

THESE D'HABILITATION A DIRIGER DES RECHERCHES
DE L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE LILLE

STATION MARINE DE WIMEREUX
CNRS UMR 8013 ELICO

**Synthèse des travaux présentée pour l'obtention de l'Habilitation à Diriger
des Recherches**

présentée par

Laurent SEURONT
Chargé de Recherche au CNRS

*Approche systémique des processus à micro-
échelle en écologie marine*

Volume I : Texte

soutenue le 15 juin 2005 devant le jury composé de :

Prof. J. C. Dauvin	Université de Lille I	Président du jury
Prof. P.M.J. Herman	NIOO-KNAW, The Netherlands	Rapporteur
Dr. L. Legendre	CNRS -Université de Pariv VI	Rapporteur
Dr. J.G. Mitchell	Flinders University, Australia	Rapporteur
Dr. L. Mortier	ENSTA	Examineur
Dr. F.G. Schmitt	CNRS - Université de Lille I	Examineur

1.	Avant-Propos.....	4
2.	Curriculum vitae.....	7
3.	Liste des travaux.....	9
4.	Problématique generale.....	13
5.	Variabilite des parametres physiques, chimiques et biologiques A micro-echelle.....	19
5.1.	Physique.....	19
5.2.	Chimie.....	22
5.3.	Biologie.....	24
	<i>a. Développement technologique et thématique.....</i>	25
	<i>b. Développement numérique.....</i>	43
6.	Nature du couplage physique-biologie et interactions biologiques à microechelle.....	49
6.1.	Couplage physique-biologie.....	49
	<i>a. Développement technologique.....</i>	49
	<i>b. Développement numérique.....</i>	52
6.2.	Interactions biologiques.....	56
	<i>a. Développement technologique.....</i>	56
	<i>b. Développement numérique.....</i>	56
7.	Etude comportementale du zooplancton.....	60
7.1.	Problématique.....	60
7.2.	Développement technologique.....	62
	<i>a. Développement et validation d'un système vidéo infra-rouge.....</i>	62
	<i>b. Développement et validation d'un système informatique d'extraction automatique de trajectoire.....</i>	63
7.3.	Développement numérique.....	64
7.4.	Applications.....	69
	<i>a. Réponse comportementale au caractère intermittent de la turbulence.....</i>	69
	<i>b. Réponse comportementale à la présence/absence de nourriture.....</i>	71
8.	Effet des processus à micro-echelle sur le fonctionnement des ecosystèmes.....	73
8.1.	Approche theorique.....	73
8.2.	Approche empirique.....	74
9.	Perspectives de recherche : approche topologique des micro-ecosystemes.....	77
9.1.	Motilité planctonique et interactions biotiques/abiotiques.....	77
	<i>a. Bactérioplancton, phytoplancton et protozooplankton.....</i>	77
	<i>b. Zooplancton.....</i>	80
9.2.	'Micro-écosystèmes' et 'micro-niche écologique' : structures et fonctions chez les microbes.....	84
	<i>a. Cartographie tri-dimensionnelle des populations microbiennes et interactions physique-biologie : approche systémique.....</i>	85
	<i>b. Infection virale des communautés bactériennes et phytoplanctoniques : dynamique spatio-temporelle et catalogue.....</i>	86
9.3.	Des micro-écosystèmes aux macro-écosystèmes : vers une approche systémique intégrée.....	89
	<i>a. Dynamique trophique du protozooplancton.....</i>	90
	<i>b. Dynamique trophique du mesozooplancton.....</i>	90
	<i>c. Estimation des flux de carbone biogénique.....</i>	90
10.	Conclusions.....	91
11.	Références bibliographiques.....	92
ANNEXE 1.	Production scientifique.....	96
A1.1.	Liste des publications.....	96
	<i>a. Revues internationales à comité de lecture.....</i>	96

