during the end of the first calm period and the beginning of the first turbulent period. Stable calm condition (SC), Transitional phase (T), Stable turbulent condition (ST).

dynamics using 2 states (Schmitt et al., 2006) and ciliate dynamics using 3 states (Vandromme et al., submitted for publication). In the following, we apply this theoretical framework to *Centropages hamatus* swimming behaviour data in a 4-state partition ($\lambda = 4$).

3. The data

3.1. Experimental conditions

As an illustration of a four state behavioural dynamics we revisit here some previously published and analyzed data on the swimming behaviour of the copepod *Centropages hamatus* (Hwang, 1991). Animals were collected in coastal surface waters at Woods Hole (Massachusetts, USA) and were acclimation to condition at 18 °C for one day before the experiments. An adult female copepod was tethered by fixing it on dog hairs, following the method of Costello et al (1990) and Hwang et al (1994), and placed in a vessel containing 5 l of membrane filtered (0.22 μm) seawater and food, the alga: *Thalassiosira weissflogii* at concentration of 100 cells per ml. The study was conducted in a dark room and the swimming behaviours were recorded using an infrared laser beam (632 nm) to avoid effects of visible light on the behaviour of the animal.

A mesh fixed on an electric motor produced vibrations and created turbulent conditions. The Reynolds number is estimated as $\text{Re} = UL/\nu = 2690$ with a mean velocity measured as $U = 1.74$ cm/s, a vessel size of $L = 17$ cm and a kinematic viscosity at 10 °C of $\nu = 1.1 \cdot 10^{-6}$ m^2s^{-1} . The experimental procedure was designed to assess the potential influence of turbulence on copepod behaviour: after a period of 30 min of acclimation, the copepod was subjected to a regime of succession of four rounds of a sequence of calm and turbulent periods of duration 25 min each. In order to study only stable conditions, we considered below only the data during the stationary phase (Fig. 1).

The total duration of the experiment is thus 200 min. Videos have been recorded using a Panasonic ww-1800 infrared-sensitive camera (temporal resolution: 33 ms) and a Panasonic NV-8500 video cassette recorder. Three-dimensional

trajectories have been extracted from these video recordings. A QSI frame counter has also been used for sequential numbering of frames. For more details on the description of the experiments and the data see Hwang et al. (1994).

3.2. From videos to swimming states

The videos have been recorded with a suitable spatial resolution, permitting the identification of activities from appendix movement observations (Hwang, 1991; Hwang and Strickler, 1994). Four different copepod activities have been identified: Slow swimming, Fast swimming, Breaks and Grooming, respectively identified in this study with the letters S, F, B and G. Videotapes have been analyzed frame by frame, assigning one of states for each frame. This partition of the “phase” space into 4 symbols is justified on ecological grounds: slow swimming activity is a foraging and feeding period, a “cruise”. Fast swimming can be defined as escape behaviour from disturbance: copepods use swimming with their legs to jump and distinctly accelerate. In the field, breaking is a slowly sinking behaviour: for tethered copepods this state corresponds to no visible appendage movement. During grooming behaviour, copepods clean their receptors or their body using the first antennae (Cowles and Strickler, 1983; Costello et al., 1990).

A total of 360,000 of consecutive video frames has been analysed (200 min at 30 frames per second (fps)). This corresponds to about 7000 different swimming sequences, about 1350 in calm and 5720 in turbulent environments.

4. Results

4.1. Probability densities and dynamic entropies

We first consider basic statistics for each state under turbulent and non-turbulent conditions, in order to detect a possible influence of turbulence. We must underline here the fact that we assume the existence of probabilities for each state and transitions between states, corresponding to assume the existence of an invariant measure, and ergodicity of the dynamical system. Table 1 gives the proportion of each

Table 1

Probability of the state $p(A_i)$; mean, minimum, and maximum of residence times is the corresponding state: for the turbulent period (a), the first calm period (b), and the other calm periods (c).

	S	F	B	G
(a)				
$p(\text{state})$	0.88	0.01	0.08	0.03
mean \pm SD (s)	1.84 \pm 0.3	0.06 \pm 0.01	0.85 \pm 0.05	0.10 \pm 0.02
min (s)	0.07	0.03	0.03	0.03
max (s)	66.83	0.60	3.87	0.30
(b)				
$p(\text{state})$	0.47	10^{-3}	0.53	$3 \cdot 10^{-3}$
mean \pm SD (s)	2.55 \pm 1.3	0.11 \pm 0.06	3.44 \pm 0.9	0.11 \pm 0.05
min (s)	0.13	0.03	0.03	0.07
max (s)	11.2	0.2	8.9	0.23
(c)				
$p(\text{state})$	0.78	10^{-3}	0.22	$3 \cdot 10^{-3}$
mean \pm SD (s)	8.9 \pm 0.7	0.06 \pm 0.04	3.93 \pm 0.03	0.12 \pm 0.02
min (s)	0.07	0.03	0.10	0.07
max (s)	58.80	0.23	21.20	0.27

state, under turbulent and non-turbulent conditions. These proportions are estimates of the theoretical probabilities under the assumption of ergodicity of the system considered. The first calm period was considered separately from the other calm periods since it was observed that for the other calm periods, the copepods have felt a stress during 25 min indicating certain memory effects, corresponding to a “post-turbulence” calm situation (see also Costello et al., 1990). This is confirmed by the comparison of Table 1b and c, particularly for the probabilities of S and B states (almost identical during pre-turbulent period, quite different during post-turbulence period). In the following, when performing statistics for the “calm” period, we will only consider the post-turbulent calm periods. During turbulent conditions, the S state is dominant (0.88). It can be observed that in both cases, the states F and G have very small probabilities. They are ecologically important nevertheless, and there are enough data to estimate reliable statistics associated for these states.

Table 1 also indicates the minimum, maximum and mean residence times of each state. Interestingly, G and F residence times are the same for turbulent and non-turbulent conditions. This indicates that the behaviour of grooming or swimming fast, is done during a short duration, which is the same at turbulent or calm conditions. Moreover, the mean residence times in B and S states are much smaller at turbulent than at calm conditions: for the S state, it goes from 1.84 to 8.9 s from turbulent to calm conditions, and for the B state from 0.85 to almost 4 s. This indicates that frequent turbulent bursts prevent the copepods from staying for long times in S or B states.

Table 2 gives the dynamical entropies H_1 to H_3 for both conditions. H_1 is small in both cases, but smaller for turbulent conditions. It increases faster under turbulent condition, indicating that there is more variability in the symbolic sequence dynamics under turbulent conditions. The entropy excesses h_1 and h_2 are rather small, indicating a small uncertainty in predicting next step in the process; it is smaller for the calm periods, coming from the longer residence times in the S and B states. These values are complemented by the estimation of the 1-step transition probability matrix $\Pi_1 =$

$(P_{ij}^{(1)})$. The values estimated for turbulent and calm periods are given below, for S, F, G and B states respectively:

$$\Pi_1^{\text{Calm}} = \begin{pmatrix} 0.996 & 8 \cdot 10^{-4} & 1.2 \cdot 10^{-3} & 2 \cdot 10^{-3} \\ 0.44 & 0.56 & 0 & 0 \\ 0.30 & 0 & 0.70 & 0 \\ 0.01 & 0 & 0 & 0.99 \end{pmatrix}$$

$$\Pi_1^{\text{Turb}} = \begin{pmatrix} 0.98 & 5 \cdot 10^{-3} & 0.01 & 5 \cdot 10^{-3} \\ 0.51 & 0.48 & 5 \cdot 10^{-3} & 5 \cdot 10^{-3} \\ 0.33 & 0 & 0.67 & 0 \\ 0.04 & 10^{-3} & 0 & 0.96 \end{pmatrix} \quad (8)$$

These matrices must be read horizontally. For example, at the calm condition, when being at time t in F state, there is a probability of 0.56 to stay at time $t+1$ in F state, and a probability of 0.44 to go to S state. Thus, the sum of all lines is 1, whereas the sum of columns can be different from 1 and has no simple interpretation. It is clear from these values that some elements of the 1-step transition probability are much larger than the others. At the 1-step level, it is much more probable to stay in state S when being in this state, than to leave it; the same applies for the state B. We do not detect any clear differences in the turbulent and calm situations in these matrices, which have the same structure. However, these 1-step transition matrices are enough to characterize the sequence dynamics only in the Markovian case. They can be used to determine if the underlying dynamics of the symbolic sequence is close to a Markov process. For this, we estimate the q -step transition probability $\Pi_q = (P_{ij}^{(q)})$. We quantify the Markov property (Eq. (5)) by estimating the following indicator function:

$$f(q) = \frac{||\Pi_q - (\Pi_1)^q||}{||\Pi_q||} \quad (9)$$

where $||A||^2 = A:A = \text{Trace}\{A^t A\}$ is the norm which is chosen for matrices. The function $f(q)$ has no dimension; it quantifies the normalized distance between Π_q and Π_1^q . When close to 0, it indicates that the relative distance is small, whereas value close or larger than 1, indicate a large distance. This indicator is estimated for both the turbulent and calm periods. The result is shown in Fig. 2. We see that in each case the distance grows fast, and is very significant for $q=3$, clearly reflecting the non-Markovian nature of the dynamics, at both calm and turbulent conditions. There does not seem in this respect to be important differences between turbulent and calm condition.

4.2. A simple model for the symbolic dynamics based on exit times and transition probabilities

We now discuss a simple model for symbolic dynamics data generated in this study. We first consider the exit times (or residence times) probability density functions (pdf) in

Table 2

Values of dynamical entropies H_1 , H_2 and H_3 , and conditional entropies h_1 and h_2 , estimated for all calm and all turbulent periods.