<i>b. Revues nationales à comité de lecture</i>	98
<i>c. Actes de colloques</i>	98
<i>d. Chapitres dans des ouvrages</i>	99
<i>e. Livres et ouvrages</i>	100
<i>f. Vulgarisation scientifique</i>	100
A1.2. Communications.....	101
<i>a. Communications orales</i>	101
<i>b. Posters</i>	104
ANNEXE 2. Evaluation et organisation de la recherche	109
A2.1. Evaluation de la recherche	109
A2.2 Organisation de la recherche	109
ANNEXE 3. Encadrement de travaux de recherche	110
A3.1. Post-doctorat.....	110
A3.2. Thèse de Doctorat.....	110
A3.3. Thèse de Mastère.....	110
A3.4. DEA.....	110
A3.5. DSR	111
A3.6. Maîtrise.....	111
ANNEXE 4. Insertion dans les programmes	112
A4.1. Insertion dans les programmes regionaux	112
A4.2. Insertion dans les programmes nationaux	112
A4.3. Insertion dans les programmes bilatéraux	112
A4.4. Insertion dans les programmes internationaux	112

1. AVANT-PROPOS

Je tiens tout d'abord à exprimer ma reconnaissance aux personnes qui ont accepté de juger ce travail :

Jean-Claude Dauvin, Directeur de la Station Marine de Wimereux et Professeur à l'Université des Sciences et Technologies de Lille, qui m'a fait l'honneur d'accepter de présider ce jury,

Peter M.J. Herman, Directeur du Centre for Estuarine and Marine Ecology du Netherlands Institute of Ecology, Yerseke, Pays-Bas et Louis Legendre, Directeur de Recherche au CNRS et Directeur du Laboratoire d'Océanographie de Villefranche qui ont accepté avec enthousiasme d'être rapporteurs de ce travail,

James G. Mitchell, Flinders University, Australie qui a accepté d'être rapporteur de ce travail, et de traverser la planète pour se voir contraint de m'écouter parler en français pendant 40 mn,

Laurent Mortier, Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Supérieure des Techniques Avancées et François Schmitt, Chargé de Recherche au CNRS pour avoir accepté de faire partie de ce jury.

Ce travail, réalisé pour partie à la Station Marine de Wimereux, à la Tokyo University of Fisheries (Japon) et à la Flinders University (Australie) n'est pas le fait d'une seule personne, mais a bénéficié de rencontres et collaborations qui ont jalonné ces dernières années et de financements de différents organismes qui m'ont permis de continuer à faire de la Recherche mon terrain de jeu favori. Que tous trouvent ici l'expression de ma profonde gratitude.

Tout d'abord, j'adresse toute ma reconnaissance à Serge Frontier, dont la rencontre il y a de cela bien longtemps maintenant, alors que je cherchais ma voie dans les méandres des enseignements universitaires lillois, a fait plus qu'influencer ce que je suis devenu aujourd'hui.

D'autres rencontres, aussi différentes dans le temps, l'espace et l'émotionnel ont été déterminantes pour moi comme mon travail au cours des dernières années :

François Schmitt pour m'avoir aidé à ouvrir les portes de la multifractalité et pour l'enthousiasme que nos travaux communs continuent à entretenir chez moi,

Sami Souissi pour m'avoir éclairer sur les profondeurs de la nature humaine,

Hidekatsu Yamazaki pour m'avoir accueilli aussi chaleureusement au Japon et permis de progresser de manière considérable tant sur du point de vue scientifique que personnel, et m'avoir appris qu'il était possible de droguer son chat,

Fabian Wolk dont l'amitié japonaise et les moments partagés en mer comme dans l'inoubliable *Barbacoa* demeurent inoubliables,

Li Hua pour notre amitié nippone et ses maudits filtres numériques,

Justin Seymour et Mark Doubell pour l'enthousiasme et l'investissement, le cœur, qu'ils mettent spontanément dans leur travail, les tasses bues ensemble à Parsons Beach, et la Muppet Squad qui au cours des trois dernières années m'a conforté dans ma certitude que "good science" rime avec "fun science".

Raechel Waters pour son amitié, et pour avoir contribué et continuer à contribuer à rendre réel le rêve Antarctique, "Let's get there, mate !".

Jim Mitchell, rencontrés au Japon, pour m'avoir ouvert les portes de l'Australie, offert son amitié et son soutien de manière inconditionnelle au cours des quatre dernières années et pour m'avoir avoué avoir la volonté de répondre à mes emails...

Je remercie tout le staff technique de la Station Marine de Wimereux pour son aide, toujours plus que précieuse, à bien des niveaux au fil des années, avec une pensée toute particulière pour Dominique Menu qui a fait du "3DMapper" et du "Micro3DMapper" bien plus que de simples utopies, Nicole Degros dont (n'en déplaise à certaine !) la contribution à l'analyse des sels nutritifs a été plus qu'efficace et profitable dans le cadre des échantillonnages intensifs réalisés avec le "3DMapper", et Thierry Caron, Daniel Hilde et Michel Priem pour leurs dépannages minutes et leur aide lors des échantillonnages intertidaux du "3DMapper". Merci à tous !

Je tiens à remercier tous les étudiants de licence, maîtrise, mastère, DSR, DEA et les doctorants qui ont travaillé de près ou de loin sur le matériel présenté dans ce travail et qui ont (pour la plupart...) supporté sans sourciller mes stratégies d'échantillonnages délirantes.

Un grand merci aux capitaines et équipages des navires océanographiques divers et variés sur lesquels il m'a été donné d'embarquer, sans eux nous n'existerions pas...

Enfin, je tenais à exprimer ma reconnaissance au niveau national au CNRS pour son soutien financier dans le cadre des différents GdR et programmes bilatéraux dans lesquels j'ai été impliqué, le Ministère Délégué à la Recherche et aux Nouvelles technologies dont l'ACI « Jeunes Chercheurs » a permis aux "3DMapper" et du "Micro3DMapper" de voir le jour, le PNEC Chantier « Manche orientale-Sud de la Mer du Nord » et le CPER « *Phaeocystis* » qui ont largement contribué à l'avènement et au développement de mes travaux sur *Phaeocystis globosa*, et au niveau international aux Japan Society for the Promotion of Science, Monsbusho, Australian Research Council, Australian Antarctic Division, et Flinders University (Australie) pour les diverses sources de soutien financier dont ces organisations m'ont permis de bénéficier au cours des dernières années.

J'ai ici une pensée émue pour ma famille, et en particulier mes parents pour leur soutien inconditionnel, même s'ils trouvent que "je devrais me calmer un peu...", et pour le petit Mojito pour la sérénité qu'il me procure pendant mes heures d'écriture, malgré les réveils aux aurores...

Enfin, je tenais à remercier tous les arbres qui ont fourni leur pâte pour fabriquer ces pages. Sans eux, ces documents n'existeraient pas.

2. CURRICULUM VITAE

Laurent Seuront, né le 16 février 1971 à Flers (59)

Adresse professionnelle

Station Marine de Wimereux
CNRS UMR 8013 ELICO
Université des Sciences et Technologies de Lille
62930 Wimereux
France
Tél : 03 21 99 29 37
Fax : 03 21 99 29 01
Email : Laurent.Seuront@univ-lille1.fr

Fonction actuelle

Chargé de Recherche 1ère classe au CNRS, UMR 8013 ELICO
Adjunct Lecturer, Flinders University, Australie