	H_1	H_2	H_3	h_1	h_2
Calm periods	0.40	0.42	0.44	0.025	0.024
Turbulent periods	0.33	0.42	0.52	0.097	0.093

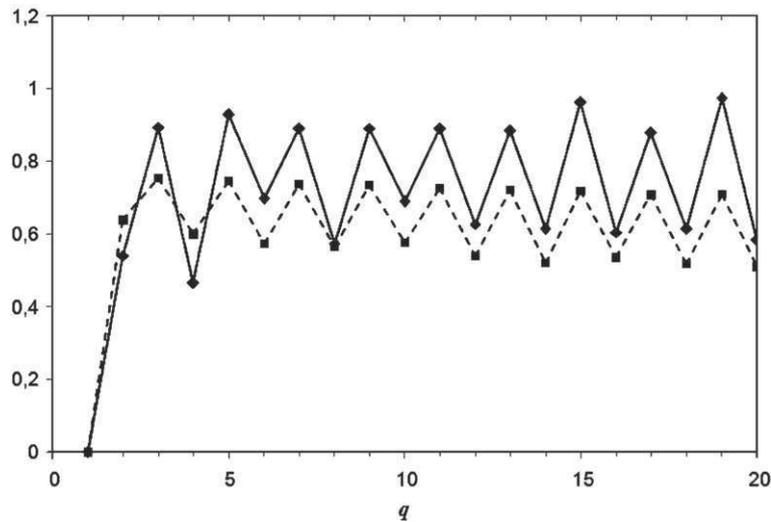


Fig. 2. Evolution of $f(q)$, the normalized distance between Π_q and Π_q^t in function of the step level q , values under calm (—) and turbulent condition (---).

each state. This is shown in a log-log plot for turbulent and calm periods in Fig. 3a–b, for respectively the B and S states (The pdfs for the G and F states are noisier due to smaller number of data values). Fig. 3a shows a very clear influence of turbulence on the pdf in B state: the mode is found for much smaller time values in the turbulent case; moreover, under influence of turbulence, the pdf is much broader, with a heavy tail for large values, whereas for calm periods, the pdf is quite narrow. Fig. 3b represents the pdf in S state: there is also a very clear difference between calm and turbulent conditions: the pdf have a clearly different shape; in the Turbulent case, a power-law behaviour can be fitted on almost the whole accessible range, of the form:

$$p_S(t) = At^{-\mu} \quad (10)$$

with A being a constant and the exponent estimated as $\mu = 1.73 \pm 0.05$. Such power-law residence time has been found for other types of animal behaviour experiments (Cole, 1995; Viswanathan et al., 1996; Kafetzopoulos et al., 1997; Harnos et al., 2000; Faure et al., 2003; Bartumeus et al., 2003) and was previously reported for the copepod *Cosmocalanus darwini* using a 2-states modelling (Schmitt et al., 2006). It seems probable that such behaviour is universal in animal behaviour.

Then the model assumes here that the only other relevant parameter are the probability transitions Q_{ij} ($i \neq j$) expressing the probability to go to state A_j when leaving the state A_i (Eq. (7)). The resulting model describes the dynamics with the knowledge of exit times probability densities for all states, and the non-diagonal matrix Q_{ij} (not to be confused with the 1-step transition matrices given in Eq. (8)): see Fig. 4 providing the values of the different transition probabilities at turbulent and calm periods. Copepod behavior is characterized by the importance of slow swimming activity (Fig. 4b). Most of the time, copepods come back systematically to slow swimming, whatever the initial state: grooming (100%), fast swimming (100%), and break (98%). Moreover, although the copepod goes preferentially from slow swimming to break (69%), when the initial state is slow swimming, it can change to all others

states also (grooming (29%) fast swimming (2%)). However, our observations during the successive calm periods reveal the variability of the value of the transition probability from slow swimming to grooming and the transition probability from slow swimming to break (Table 3). During the successive calm periods, the transition probability from slow swimming to grooming increases while the transition probability from slow swimming to break decreases. During turbulent conditions, fast swimming becomes more important (Fig. 4a). In fact, various transitions to fast swimming increase: the transition probability from slow swimming and break to fast swimming increases significantly (respectively 24% and 5%). The transition probability from slow swimming to grooming rises (56%) also, with the diminution of the transition probability from slow swimming to break (20%). The diagram (Fig. 4a) reveals the appearance of the transition between fast swimming and grooming, but it does not appear significant.

We must highlight here some limits to this modeling: our main hypothesis here was to assume that successive residence times are independent. We test this here with two types of analysis. First, we consider two states denoted I and J . We consider a sequence of states with I states followed by J states, and write here T_I the time spent in I state and T_J the time spent in J state after leaving I state. We test the independence hypothesis with the following indicator:

$$\beta_{IJ} = \frac{\overline{T_I T_J}}{\overline{T_I} \overline{T_J}} \quad (10)$$

The indicators β_{IJ} must be close to 1 in case of independence of successive times. This was estimated for states for which there were more than 100 realizations to perform the statistics. Six indicators could be estimated for the turbulent situation, and for the calm situation (Table 4). The indicator is close to 1 only for indicators β_{SG} and β_{GS} in the turbulent situation. In all other cases, the indicator is significantly far from 1, indicating dependence between successive residence times. This dependence is however limited since the indicator is always between 0.70 to 1.34, and hence of order 1.

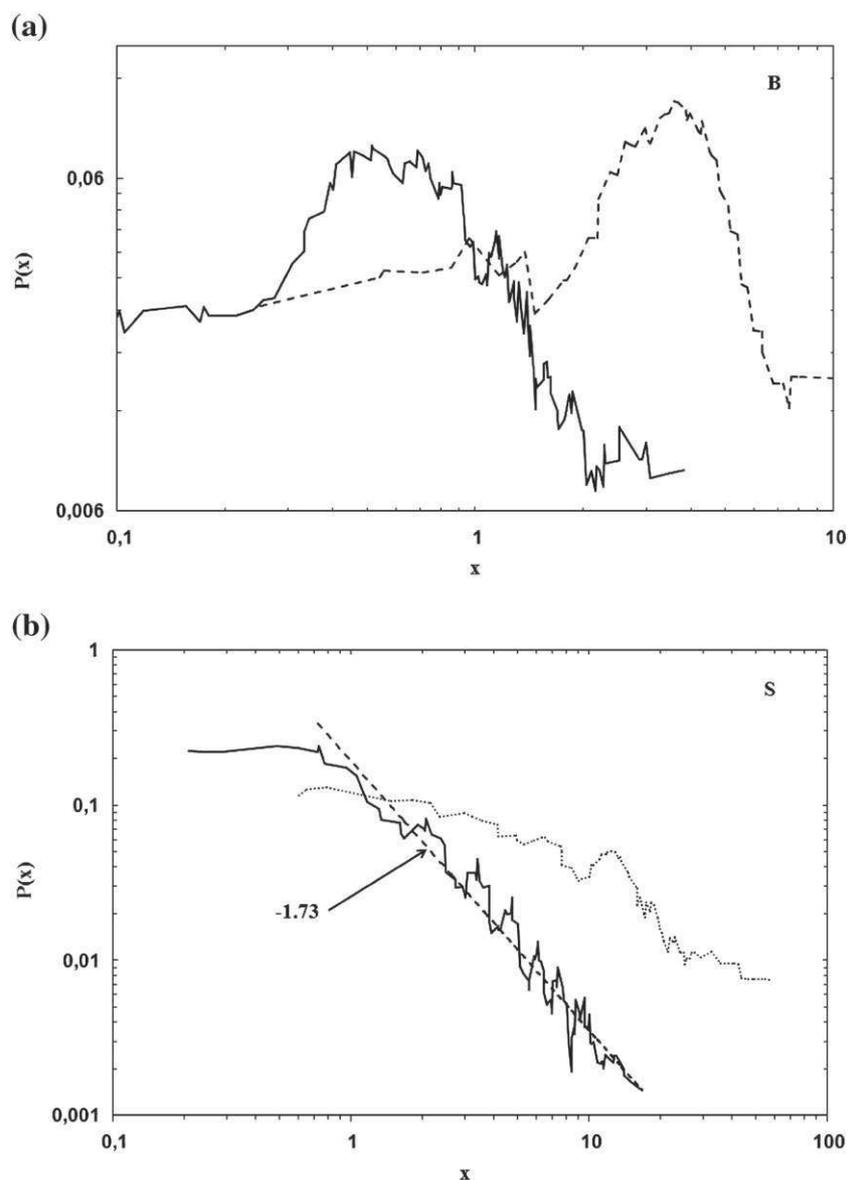


Fig. 3. Pdf of residence time (log/log) in B (a) and S (b) the second, the third, and the fourth calm periods (.....) and during the turbulent condition (-) and with it exponential fit (- -).

We also consider the transition probabilities Q_{ij} estimated for two different situations: long residence times in S state, and short residence times in S state (“Long” means a residence time between the mean value and the maximum, and “Short” between the minimum and the mean value). In case of independence of successive residence times, the estimation of Q_{ij} should not be significantly modified according to the “Short” and “Long” separation. Some transition probabilities are not modified, whereas some are changing when considering short or long times (Table 5). More especially, regardless of the environment, when the copepod spends long time in S state, the transition probability to F state decreases and the transition probability to B state increases. On the other hand, the transition probability from S to G state increases in turbulent situation and decreases in

calm situation. These results emphasize the limits of the independence hypothesis, indicating that a fully realistic model should involve more complex transition rules. However, the approach of the present study must be taken only as an approximation and a first step towards a complexification of the symbolic dynamics modelling.

5. Discussion and conclusion

Let us first discuss our results compared to previously published studies using the same database. Hwang and Strickler (1994) have considered the threshold for mechanoreception triggering an escape response, and also considered the changing effect of escape responses after several periodic turbulent events. They have reported the minimum particle

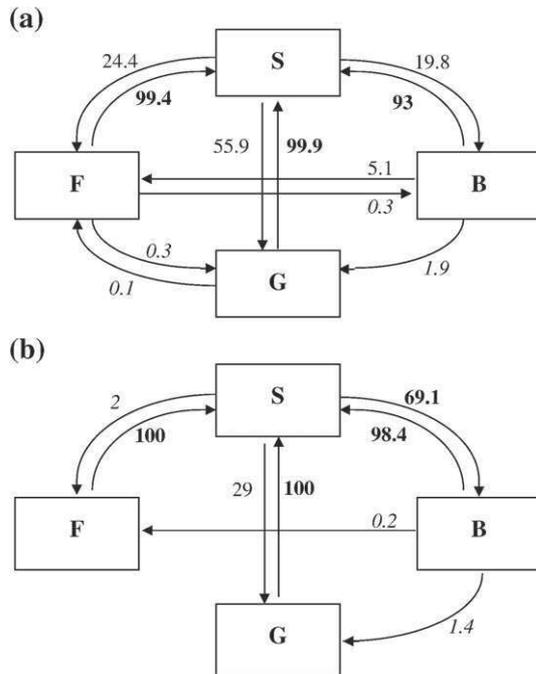


Fig. 4. Means of transition probabilities (%) between each four states fast swimming (F), slow swimming (S), break (B) and grooming (G) under the four turbulent conditions (a) and the four calm conditions (b).

speed inducing an escape response (0.84 mm s^{-1}). Hwang et al. (1994) have studied the evolution of the number of escapes in each turbulence sequence. Hwang (1991) has described in details the tethering technique and has discussed the evolution of the percentage of S, B, F, G events in each turbulent sequence.

We may also compare our results to other studies such as Costello et al. (1990), who considered behaviour response of the same copepod species to turbulence. This paper also considered a four states modeling (S, B, F, G) and displayed transition probabilities between states and the influence of turbulence on the latter. They also considered the total probability in each state; but they did not show residence times pdf, nor did they test the Markovian modeling on symbolic dynamics hypotheses.