Titres universitaires

- 1996-99.** Doctorat d'Océanologie Biologique "*Hétérogénéité spatio-temporelle et couplage physique-biologie en écologie pélagique : implications sur les flux de carbone. Exemple d'un écosystème côtier à fort hydrodynamisme : la Manche Orientale*", Université des Sciences et Technologies de Lille, allocataire de recherche du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, soutenance publique le 27 octobre 1999 (mention très honorable avec les félicitations du jury)
- 1995-96.** Service militaire
- 1994-95.** D.E.A. d'Océanologie Biologique, option Paramétrisation et Modélisation, Université Pierre et Marie Curie (Mention B)
- 1993-94.** Maîtrise de Biologie des Organismes et des Populations, option Ecologie marine, Université P. et M. Curie. *Obtention du module manquant et d'un module complémentaire de Biomathématiques* (mention AB)
- 1992-93.** Maîtrise de Biologie des Organismes et des Populations, option Ecologie marine, Université P. et M. Curie. *Obtention de 3 modules sur 4 et interruption suite à un accident de la circulation*
- 1991-92.** Licence de Biologie des Organismes et des Populations, Université des Sciences et Technologies de Lille (Mention AB)
- 1990-91.** D.E.U.G. B, Université des Sciences et Technologies de Lille (Mention AB)
- 1989-90.** Classe préparatoire au concours des écoles nationales vétérinaires, Lycée Faidherbe, Lille
- 1989-90.** Baccalauréat série D, Lycée Fénelon, Lille (mention B)

Formation complémentaire

- Module de Biomathématiques de la Maîtrise de Mathématiques de l'Université Pierre et Marie Curie, juin 1994 (mention B)
- Exploitation numériques des données et signaux en écologie Marine. Villefranche-sur-Mer, 27 juin-8 juillet 1994
- Cours MAST "Ocean turbulence: a basic environmental property for plankton". Barcelone, 19-28 septembre 1995

Expérience professionnelle

Depuis 2005. Adjunct Senior Lecturer, Flinders University, Australie

Depuis 2005. Chargé de Recherche 1^{ère} classe au CNRS

2003-2005. Adjunct Lecturer, Flinders University, Australie

2001-2004. Chargé de Recherche 2^{ème} classe au CNRS

1999-2000. Postdoctorant de la Société Japonaise pour la Promotion de la Science. Travail de recherche effectué sous la responsabilité du Prof. Hidekatsu Yamazaki, Department of Ocean Sciences, Tokyo University of Fisheries (Japon)

1996-99. Allocataire de recherche du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche dans le cadre d'un doctorat d'Océanologie Biologique réalisé à l'Université des Sciences et Technologies de Lille

1996-99. Chargé de Travaux Dirigés en tant que Vacataire de l'Université des Sciences et Technologies de Lille

3. LISTE DES TRAVAUX

Cette liste permet d'identifier les 49 travaux (40 articles publiés et 9 manuscrits) réalisés après mon travail de thèse soutenu le 27 octobre 1999, et sur lesquels s'appuie ce Volume I. L'intégralité de ces travaux, numérotés de manière chronologiques de A1 à A47, a été compilée dans les Volumes II et III. Il est à noter que seuls les travaux publiés dans des revues et des ouvrages scientifiques de langue anglaise après évaluation par un comité de lecture international ont été considérés ci-après. L'intégralité de ma production scientifique a par ailleurs été compilée dans l'Annexe A1.1.

- A1** Seuront L (2001) Microscale processes in the ocean: why are they so important for ecosystem functioning? *La Mer*, 39, 1-8.
- A2** Wolk F, Seuront L & Yamazaki H (2001) Spatial resolution of a new micro-optical probe for chlorophyll and turbidity. *Tokyo University of Fisheries Journal*, 87, 13-21.
- A3** Seuront L, Schmitt F & Lagadeuc Y (2001) Turbulence intermittency, small-scale phytoplankton patchiness and encounter rates in plankton: where do we go from here? *Deep-Sea Research I*, 48, 1199-1215.
- A4** Seuront L & Lagadeuc Y (2001) Multiscale patchiness of the calanoid copepod *Temora longicornis* in a turbulent coastal sea. *Journal of Plankton Research*, 23, 1137-1145.
- A5** Seuront L & Lagadeuc Y (2001) Variability, inhomogeneity and heterogeneity: towards a terminological consensus in ecology. *Journal of Biological Systems*, 9, 81-87.
- A6** Schmitt F & Seuront L (2001) Multifractal random walk in copepod behavior. *Physica A*, 301, 375-396.
- A7** Gevaert F, Davoult D, Creach A, Kling R, Janquin MA, Seuront L & Lemoine Y (2001). Carbon and nitrogen content of *Laminaria saccharina* in the eastern English Channel: biometrics and seasonal variations. *Journal of the Marine Biological Association*, 81, 727-734.
- A8** Seuront L & Schmitt F (2001) Describing intermittent processes in the ocean—Univariate and bivariate multiscaling procedures. In: Muller P & Garrett C (eds) *Stirring and mixing in a stratified ocean, Proceedings of 'Aha Huliko'a Hawaiian Winter Workshop*, SOEST, University of Hawaii, p.129-144.
- A9** Seuront L, Gentilhomme V & Lagadeuc Y (2002) Small-scale nutrient patches in tidally mixed coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, 232, 29-44.
- A10** Seuront L & Souissi S (2002) Evidence for climatic control of *Phaeocystis* sp. bloom in the Eastern English Channel. *La Mer*, 40, 41-51.
- A11** Gevaert F, Creach A, Davoult D, Holl A.C., Seuront L & Lemoine Y (2002) Photoinhibition and seasonal photosynthetic performance of the marine macroalgae