Our approach using the methodology presented above is thus seems as a continuation of previous analyses, providing more detailed and complex analyses, inside a more solid theoretical framework.

5.1. Methodology and model

We have proposed in this paper a general methodology to characterize animal behaviour when behavioural activity is

Table 3

Transition probabilities Q_{SB} and Q_{SG} from state S to respectively state B and state G, estimated successively for all calm periods.

	Q_{SB}	Q_{SG}
calm 1	0.85	0.14
calm 2	0.84	0.16
calm 3	0.55	0.42
calm 4	0.53	0.44

Table 4

The indicator β_{ij} estimated for different states, testing the independence of successive residence times: it must be close to 1 in case of independence of successive times.

	β_{SB}	β_{BS}	β_{SG}	β_{GS}	β_{SF}	β_{FS}
Calm	1.30	1.25	0.83	0.80	–	–
Turbulent	1.15	1.34	1.05	1.03	0.75	0.70

estimated using a sequence of symbols associated to states of activities. We have introduced several statistical and dynamical quantities borrowed from the fields of chaos studies, statistical physics and information theory, such as dynamic entropies, transition probabilities, residence times... In this framework, we have analyzed copepod behaviour data previously reported by one of our co-authors, and characterized using a four letters alphabet associated to four different behaviour states. This data base has been recorded in two different conditions, calm and turbulent, and we used here our methodology as a tool to compare and interpret the two situations.

We have thus shown that in both situations, a Markovian modeling was not adequate for time steps longer than four frames, as indicated in Fig. 2. We have proposed to model the dynamics using a symbolic dynamics model possessing four states, residence times pdf in each state and transition probabilities to choose the next state after leaving the previous one. The possible limits of such modeling have been tested here. The main hypothesis is the independence of successive residence times. Considering, the correlation between successive times, we have found that indeed our modeling is an idealization, since there was a detectable dependence between successive residence times. This was confirmed by the study of the transition probabilities for long and short residence times in S state, since some slight dependence was visible.

With these limits in mind, the four states symbolic dynamics which is proposed here can be used as a methodological tool to assess the influence of turbulence on copepods behaviour.

5.2. Characterization of *Centropages hamatus* behaviour

The *Centropages hamatus* behaviour is characterized by the great importance of the slow swimming state, whatever the environment. Copepods go back generally to slow swimming activity after or before another activity. This state is known to be the foraging behaviour, it means that the copepods explore their environment during the latter and can

Table 5

Comparison of the transition probabilities Q_{ij} from state S_i to state A_j ; two values are given in each entry: above is the transition probabilities estimated for long residence times in state S_i (long time) and below those estimated for small values of the residence times (short time).

(a)		Q_{ij}	F	B	G
S	Turb	Long time	0.16	0.22	0.62
		Short time	0.28	0.19	0.53
	Calm	Long time	10^{-3}	0.79	0.21
		Short time	0.03	0.63	0.34

This is done for turbulent conditions (turb) and for calm conditions (calm).

detect a potential prey. This activity permits to increase prey encounter probability and creates feeding currents. Thus slow swimming can be defined as the key state, playing an important role in the fitness of this organism. The break state is also a significant period in the copepod behaviour. Its relative importance could be explained by two arguments: first, during break state, copepod is in stationary suspension and it permits to capture non-motile preys (algae), or to sink and investigate deeper water. Secondly, behaviour is also ruled by the necessity of mating, foraging and by the energy cost. A large break state proportion can considerably decrease the latter. So, the utilization of gravity may be a good strategy to increase foraging efficiency, using less energetic reserve. Lastly, fast swimming and grooming are costly behaviour so these states are less observed, despite their ecological importance. Moreover, a longer residence time in slow swimming (with an inefficiency foraging behaviour) increases the consumption in term of energy, although the latter is a low cost activity. So, when copepod spends a large time in slow swimming, the transitions to a more expensive state, such as fast swimming and grooming, decrease and the changes to break moments rise in frequency.

5.3. Effect of turbulent and non turbulent environments

It was not possible to reproduce in laboratory real turbulence conditions observed in-situ and see the precise effect of turbulence variations in intensity or in duration. But in order to approach realistic situations where the intensity of turbulence can be variable in time at a given location, our experiment has focused on the consequences of alternation of hydro dynamically stable but very different environments. This way we could observe the reaction of *Centropages hamatus* facing a brutal variation of the turbulence and thereby consider the effect of turbulence transition on copepods behavioural states. The introduction of turbulence increased the complexity of copepod behaviour since the entropy increased with turbulent stress. Entropies increase faster under turbulent conditions, indicating more variability, confirmed by the values of h_1 and h_2 showing less predictability under turbulent conditions. We observe that turbulence provokes an important intensification of all other activities whereas breaks probability decreases: from calm to turbulent conditions we find that $p(B)$ decreases from 0.22 to 0.08 while $p(S)$ increases from 0.78 to 0.88. This indicates that in calm situation, copepods prefer the B state. Furthermore, the mean residence time in B state decreases from about 4 s in calm situation to less than 1 s in turbulent situation. On the contrary, F and G states duration are not affected by turbulence.

Escape behaviour is a strategy to avoid predation, a phenomenon often observed in plankton species such as copepods (Browman et al., 1989; Viitasalo et al., 1998, 2001; Trager et al., 2004...). Approaching and capturing movements of predators (such as fish suction (Coughlin and Strickler, 1990; Buskey, 1994)) create a water motion. The latter is a signal for the copepods that provokes the escape behaviour. Hwang and Strickler (1994) established that the minimum water disturbance which triggered escape is 0.84 mm s^{-1} . During this experiment, turbulent conditions create current velocities greatly above this threshold. The copepods might perceive the turbulence stress as a predator attack which would explain

that the duration in B and S states are generally shorter. At the same time, during turbulent conditions, grooming activity increases too. Leaving S state, in calm situation copepods go to G state less often (29%) than in turbulent situation (56%). This may be explained by increasing damage to receptors under turbulent situation. Indeed, under a variable and stressful environment, the copepods need to keep a great sensitivity guided by the necessity of maximize feeding opportunities and minimizing predation. This sensitivity is maintained by the regular cleaning of the mechanoreceptors and chemoreceptors placed on the first antennae (Yen et al., 1992). Additionally, the transition to grooming is broader when the initial state is long. This result confirms that grooming is a crucial activity, in order to maintain a great sensitivity, even more in a stressful environment. We also obtained very interesting and new results concerning residence times pdf especially for S and B states. These showed markedly different shapes between turbulent and calm situations: for B state, a shift is visible on mode values of the pdf. For S state, a very different shape was noticed, with a power-law pdf for the S state in turbulent conditions.

These results cannot directly be generalized to the real world turbulence situation, but they provide a methodological or theoretical ground for future studies involving more complex turbulent situations, either in the laboratory or in situ.

Finally, we may conclude here that the general methodology which was proposed in this paper uses an interesting framework in the field of symbolic dynamics, and produces some results that can be interpreted on ecological grounds. We have used this approach to consider the influence of turbulence on copepod behaviour; this could also be generalized as a methodology to consider the influence of external factors on animal behaviour. It may hence provide some hints to improve the validity of ecosystem models, e.g. by the introduction of general laws expressing the coupling between turbulence predicted by dynamical models, and zooplankton dynamics and behaviour.

Acknowledgements

We thank Dr. J.R. Strickler for providing optical facilities. We acknowledge Dr. J. Costello in helping the filming and helpful supervisions of the experiments. Drs. T.R. Rao and H. U. Dahms provided very constructive suggestions in writing manuscript which are much appreciated.

References

- Abraham, E.R., 1998. The generation of plankton patchiness by turbulent stirring. *Nature* 391, 577–580.
- Bartumeus, F., Peters, F., Pueyo, S., Marrase, C., Catalan, J., 2003. Helical Lévy walks: adjusting searching statistics to resource availability in micro-zooplankton. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 22, 12771–12775.
- Browman, H.I., Kruse, S., O'Brien, W.J., 1989. Foraging behavior of the predaceous cladoceran, *Leptodora kindtii*, and escape responses of their prey. *Journal of Plankton Research* 11, 1075–1088.
- Buskey, E.J., 1994. Factors affecting feeding selectivity of visual predators on the copepod *Acartia tonsa*: locomotion, visibility and escape responses. *Hydrobiologia* 292/293, 447–453.
- Buskey, E.J., Mann, C.G., Swift, E., 1987. Photophobic responses of calanoid copepods: possible adaptive value. *Journal of Plankton Research* 9, 857–870.
- Cole, B.J., 1995. Fractal time in animal behaviour: the movement activity of *Drosophila*. *Animal* 50, 1317–1324.