- Laminaria saccharina* during a simulated tidal cycle: chlorophyll fluorescence measurements and pigment analysis. *Plant, Cell and Environment*, 25, 859-872.
- A12** **Seuront L** & Spilmont N (2002) Self-organized criticality in intertidal microphytobenthos patch patterns. *Physica A*, 313, 513-539.
- A13** Wolk F, Yamazaki H, **Seuront L** & Lueck RG (2002) A new free-fall profiler for measuring biophysical microstructure. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 19, 780-793.
- A14** Cotonnec 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.
- A15** **Seuront L**, Yamazaki H & Schmitt F (2004) Intermittency. In: Baumert H, Sündermann J & Simpson J (eds.), *Marine Turbulences: Theories, Observations and Models*. Cambridge University Press, Cambridge, 97-118.
- A16** Wolk F, Yamazaki H & **Seuront L** (2004) Simultaneous observations of biological and physical microstructures in the ocean. In: Baumert H, Sündermann J & Simpson J (eds.), *Marine Turbulences: Theories, Observations and Models*. Cambridge University Press, Cambridge, 163-170.
- A17** Wolk F, **Seuront L**, Yamazaki H & Leterme S (2004) Comparison of biological scale resolution from CTD and microstructure measurements. In: Seuront L & Strutton PG (eds.), *Scales in aquatic ecosystems: measurement, analysis, simulations*. CRC Press, Boca Raton, 3-15.
- A18** **Seuront L**, Brewer M & Strickler JR (2004) Quantifying zooplankton swimming behavior: the question of scale. In: Seuront L & Strutton PG (eds.), *Handbook of scaling methods in aquatic ecology: measurement, analysis, simulation*. CRC Press, Boca Raton, 333-359.
- A19** Souissi S, Ginot V, **Seuront L** & Uye SI (2004) Using multi-agent systems to develop individual based models for copepods: consequences of individual behaviour and spatial heterogeneity on the emerging properties at the population scale. In: Seuront L & Strutton PG (eds.), *Scales in aquatic ecosystems: measurement, analysis, simulations*. CRC Press, Boca Raton, 523-542.
- A20** **Seuront L** & Schmitt FG (2004) Eulerian and Lagrangian properties of biophysical intermittency in the ocean. *Geophysical Research Letters*, 31, L03306, doi:10.1029/2003GL018185.
- A21** Seymour JR, Mitchell JG & **Seuront L** (2004) Microscale heterogeneity in the activity of coastal bacterioplankton communities. *Aquatic Microbial Ecology*, 35, 1-16.
- A22** **Seuront L**. Small-scale turbulence in the plankton: low-order deterministic chaos or high-order stochasticity? *Physica A*, 341, 495-525.
- A23** **Seuront L**, Schmitt FG, Brewer MC, Strickler JR & Souissi S (2004) From random walk to multifractal random walk in zooplankton swimming behavior. *Zoological Studies*, 43, 8-19.