- Costello, J.H., Strickler, J.R., Marrase, C., Trager, G., Zeller, R., Freise, A.J., 1990. Grazing in a turbulent environment: behavioral response of a calanoid copepod, *Centropages hamatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87, 1648–1652.
- Coughlin, D.J., Strickler, J.R., 1990. Zooplankton capture by a coral reef fish: an adaptive response to evasive prey. *Environmental Biology of Fishes* 29, 35–42.
- Cowles, T.S., Strickler, J.R., 1983. Characterization of feeding activity patterns in the planktonic copepod *Centropages typicus* Kroyer under various food conditions. *Limnology and Oceanography* 28, 106–115.
- Dodson, S.I., Tollrian, R., Lampert, W., 1997. Daphnia swimming behavior during vertical migration. *Journal of Plankton Research* 19, 969–978.
- Ebeling, W., 1997. Prediction and entropy of nonlinear dynamical systems and symbolic sequences with LRO. *Physica D* 109, 42–52.
- Ebeling, W., Nocolis, G., 1991. Entropy of symbolic sequences: the role of correlations. *Europhysics Letters* 14, 191–196.
- Eckmann, J.P., Ruelle, D., 1985. Ergodic theory of chaos and strange attractors. *Reviews of Modern Physics* 57, 617–656.
- Evans, G.T., 1989. The encounter speed of moving predator and prey. *Journal of Plankton Research* 11, 415–417.
- Faure, P., Neumeister, H., Faber, D.S., Korn, H., 2003. Symbolic analysis of swimming trajectories reveals scale invariance and provides a model for fish locomotion. *Fractals* 11, 233–243.
- Gerritsen, J., Strickler, J.R., 1977. Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34, 73–82.
- Harnos, A., Horváth, G., Lawrence, A.B., Vattay, G., 2000. Scaling and intermittency in animal behaviour. *Physica A* 286, 312–320.
- Humes, A.G., 1994. How many copepods? *Hydrobiologia* 292/293, 1–7.
- Hwang, J.S., 1991. Behavioral responses and their role in prey/predator interactions of a calanoid copepod, *Centropages hamatus*, under variable hydrodynamic condition. Ph. D. Thesis, Boston University, 162 pp.
- Hwang, J.S., Strickler, J.R., 1994. Effects of periodic turbulent events upon escape responses of calanoid copepod, *Centropages hamatus*. *Bulletin of the Plankton Society of Japan* 41, 117–130.
- Hwang, J.S., Strickler, J.R., 2001. Can copepods differentiate prey from predator hydromechanically? *Zoological Studies* 40 (1), 1–6.
- Hwang, J.S., Costello, J.H., Strickler, J.R., 1994. Copepod grazing in turbulent flow: elevated foraging behavior and habituation of escape responses. *Journal of Plankton Research* 16, 421–431.
- Hwang, J.S., Ho, J.S., Shih, C.T., 2004. Contemporary studies of Copepoda. *Zoological Studies* 43 (2), 165–512.
- Kafetzopoulos, E., Gouskos, S., Evangelou, S.N., 1997. 1/f Noise and multifractal fluctuations in rat behavior. *Nonlinear Analysis* 30 (4), 2007–2013.
- Mackenzie, B.R., Leggett, W.C., 1991. Quantifying the contribution of small-scale turbulence to the encounter rates between larval fish and their zooplankton prey: effects of wind and tide. *Marine Ecology Progress Series* 73, 149–160.
- McAllen, R., Taylor, A., 2001. The effect of salinity change on the oxygen consumption and swimming activity of the high-shore rockpool copepod *Tigriopus brevicornis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 263, 227–240.
- Nicolis, G., 1995. *Introduction to Nonlinear Science*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, p. 270.
- Nicolis, C., Ebeling, W., Baraldi, C., 1997. Markov processes, dynamic entropies and the statistical prediction of mesoscale weather regimes. *Tellus A* 49 (1), 108–118.
- Schmitt, F.G., Seuront, L., 2001. Multifractal random walk in copepod behavior. *Physica A* 301, 375–396.
- Schmitt, F.G., Vannitsem, S., Barbosa, A., 1998. Modeling of rainfall time series using two-state renewal processes and multifractals. *Journal of Geophysical Research* 103, 23181–23193.
- Schmitt, F.G., Seuront, L., Hwang, J.S., Souissi, S., Tseng, L.C., 2006. Scaling of swimming sequences in copepod behavior: data analysis and simulation. *Physica A* 364, 287–296.
- Shannon, C.E., 1951. Prediction and entropy of printed english. *Bell System Technical Journal* 27, 50–64.
- Trager, G., Achituv, Y., Genin, A., 2004. Effects of prey escape ability, flow speed, and predator feeding mode on zooplankton capture by barnacles. *Marine Biology* 120 (2), 251–259.
- Vandromme, P., Schmitt, F., Souissi, S., Buskey, E.J., Strickler, J.R., Wu, C.H., Hwang, J.S., submitted for publication. Helical walk in plankton swimming behavior: a symbolic analysis. *Physica A*.
- Viitasalo, M., Kiorboe, T., Flinkman, J., Pedersen, L.W., Visser, A.W., 1998. Predation vulnerability of planktonic copepods: consequences of predator foraging strategies and prey sensory abilities. *Marine Ecology Progress Series* 175, 129–142.
- Viitasalo, M., Flinkman, J., Viherluoto, M., 2001. Zooplanktivory in the Baltic Sea: a comparison of prey selectivity by *Clupea harengus* and *Mysis mixta*, with reference to prey escape reactions. *Marine Ecology Progress Series* 216, 191–200.
- Viswanathan, G.M., Afanasyev, V., Buldyrev, S.V., Murphy, E.J., Prince, P.A., Stanley, H.E., 1996. Lévy flight search patterns of wandering albatrosses. *Nature* 381, 413–415.
- Yamakazi, H., Osborn, T.R., Squires, K.D., 1991. Direct numerical simulation of planktonic contact in turbulent flow. *Journal of Plankton Research* 13, 629–643.
- Yen, J., Strickler, J.R., 1996. Advertisement and concealment in the plankton: what makes a copepod hydrodynamically conspicuous? *Invertebrate Biology* 115 (3), 191–205.
- Yen, J., Lenz, P.H., Gassie, D.V., Hartline, D.K., 1992. Mechanoreception in marine copepods: electrophysiological studies on the first antennae. *Journal of Plankton Research* 14 (4), 495–512.

Annexe 2 :

Moison M, Schmitt FG, Souissi S, (soumis)

*Differences between females and males in the feeding activity of
Temora longicornis.*

Journal of plankton research

Differences between females and males in the feeding activity of *Temora longicornis*

Maud Moison^{1,2,3}, François G. Schmitt*^{1,2,3}, Sami Souissi^{1,2,3}

¹ Univ Lille Nord de France, F-59000 Lille, France

² USTL, LOG, F-62930 Wimereux, France

³ CNRS, UMR 8187 F-62930 Wimereux, France

*Corresponding author: Tel.: +33 321 992935; Fax: +33 321 992901. Email address:
francois.schmitt@univ-lille1.fr.

Keywords: Copepods, Feeding, Swimming, Symbolic dynamics

Abstract

We have studied in the laboratory the behavioural responses of females and males *Temora longicornis* and their encounter probability with algae *Rhodomonas*. Both sexes of this calanoid copepod adapted their motion velocity and style of swimming in reaction to the presence of preys. Their mean velocity increased in presence of the algae, and the probability of large values of their velocity increased. Moreover, the swimming activity became more important, reflecting possibly an adaptation in order to increase encounter with preys. Females were the more sensitive to the presence of food: the mean velocities showed a 40% increase for males, from control to food conditions, whereas for females the increase was 240%. This result is confirmed by using several indicators: probability density functions, power spectral analysis, moment functions, symbolic dynamics. This may indicate that females *Temora longicornis* like more food than males.

Introduction

Copepods are a key element in marine ecosystems, constituting a large portion of zooplankton (Fernández de Puellas et al., 2007; Schnack-Schiel et al., 2008; Head et al., 2002; Ashjian et al., 2005; Hunt and Hosie, 2005) and an important component of the marine food web. They constitute a link between classical and microbial food webs (Wassmann et al., 2006; Ingrid et al., 1996; Dobberfuhl et al., 1997; Dubischar et al., 2002; Siokou-Frangou et al., 2002; Isla et al., 2004; Sampei et al., 2009) and substantial preys for larval fishes (Wassmann et al., 2006; Hambright and Hall, 1992; Stowasser et al., 2009). In an inhomogeneous environment, their ability to minimize the expenses of energy due to movements, and to maximize encounter probability, is crucial for their survival and reproduction. They developed a variety of reproductive strategies, feeding habits and swimming movements facing variable environmental conditions (resting eggs, high reproduction rates, vertical migration, grazing and feeding changeability (Glasser, 1984; Olsen et al., 2000; Calbet et al., 2007). The availability and distribution of food resources influence particularly their feeding behaviour (Saiz, 1994; Woodson et al., 2007). Copepods show high variability in exploration strategies: swimming activity (Saiz, 1994; van Duren and Videler, 1995), ability to detect and identify potential food, mechanosensory mechanisms (Weatherby and Lenz, 2000; Hwang and Strickler, 2001) and capacity to capture preys, suspension or ambush feeding (Tiselius and Jonsson, 1990). Feeding experiments and gut content analyses are generally used to study feeding for copepods. However, the effects of prey density on the swimming activity of copepods are poorly documented (Costello et al., 1990; van Duren and Videler, 1995).

The coastal calanoid copepod *Temora longicornis* is one of the most abundant species in the Northeast Atlantic (Quisthoudt et al., 1987). They play a vital role in the economy of coastal seas, constituting food resource for commercially important fish species (*Sprattus sprattus sprattus*, *Clupea harengus harengus*, *Sardina pilchardus*, *Merlangius merlangus*, *Scomber scombrus*...) (Turner, 1984; Kane and Prezioso, 2008). These organisms exhibit daily vertical migration, feeding in near-surface coastal waters during night, and returning to deeper water at daytime (Dam and Peterson, 1993). They generate water currents by slow swimming movements of antennae and maxillipeds, and capture food particles in laminar flow fields (van Duren and Videler, 2003). These omnivorous animals show selectivity in choice of food particle size and type, with diet including unicellular phytoplankton such as diatoms, dinoflagellates, and ciliates (Turner, 1984; Dam and Lopes, 2003; Gentsch et al.,

2009). Previous studies have shown that food concentration modifies the feeding behaviour of *T. Longicornis*: higher limb beat frequency in the presence of algae (Gill and Crisp, 1985) and greater ingestion rates (Dam and Lopes, 2003). Moreover, a preliminary work by van Duren and Videler (van Duren and Videler, 1995) provided data on swimming activity of its different developmental stages, under different food concentrations. The adults showed unlike responses in reaction to the presence of food. The velocity of males was larger at similar food conditions and increased with higher prey concentration. Females illustrated the “optimal foraging theory”: low swimming velocities at very low or high food concentrations, larger swimming velocities at intermediate concentrations.

The aim of the present study is (1) to characterize the swimming trajectories of *T.longicornis* using various statistical tools, (2) using these, to explore the difference in feeding between males and females, by considering their swimming behaviour in controlled conditions and in a food experiment.

Material and Methods

Prey culture

Prey selected for experiments are the cryptomonad flagellate *Rhodomonas marina*. Batch cultures of algae were grown on Conway medium (Walne, 1966), in 6 L flasks under a fluorescent light: dark cycle of 14L:10D with an intensity of 2500 lux.

Sampling and acclimation

This study was carried out on 10th July, 2008. The sampling site was located on the intertidal area in front of the Wimereux marine station (Laboratory of Oceanology and Geosciences) (1°31'17 E / 50°40'75 N), at the coast of the eastern English Channel. Mesozooplankton were caught by the means of small plankton net (200µm). Seawater used for acclimation and experiments was collected at the same site and filtrated with GF/F Glass microfibre filters (0.7µM). Animals were returned to the lab and placed into 20 L icebox in thermostatic room at 19°C, a temperature similar to the environmental temperature from where the animals were captured. Adult females and males *T. longicornis* (Fig. 1) were separated from the mixed assemblages in the icebox under a binocular loop. At least ten specimens were chosen for their morphological integrity, and placed in beakers containing the filtered seawater. These organisms were kept at 19°C, in dark condition, for 30 hours before the experiments.

Film process

20 minutes before the start of videotaping, copepods were placed in a vessel (15cm x 15 cm x 15 cm) containing filtered seawater. The relatively large volume of the aquarium was chosen to obtain fairly long trajectories (without copepod encounter and wall contact). Two types of manipulations were carried out: without food (control experiment) and with *Rhodomonas sp.* at concentration of 10^5 cells per L. This concentration corresponds to optimal foraging condition according to van Duren and Videler (van Duren and Videler, 1995).

Analyses were performed in a dark room during the night in order to avoid the effects of visible light on behaviour, and to respect the diurnal feeding rhythms of these phototactic animals (Head et al., 1984). Ten free-swimming males and females were separately recorded

for about 60 minutes using an infrared sensitive camera (Sony DCR HC 96, temporal resolution: 40 ms, spatial resolution: 720x576 pixels) under infrared light (880nm light emitting diode). This experiment was replicated once.

Two-dimensional trajectories were extracted manually from the video recordings, image by image, between successive video frames, using the softwares Adobe pro and Track it. Tracks are stored in an array object consisting of and x and y coordinates. Only trajectories longer than two seconds (50 data points) are kept to calculate statistically significant measurements. The numerical analysis was applied to an average number of about 230 sequences for each condition (350 000 data points) (Table I).

Data analysis

Analysis of trajectories

First, the Net-to-gross-displacement ratio (NGDR) (Buskey, 1984) was used to assess the “tortuosity” of trajectories. Let us note $X(n)$ the 2D position of the particle in the frame n , $d_i = \|X(i) - X(i-1)\|$ the distance between the position of the particle at frame $i-1$ and the fame i , and $\Delta = \|X(n) - X(1)\|$ the distance between the first and last position of the whole trajectory. For a trajectory of n successive frames, the NGDR is defined as:

$$NGDR = \frac{1}{\Delta} \sum_{i=2}^n d_i \quad (1)$$

This ratio is an indicator of the tortuosity of trajectories. It is bounded between zero and one: values close to one correspond to rectilinear motion whereas the smaller this ratio, the more the path is tortuous and complex.

We also consider the instantaneous velocity estimated for each time step. Mean and maximum values were considered for each experiment, together with their probability density function (pdf), estimated through histogram evaluation in order also to emphasize extreme events distribution.

The former approaches concern statistical analyses for which displacements are considered as a whole, time information being lost. We thus perform also some analyses considering the dynamics of the particles, for which the ordering of events is important. The first is Fourier power spectral analysis: the energy spectrum $E(f)$ associated to frequency f can be estimated as the Fourier transform of the autocorrelation function:

$$E(f) = \frac{1}{\pi} \int_0^{\infty} \cos(ft) C(t) dt \quad (2)$$

where $C(t)$ is the autocorrelation function. For a 2D trajectory, the power spectrum of the path is estimated as the half sum of the power spectrum of each coordinates: $E(f) = \frac{1}{2}(E_x(f) + E_y(f))$. The power spectrum is useful to identify possible frequency pikes associated to periodic forcing, or to estimate scaling ranges where the power spectrum can be fitted as

$$E(f) = Kf^{-\beta} \quad (3)$$

where K is a constant and β is the scaling exponent for the considered frequency range. If the particle undergoes a Brownian motion, $\beta=2$, and when Equation (3) is verified with $\beta \neq 2$, the process belongs to scaling families such as Lévy motion, or multifractal random walk (Schmitt and Seuront, 2001). Power spectra are second order statistics. In order to differentiate different scaling families, a generalization of the Fourier power spectrum analysis can be performed in the physical domain, by considering moments of order $q>0$ of position increments $\Delta X(\tau) = \|X(t + \tau) - X(t)\|$ where τ is the time increment:

$$\langle (\Delta X(\tau))^q \rangle = \langle (\Delta X(T))^q \rangle \left(\frac{\tau}{T} \right)^{S(q)} \quad (4)$$

where “ $\langle . \rangle$ ” means statistical average, T is a fixed large scale and $S(q)$ is the moment function, a positive and convex function that characterizes the statistics of the path (Schmitt and Seuront, 2001). When $S(q)$ is linear, the trajectory belongs to monofractal processes and $S(q)=q/2$ for a Brownian motion, corresponding also to normal diffusion. Whenever $S(2) \neq 1$ the diffusion is called “anomalous”. If $S(q)$ is bilinear, the diffusion belongs to the Lévy walk family, and when $S(q)$ is nonlinear, it belongs to multifractal random walks. The latter situation indicates a complexity in the trajectory, with long-range correlations associated to a memory effect in the amplitude of the distance between successive frames.

Symbolic dynamics

Symbolic dynamics is a way to study and characterize the complexity of discrete systems possessing a finite number of symbols. This approach is well adapted to the study of animal behaviour, and especially for copepod studies. Based on the velocity information, we assign

to each frame a swimming state. Three states have been chosen, with reference to instantaneous velocity:

- Break (B) for zero velocity, corresponding to no movement appendage;
- Fast swimming (F) corresponding to situations when the instantaneous displacement between two frames is larger than the body size of copepods: this corresponds to a threshold of 32 mm.s^{-1} .
- When the velocity was smaller than the threshold but positive, behaviour was considered as a “cruise”, and called slow swimming activity (S).

Within this approach, the behaviour dynamics is reduced to a succession of symbols, one symbol for each frame, of the form “BBBFSSSSFBB”: in this framework it is possible to be in a given state for several consecutive frames, and behaviour can then be characterized by the transition between each activity. For example, $p(S|F)$ is the probability of entering S state, given that the present state is F. We have considered the average value of these transition probabilities. We have also calculated the percentage of total time spent in one activity, and mean of residence time for each action, as was done elsewhere (Fig. 2) (Moison et al., 2009).

Shannon entropy analysis of differential swimming states is also used here to characterize the complexity in the dynamics. Let us define the probability of each symbol $p(A_i)$. The Shannon entropy is defined as:

$$H = -\sum p(A_i) \log p(A_i) \quad (5)$$

It is an indicator of the information content or complexity of measurement series, and has been widely used in natural sciences (Ebeling, 1997; Moison et al., 2009). The Shannon entropy can be used to express the degree of uncertainty involved in predicting the output of a probabilistic event.

Results

Characterisation of trajectories and velocity:

For both sexes, the value of NGDR is low, about 0.3, indicating a clear complexity of trajectories: the total length of trajectories is three to four times longer than the distance between beginning and ending positions (Table II). During food condition, this ratio decreases slightly, but the difference is not large. We can also consider that females have more complex trajectories than males (smaller NGDR value). This indicates that the study of NGDR in itself may detect a male-female difference but does not permit to detect any clear effect of the presence of food.

Concerning the average and the maximum swimming velocity, our results show the same type of evolution: larger values in food condition (Table II). The velocity record of the males and females indicate that the females swim slower than males in the control experiment (2.55 versus 3.18 mm/s), but during the food experiment, the pattern is different, they swim 1.5 times faster than males. For both males and females, the presence of food increases the mean swimming velocity, by 40% for males (from 3.18 to 4.43 mm/s) and by 140% for females (from 2.55 to 6.10 mm/s). For both cases, the maximum velocity is of the order of cm/s (from 2 to 5 cm/s). The result is roughly the same as for mean values: the maximum velocity increases by 50% for males from the control experiment to food experiment, and by 150% for females.

In order to consider in more details the swimming activity, the probability density of velocity time series was estimated (Fig. 3). The pdfs estimated for each situation show that for low values, the probability densities are similar, whereas large velocities arise more frequently during the food experiment. In the presence of food, females seem to be much more reactive (large values much more frequent) compared to males: for extreme events, the difference for females is much more pronounced than for males.

The power spectra of velocity are also considered. We observe that the power spectrum of the control experiment is a power-law for a given range of scales (Fig. 4) and noisy for large frequencies. The slopes are respectively about 0.22 and 0.26 for males and females. After exposure to preys, the slopes become steeper: respectively equal to 0.3 and 0.5 for males and females. Moments analysis of the trajectories, which is useful to investigate diffusion randomness (Fig. 5), shows here a typical pattern concerning *Temora longicornis* trajectories (Schmitt and Seuront, 2001), under control condition. It is clearly nonlinear in both cases. For

males, the difference between control and food conditions is not clear for the moment function, whereas for females, the difference is quite clear, the behaviour being much more intermittent, since the moment function has a more clear convexity.

Symbolic analysis

The value of entropy (H) is relatively large in both cases and sexes (Table III). It increases slightly under food condition, indicating an increase of variability in the symbolic sequence dynamics when preys are present. However, this indicator does not provide a clear difference between sexes or between experiments.

Concerning the residence times, for the control experiment, the slow swimming state is not dominant (about one third of total time), breaks dominate the behaviour pattern and fast swimming occurs quite rarely (<1%) (Table IVa). For the food experiment, a larger proportion of time is spent in slow swimming state (around 40% for both sexes), involving a diminution of break activity (near 55%). Fast swimming events also increase. Nevertheless; this increase is different for both sexes: between the control and the food experiments, the number of fast swimming events is multiplied by 2 for the males, and by 10 for the females. Moreover, the average of residence time in cruise and jump states increases significantly with the presence of food (Table IVa). This is particularly clear for fast swimming periods for female copepods (from 0.05s to 0.15s). Finally, various transitions from or to fast swimming increase in food condition: the transition probability from slow swimming and break to fast swimming increases significantly (respectively 0.15% and 0.2% for male and 3% and 1% for female) (Table IVb). The transition probability from fast swimming to slow swimming or break rises also, respectively to 0.2% and 0.2% for males and to 2.5% and 1% for females.

Discussion and conclusion

Numerical methods for zooplankton behaviour studies

The study of the swimming behaviour is important to determinate survival capacity and fitness, and to understand the adaptative strategy in front of a variable environment. In this framework, the objective of the present study of free *Temora longicornis* foraging behaviour in the presence of *Rhodomonas marina* is to characterize activity patterns at small scales. We have filmed trajectories in four cases: control experiment (males and females) and food experiment (males and females). The objective is to consider quantitatively the change in behaviour between no food and presence of food, and to detect possible differences between males and females. For this, numerical movies were analyzed in order to extract trajectories. The latter have been analysed using different analysis techniques, from the most basic ones (mean velocities, maximum velocities) to more involved approaches (NGDR, power spectra, scaling moment functions). We have also considered the symbolic analysis of swimming states, considering basically 3 states as done often in the field of copepod behaviour: break, slow swimming, fast swimming. Residence times in each states and transition probabilities have been estimated.

The statistical trajectory analyses and symbolic dynamics used in this study have been applied previously in recent works of our research laboratory. This was done first for copepods (Schmitt et al., 2006) and protist helical behaviour (Vandromme et al., in press); this was also used to characterize the influence of the salinity on copepod behaviour (Michalec et al., submitted), the influence of turbulence (Moison et al., 2009) and the study of mating behaviour (Dur et al., submitted).

Complex behaviour of Temora longicornis and foraging strategy

The swimming paths of the copepod *Temora longicornis* recorded and analyzed in this study show the complexity of its behaviour at small scales. Considering the symbolic analysis, we found that both sexes spent most of time in the break state, whatever the food condition. This is done to minimize the drag costs, thus energy proportion assigned to locomotion. Moreover, this species is able to create a feeding current strong enough to attract motionless and motile preys, even if they are in a stationary position in the water column (Jakobsen et al., 2005). Furthermore, many predators like fish use vision or fluid disturbances to detect potential preys (Hart et al., 2009). A stationary copepod may thus reduce the risk of

predation. On the other hand, time spent in slow swimming is important and essential for survival. This period of “cruise” permits to explore their environment and increase the contact rate. Intermittency in copepod behaviour dynamics is perhaps a result of these two opposite constraints. This is clear for both sex activities, showing high variability: high values of entropy and many extremes in the velocities probability density functions. The study of extremes in the pdfs, power spectral analyses and the long residence times found in slow and fast swimming states indicate that these copepods follow stochastic motions of the form of correlated random walks.

Could these complex motions correspond to an optimal foraging strategy? Theoretically, one might expect that when food is limiting, copepods would extend the feeding period to take maximum advantage of the low food available (Huntley and Brooks, 1982). All the methods that have been used in this study are in agreement and show a clear increase of activity in the presence of food. For example, the mean and maximum values of swimming velocities increase in the presence of food, which is in agreement with a previous work (van Duren and Videler, 1995). Extreme velocities are also much more frequent in the presence of food, power spectra show more structuration in the paths (steeper power spectra), moment analysis showed more intermittency (increasing convexity) and symbolic dynamics showed that the probability of the fast swimming state strongly increased in the presence of food. Let us note that such foraging strategy is expensive in energy, but the larger encounter rate with food is likely to provide a positive balance between food ingestion and energy spent for motion.

Females like more food than males

We have found a very clear difference between females and males responses to food. Comparing the control experiment and the food experiment, both analyses techniques showed consistent results: a very clear increase of female activities compared to males. Considering NGDR, we found that the value is smaller for females (ratio of $\frac{1}{4}$) compared to males (ratio of $\frac{1}{3}$). The mean velocities showed a 40% increase for males, from control to food conditions, whereas for females the increase was 240%. For the maximum velocity, the increase was respectively of 50 and 250%. In the control experiment, females swam slower than males, whereas in the food experiment, they swam faster. The pdf analysis showed also that in the presence of food, females are much more reactive than males, especially for extremes values

of velocities. The power spectrum analysis showed a clear change of slope for females, and the moment functions indicated more complexity, more intermittency in female paths. Finally, symbolic dynamics showed that entropy analysis was not useful to discriminate the situations, whereas residence times in different states (B, S, F) showed that in the presence of food the fast swimming mean residence times were multiplied by 2 for males and by 10 for females. These different results are very consistent to indicate that females react more to food than males: females *Temora longicornis* seem to like more food than males.

Our results are not in agreement with those of van Duren et Videler (van Duren and Videler, 1995) who found that at high food concentration, the male swimming velocity of *Temora longicornis* is larger than the females'. The difference found in this study compared to our results could be due to a different population considered; it could also be due to the sampling, which was performed in a different moment of the year. Previous studies on different species of copepods indicated that males do not feed as much as females (Bautista et al., 1988; Breteler et al., 1990). Swimming activity of males was also found to be dissimilar, showing a more restricted migrating capacity (Bollens and Frost, 1989). In our present study, *Temora longicornis* seems to follow this general pattern exhibited by other copepods, with males foraging activity lower than those of females. Gerritsen (Gerritsen, 1980) has assumed a different foraging strategy between males and females: males seek to mate, whereas females maximize their energy intake in order to maintain reproduction and producing eggs. Our results are in agreement with this hypothesis, and provide quantitative results that can be compared to other species, in order to determine possible differences in male-female behaviour for different copepod species.

References

- Ashjian, C.J., Davis, C.S., Gallager, S.M. and Alatalo, P. (2005) Characterization of the zooplankton community, size composition, and distribution in relation to hydrography in the Japan/East Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **52**, 1363--1392.
- Bautista, B., Rodriguez, V. and Jimenez, F. (1988) Short-term feeding rates of A carrier grani in natural conditions: diurnal variation. *J. Plankton Res.*, **10**, 907--920.
- Bollens, S.M. and Frost, B.W. (1989) Predator-induced diet vertical migration in a planktonic copepod. *J. Plankton Res.*, **11**, 1047--1065.
- Breteler, W.C.M.K., Schogt, N. and Gonzalez, S.R. (1990) On the role of food quality in grazing and development of life stages, and genetic change of body size during cultivation of pelagic copepods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **135**, 177--189.
- Buskey, E.J. (1984) Swimming pattern as an indicator of the roles of copepod sensory systems in the recognition of food. *Marine Biology*, **79**, 165--175.
- Calbet, A., Carlotti, F. and Gaudy, R. (2007) The feeding ecology of the copepod *Centropages typicus* (Kroyer). *Progress In Oceanography*, **72**, 137--150.
- Costello, J. H., Strickler, J. R., Marrase, C., Trager, G., Zeller, R., Freise, A. J. (1990) Grazing in a turbulent environment: behavioral response of a calanoid copepod, *Centropages hamatus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **87**, 1648--1652.
- Dam, H.G. and Lopes, R.M. (2003) Omnivory in the calanoid copepod *Temora longicornis*: feeding, egg production and egg hatching rates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **292**, 119--137.
- Dam, H.G. and Peterson, T.W. (1993) Seasonal contrasts in the diel vertical distribution, feeding behavior, and grazing impact of the copepod *Temora longicornis* in Long Island Sound. *Journal of Marine Research*, **51**, 561--594.
- Dobberfuhl, D.R., Miller, R. and Elser, J.J. (1997) Effects of a cyclopoid copepod (*Diacyclops thomasi*) on phytoplankton and the microbial food web. *Aquatic Microbial Ecology*, **12**, 29--37.

- Dubischar, C.D., Lopes, R.M. and Bathmann, U.V. (2002) High summer abundances of small pelagic copepods at the Antarctic Polar Front-implications for ecosystem dynamics. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **49**, 3871--3887.
- Dur G., Souissi S., Schmitt F. G., Cheng S. H. and Hwang J. S (submitted) Mating, mate choice and its sensitivity to sex ratio among *Pseudodiaptomus annandalei* (Copepoda, Calanoida). *Marine Ecology Progress Series*.
- Ebeling, W. (1997) Prediction and entropy of nonlinear dynamical systems and symbolic sequences with LRO. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, **109**, 42--52.
- Fernández de Puellas, M.L., Alemany, F. and Jansá, J. (2007) Zooplankton time-series in the Balearic Sea (Western Mediterranean): Variability during the decade 1994-2003. *Progress In Oceanography*, **74**, 329--354.
- Gentsch, E., Kreibich, T., Hagen, W. and Niehoff, B. (2009) Dietary shifts in the copepod *Temora longicornis* during spring: evidence from stable isotope signatures, fatty acid biomarkers and feeding experiments. *J. Plankton Res.*, **31**, 45--60.
- Gerritsen, J. (1980) Sex and Parthenogenesis in Sparse Populations. *The American Naturalist*, **115**, 718--742.
- Gill, C.W. and Crisp, D.J. (1985) The effect of size and temperature on the frequency of limb beat of *Temora longicornis* Müller (Crustacea: Copepoda). *Journal of Marine Biology and Ecology*, **86**, 185--196.
- Glasser, J.W. (1984) Analysis of zooplankton feeding experiments: some methodological considerations. *J. Plankton Res.*, **6**, 553--569.
- Hambright, K. and Hall, R. (1992) Differential zooplankton feeding behaviors, selectivities, and community impacts of two planktivorous fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **35**, 401--411.
- Hart, P.J.B., John, H.S., Karl, K.T. and Steve, A.T. (2009) Fish Feeding and Foraging. *Encyclopedia of Ocean Sciences*. Academic Press, Oxford, pp. 3737--3743.
- Head, E.J.H., Wang, R. and Conover, R.J. (1984) Comparison of diurnal feeding rhythms in *Temora longicornis* and *Centropages hamatus* with digestive enzyme activity. *J. Plankton Res.*, **6**, 543--551.
- Head, R.N., Medina, G., Huskin, I., Anadon, R. and Harris, R.P. (2002) Phytoplankton and

- mesozooplankton distribution and composition during transects of the Azores Subtropical Front. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **49**, 4023--4034.
- Hunt, B.P.V. and Hosie, G.W. (2005) Zonal structure of zooplankton communities in the Southern Ocean South of Australia: results from a 2150 km continuous plankton recorder transect. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **52**, 1241--1271.
- Huntley, M. and Brooks, E.R. (1982) Effects of age and food availability on diel vertical migration of *Calanus pacificus*. *Marine Biology*, **71**, 23--31.
- Hwang, J.S. and Strickler, J.R. (2001) Can Copepods Differentiate Prey from Predator Hydromechanically? *Zoological Studies*, **40**, 1--6.
- Ingrid, G., Andersen, T. and Vadstein, O. (1996) Pelagic food webs and eutrophication of coastal waters: Impact of grazers on algal communities. *Marine Pollution Bulletin*, **33**, 22--35.
- Isla, J.A., Ceballos, S. and Anadón, R. (2004) Mesozooplankton metabolism and feeding in the NW Iberian upwelling. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **61**, 151--160.
- Jakobsen HH, Halvorsen E, Hansen BW, Visser AW (2005) Effects of prey motility and concentration on feeding in *Acartia tonsa* and *Temora longicornis*: the importance of feeding modes. *J Plankton Res*, **27**, 775--785
- Kane, J. and Prezioso, J. (2008) Distribution and multi-annual abundance trends of the copepod *Temora longicornis* in the US Northeast Shelf Ecosystem. *J. Plankton Res.*, **30**, 619--632.
- Michalec, F G, Souissi, S, Dur, G, Mahjoub, M S, Schmitt, F G, Hwang, J S (submitted) Differences in behavioral responses of *Eurytemora affinis* (Copepoda, 1 Calanoida) adults to salinity variations. *Journal of Plankton Research*.
- Moison, M., Schmitt, F.G., Souissi, S., Seuront, L. and Hwang, J.S. (2009) Symbolic dynamics and entropies of copepod behaviour under non-turbulent and turbulent conditions. *Journal of Marine Systems*, **77**, 388--396.
- Olsen, E.M., Jorstad, T. and Kaartvedt, S. (2000) The feeding strategies of two large marine copepods. *J. Plankton Res.*, **22**, 1513--1528.

- Quisthoudt, C., Bentley, D. and Brylinski, J.M. (1987) Discontinuite hydrobiologique dans le detroit du Pas-de-Calais. *J. Plankton Res.*, **9**, 995--1002.
- Saiz, E. (1994) Observations of the free-swimming behavior of *Acartia tonsa*: effects of food concentration and turbulent water motion. *Limnology and Oceanography*, **39**, 1566--1578.
- Sampei, M., Forest, A., Sasaki, H., Hattori, H., Makabe, R., Fukuchi, M., Fortier, L. (2009) Attenuation of the vertical flux of copepod fecal pellets under Arctic sea ice: evidence for an active detrital food web in winter. *Polar Biology*, **32**, 225--232.
- Schmitt, F.G. and Seuront, L. (2001) Multifractal random walk in copepod behavior. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, **301**, 375--396.
- Schmitt, F.G., Seuront, L., Hwang, J.S., Souissi, S. and Tseng, L.C. (2006). Scaling of swimming sequences in copepod behavior: Data analysis and simulation. *Physica A-Statistical Mechanics and Its Applications*, **364**, 287--296.
- Schnack-Schiel, S.B., Michels, J., Mizdalski, E., Schodlok, M.P. and Schröder, M. (2008) Composition and community structure of zooplankton in the sea ice-covered western Weddell Sea in spring 2004-with emphasis on calanoid copepods. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, **55**, 1040--1055.
- Siokou-Frangou, I., Bianchi, M., Christaki, U., Christou, E. D., Giannakourou, A., Gotsis, O., Ignatiades, L., Pagou, K., Pitta, P., Psarra, S., Souvermezoglou, E., Van Wambeke, F., Zervakis, V. (2002) Carbon flow in the planktonic food web along a gradient of oligotrophy in the Aegean Sea (Mediterranean Sea). *Journal of Marine Systems*, **33-34**, 335--353.
- Stowasser, G., McAllen, R., Pierce, G. J., Collins, M. A., Moffat, C. F., Priede, I. G., Pond, D. W. (2009) Trophic position of deep-sea fish--Assessment through fatty acid and stable isotope analyses. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, **56**, 812--826.
- Tiselius, P. and Jonsson, P.R. (1990) Foraging behaviour of six calanoid copepods: observations and hydrodynamic analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **66**, 23--33.
- Turner, J.T. (1984) The Feeding Ecology of Some Zooplankters That are Important Prey Items of Larval Fish. *NOAA Technical Report*, **7**, 1--28.
- Van Duren, L.A. and Videler, J.J (1995) Swimming behaviour of developmental stages of the calanoid copepod *Temora longicornis* at different food concentrations. *Marine Ecology Progress Series*, **126**, 153--161.

- Van Duren, L.A. and Videler, J.J. (2003) Escape from viscosity: the kinematics and hydrodynamics of copepod foraging and escape swimming. *J Exp Biol*, **206**, 269--279.
- Vandromme, P, Schmitt, Francois G., Souissi, S, Buskey, E J, Strickler, J R, Wu, C H, Hwang, J S (In press) Symbolic analysis of plankton swimming trajectories: case study of *Strobilidium sp.* (protista) helical walk under various food conditions. *Zoological Studies*.
- Walne, P.R. (1966) Large scale culture of larvae of *Ostrea edulis* L, London, 1--53 pp.
- Wassmann, P., Reigstad, M., Haug, T., Rudels, B., Carroll, M. L., Hop, H., G., Gabrielsen, W., Falk-Petersen, S., Denisenko, S. G., Arashkevich, E., Slagstad, D., and Pavlova, O. (2006) Food webs and carbon flux in the Barents Sea. *Progress In Oceanography*, **71**, 232--287.
- Weatherby, T.M. and Lenz, P.H. (2000) Mechanoreceptors in calanoid copepods: designed for high sensitivity. *Arthropod Structure & Development*, **29**, 275--288.
- Woodson, C.B., Webster, D.R., Weissburg, M.J. and Yen, J. (2007) Cue hierarchy and foraging in calanoid copepods: ecological implications of oceanographic structure. *Marine Ecology-Progress Series*, **330**, 163--177.

Table legends

Table I: Experimental conditions and data information for each film analysed: the temperature of each experiment (Temp.), the number of total data analysed (Nb. of values), the number of trajectories extracted (Nb. of Tracks) and the mean length of these trajectories.

Table II: NGDR, average and maximum of instantaneous swimming velocity for adult females and males at different food concentrations.

Table III: Values of Shannon entropy H estimated for adult males (a) and females (b) at different food concentrations.

Table IV: Main results of symbolic dynamics analysis:

- (a) Means of residence times (T) and total activity (P) for each 3 states in food condition and in a control environment for males and females.
- (b) Means of transition probabilities between each 3 states in food condition and in a control environment for males and females.

Figure legends

Fig. 1: Example of trajectories obtained for males (a) and females (b) *Temora longicornis* during food condition.

Fig. 2: Diagram of behavioural states: fast swimming (Jump), slow swimming (Cruise), and break, and values considered for symbolic analysis.

Fig. 3: Pdf of instantaneous velocity (log/log plot) in food condition (full lines) and in a control environment (dotted lines), for males (m) and females (f)

Fig. 4: Energy spectrum of instantaneous velocity (log/log) in food condition (black lines) and in a control environment (grey lines), for males (a) and females (b)

Fig. 5: Moment function of instantaneous velocity (log/log) in food condition (black lines) and in a control environment (grey lines), for males (a) and females (b) and theoretical values: Brownian motion ($q/2$).

	Control experiments				Food experiments			
	Male		Female		Male		Female	
	Manip	Manip	Manip	Manip	Manip	Manip	Manip	Manip
	1	2	1	2	1	2	1	2
Temp. \pm 1 ($^{\circ}$C)	19	19	18.5	19	19.5	18.5	19	19
Nb. of values	151134	106256	166658	135461	208844	200398	213013	223050
	257390		302119		409242		436063	
Nb. of Tracks	112	81	110	92	126	123	133	135
	193		202		249		268	
Mean of lengths (μm)	1428		1757		1607		1566	

Table I

	Male		Female	
	Control experiment	Food experiment	Control experiment	Food experiment
NGDR \pm SD	0.33 \pm 0.04	0.32 \pm 0.04	0.28 \pm 0.04	0.25 \pm 0.04
Mean $V_i \pm$ SD (mm.s⁻¹)	3.18 \pm 0.12	4.43 \pm 0.38	2.55 \pm 0.11	6.10 \pm 1.85
Max $V_i \pm$ SD (mm.s⁻¹)	25.72 \pm 3.85	39.22 \pm 7.63	21.67 \pm 3.34	53.21 \pm 7.36

Table II

Male		Female	
Control experiment	Food experiment	Control experiment	Food experiment
0.59	0.6	0.58	0.62

Table III

(a)

	Male		Female	
	Control experiment	Food experiment	Control experiment	Food experiment
P1 ± SD (%)	68.2 ± 1	57.3 ± 3	66.2 ± 1	56 ± 3
P2 ± SD (%)	31.7 ± 1	42.5 ± 3	33.8 ± 1	38.9 ± 2
P3 ± SD (%)	0.1 ± 0.06	0.2 ± 0.1	0.5 ± 0.04	5 ± 2
T1 ± SD (s)	0.15 ± 0.02	0.12 ± 0.03	0.15 ± 0.03	0.13 ± 0.02
T2 ± SD (s)	0.07 ± 0.004	0.1 ± 0.005	0.07 ± 0.005	0.08 ± 0.02
T3 ± SD (s)	0.05 ± 0.02	0.07 ± 0.005	0.05 ± 0.01	0.15 ± 0.1

(b)

		Break		Cruise		Jump	
		Control	Food	Control	Food	Control	Food
Male	Break			49.8 ± 0.1	49.6 ± 0.2	0.09 ± 0.08	0.24 ± 0.13
	Cruise	49.9 ± 0.1	49.6 ± 0.2			0.05 ± 0.04	0.15 ± 0.1
	Jump	0.07 ± 0.06	0.18 ± 0.09	0.07 ± 0.06	0.22 ± 0.12		
Female	Break			49.8 ± 0.08	46.3 ± 1.4	0.06 ± 0.04	1.03 ± 0.38
	Cruise	49.9 ± 0.07	46.6 ± 1.4			0.03 ± 0.02	2.7 ± 1.4
	Jump	0.05 ± 0.04	0.85 ± 0.35	0.03 ± 0.03	2.5 ± 1.1		

Table IV

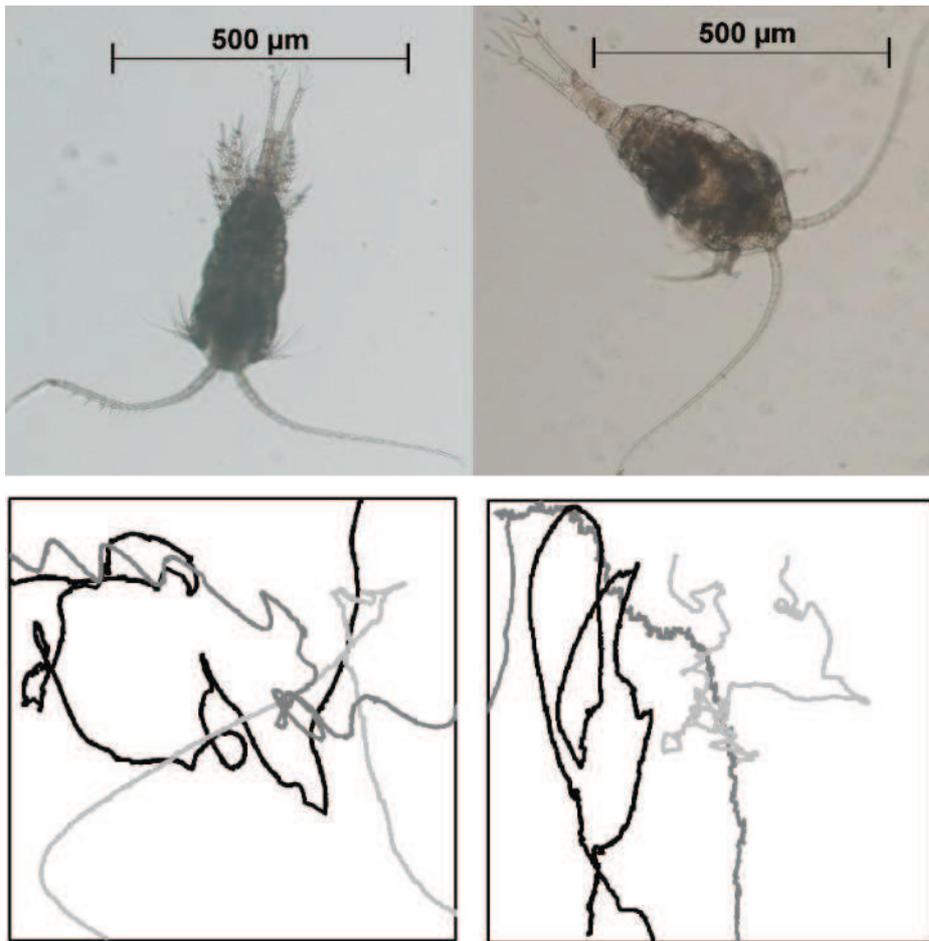


Fig. 1

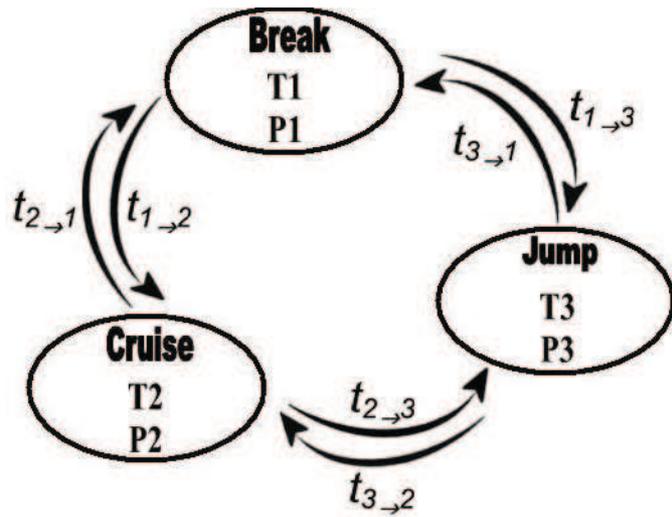


Fig. 2

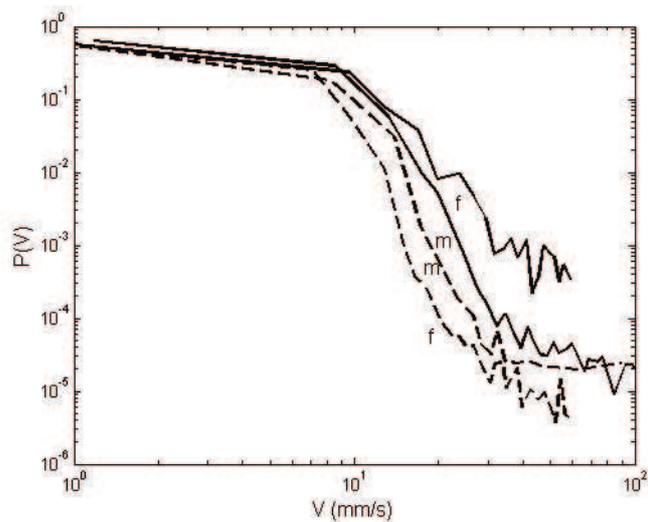
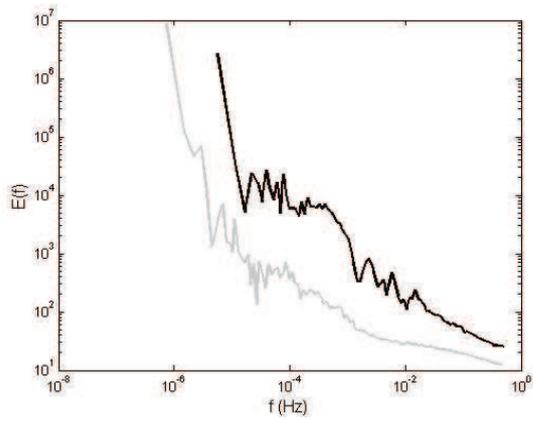
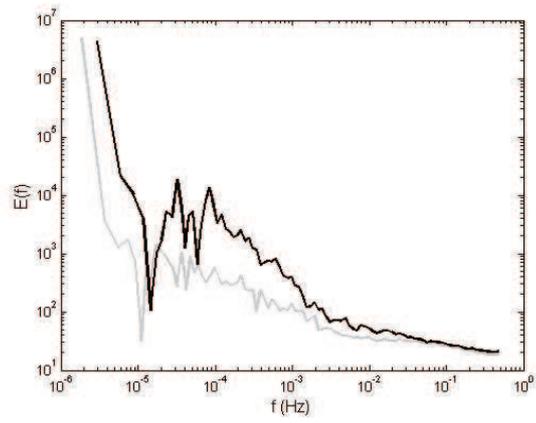


Fig. 3

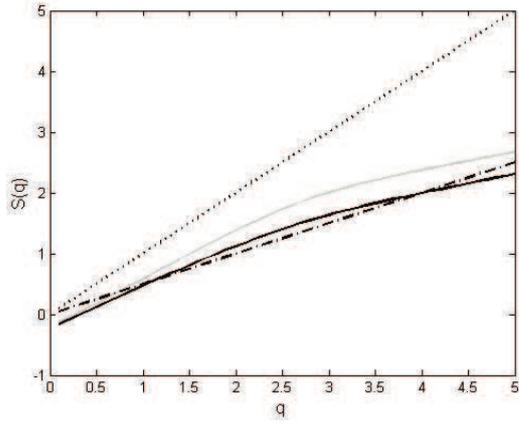


(a)

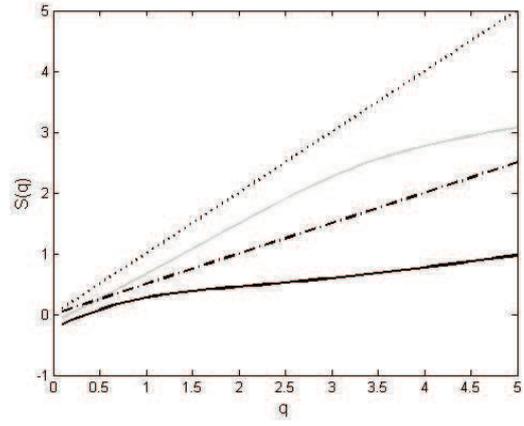


(b)

Fig. 4



(a)



(b)

Fig. 5



RESUME

Bien qu'ils soient définis comme zooplanctons, les copépodes (petits crustacés d'environ 1 mm) ont une capacité de mouvements, indépendamment des déplacements de la masse d'eau. À l'échelle individuelle, cette aptitude joue un rôle fondamental dans leur survie. Ainsi, dans un environnement très hétérogène, leur capacité à minimiser les dépenses d'énergie dues à la nage et à maximiser la probabilité de rencontre avec un partenaire ou une proie potentielle est cruciale. En outre, ces animaux possèdent des chemio et mécanorecepteurs, ce qui en font de très bon « nano-biodétecteurs ». Ils vont donc être très sensibles aux stress physico-chimiques et biologiques et notamment aux variations saisonnières du milieu marin.

L'objectif de cette étude est de caractériser les réponses comportementales de l'espèce calanoïde *Temora longicornis* (Müller, 1792), copépode typique de la Manche orientale, en relation avec les différents forçages biotiques et abiotiques de ce milieu grâce à l'utilisation de différentes méthodes statistiques.

C'est pourquoi, des expériences en laboratoire ont été menées sur deux fronts. Dans un premier temps, l'effet de différents facteurs physico-chimiques (température et salinité) et la présence de proies ont été testés isolément et en milieu contrôlé. Parallèlement, un suivi régulier du comportement a été réalisé pendant 2 ans. Pour cela, des copépodes mâles et femelles adultes sont sélectionnés et filmés grâce à des caméras numériques infrarouges. Leurs trajectoires sont extraites image par image et stockées sous forme de coordonnées x et y. Les séquences sont ensuite étudiées par le biais de nouvelles approches statistiques en utilisant des méthodes provenant des domaines de la théorie de l'information et de la physique statistique, et par le biais d'analyses symboliques de différents états de nages. Chez ce copépode calanoïde la nage consiste en des successions de périodes de repos et d'exploration interrompues par des sauts rapides. Si la variation de la salinité ne provoque pas de modification notable du comportement et donc ne semble pas constituer un stress majeur pour cette espèce, il n'en est pas de même pour la température. La vitesse de nage et particulièrement la fréquence des sauts augmentent en présence de températures plus extrêmes. L'existence d'algues dans le milieu modifie aussi très nettement son activité, notamment le temps alloué à l'exploration et la nage rapide croissent avec la disponibilité de proies. En conséquence, l'influence de ces facteurs et la grande variabilité du milieu côtier en manche orientale tant du point de vue physique que biologique peuvent expliquer la grande variation du comportement observée lors du suivi saisonnier.

De cette manière, nous avons pu caractériser le comportement de *T. longicornis* et l'influence des conditions extérieures sur leurs différentes stratégies d'exploration de l'environnement. Ces résultats mettent en lumière la grande sensibilité et la flexibilité du comportement de ces organismes face aux variations de la structure milieu ainsi que leur capacité d'adaptation. En conséquence, l'étude à l'échelle individuelle peut constituer une étape importante dans l'explication des phénomènes plus globaux, et ainsi aider à comprendre la dynamique des populations de copépodes, et à plus grande échelle la variation de la biodiversité dans les écosystèmes côtiers et pélagiques.

ABSTRACT

Although they are defined as zooplankton, copepods (small crustacean typically mm size) have a capacity of movement, regardless of the mass displacement of water. At the individual level, this ability plays a fundamental role in their survival. Thus, in a very heterogeneous environment, their ability to minimize energy costs due to swimming and to maximize the probability of meeting a partner or a potential prey is crucial. In addition, these animals have chemio and mechanoreceptors, which make very good "nano-biosensor". They will be very sensitive to stress physico-chemical, biological, including seasonal variations of the marine environment.

The objective of this study is to characterize the behavioral responses of the calanoid species *Temora longicornis* (Müller, 1792), typical copepod of the Eastern Channel, in conjunction with various biotic and abiotic forcings of this environment through the use of different statistical methods.

Therefore, laboratory experiments were conducted on two fronts. Initially, the effect of various physicochemical factors (temperature and salinity) and the presence of prey were tested separately and in a controlled environment. Meanwhile, regular monitoring of behavior was conducted for two years. For this, copepods adult males and females are selected and filmed with digital infrared cameras. Their trajectories are extracted frame by frame and stored as x and y. The sequences are then explored through new approaches using statistical methods from the fields of information theory and statistical physics, and through analysis of different symbolic states medley.

For this calanoid copepod, swimming activity consists of a succession of periods of break and "cruise" interrupted by quick jumps. If the change in salinity did not cause changes in behavior and therefore does not appear to be a major stress for this species, it is not the same pattern for the factor temperature. Swimming speed and especially the frequency of jumps increase in extreme temperatures. The presence of algae in the environment also changes markedly its activity; including the time allocated for exploration and fast swimming increase with the availability of prey. Consequently, the influence of these factors and the large variability in coastal eastern handle both physically and biologically may explain the behavior variability observed during the seasonal monitoring.

In this way, we could characterize the behavior of *T. longicornis* and the influence of external conditions on their different approaches to exploring the environment. These results highlight the great sensitivity and flexibility of these organisms behaviour, responding to changes in the structure their environment and adaptability. Consequently, the study at the individual level may be an important step in explaining extreme phenomena, and thus help to understand the population dynamics of copepods and larger scale changes in biodiversity in coastal and pelagic ecosystems.