- A24** **Seuront L**, Yamazaki H & Souissi S (2004) Hydrodynamic disturbance and zooplankton swimming behavior. *Zoological Studies*, 43, 377-388.
- A25** Devreker D, Souissi S & **Seuront L** (2004) Effects of individual variability on the development and mortality of naupliar stages of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) under different conditions of salinity and temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 303, 31-46.
- A26** Schmitt FG & **Seuront L** (2004) Scaling analysis of vectorial intermittency in geophysical turbulence. In: Anderson HI & Krogstad PA (eds.), *Advances in Turbulence X*, Proceedings of the Tenth European Turbulence Conference, 193-196.
- A27** Hasegawa D., Yamazaki H, Lueck R. & **Seuront L** (2004) How islands stir and cultivate the ocean. *Geophysical Research Letters*, 31, L16303, doi:10.1029/2004GL020143.
- A28** **Seuront L**, Hwang JS, Tseng LC, Schmitt FG, Souissi S, Shih CT & Wong CK (2004) Individual variability in the swimming behavior of the tropical copepod *Oncaea venusta* (Copepoda: Poecilostomatoida). *Marine Ecology Progress Series*, 283, 199-217.
- A29** Souissi S, **Seuront L**, Schmitt F & Ginot V (2005) Describing space-time patterns in aquatic ecology using IBMs and scaling and multiscaling approaches. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 6, 705-730.
- A30** Devreker D, Souissi S & **Seuront L** (2004) Effects of chlorophyll concentration and temperature variations on the reproduction and survival of *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida) in the Eastern English Channel. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (sous presse).
- A31** **Seuront L** & Leterme C (2005) Microscale patchiness in microphytobenthos distributions: evidence for a critical state. In: Kromkamp, J.C., de Brouwer, J, Forster, R.M. & Créach, V. (eds.), *Functioning of microphytobenthos in estuaries*. The Academy of Arts and Sciences, Amsterdam (sous presse).
- A32** **Seuront L** & Schmitt FG. Multiscaling statistical procedures for the exploration of biophysical couplings in intermittent turbulence. Part I. Theory. *Deep-Sea Research II* (sous presse).
- A33** **Seuront L** & Schmitt FG. Multiscaling statistical procedures for the exploration of biophysical couplings in intermittent turbulence. Part II. Applications. *Deep-Sea Research II* (sous presse).
- A34** Leterme, SC, Edwards M, **Seuront L**, Attrill MJ & Reid PC. Basin-scale decadal changes of diatoms, dinoflagellates and phytoplankton colour in the North Atlantic. *Limnology & Oceanography* (sous presse).
- A35** **Seuront L** (2005) Hydrodynamical and tidal controls of small-scale phytoplankton patchiness. *Marine Ecology Progress Series* (accepté).
- A36** **Seuront L**, Prinzivalli P (2005) Dramatic decline of a Dover Strait harbour seal (*Phoca vitulina*) population exposed to transient industrial disturbance. *Global Marine Environment* (accepté).

- A37** **Seuront L**, Vincent D & Mitchell JG (2005) Biologically-induced modification of seawater viscosity in the Eastern English Channel during a *Phaeocystis globosa* spring bloom. *Journal of Marine Systems* (accepté).
- A38** Seymour J, **Seuront L** & Mitchell JG (2005) Microscale and small-scale temporal dynamics of a coastal planktonic microbial community. *Marine Ecology Progress Series* (accepté).
- A39** **Seuront L** & Prinzevalli P (2005) Changes in haul out patterns of harbour seals, *Phoca vitulina*, in the Strait of Dover. *Journal of the Marine Biological Association* (accepté).
- A40** Leterme SC, **Seuront L** & Edwards M. Differential contribution of two functional phytoplankton groups to a long-term index of phytoplankton biomass in the northeast Atlantic. *Marine Ecology Progress Series* (soumis).
- A41** Seymour J, **Seuront L** & Mitchell JG. Microscale spatial variability of planktonic microbial communities above the sediment surface in a temperate mangrove estuary. *Limnology & Oceanography* (soumis).
- A42** Schapira M, **Seuront L** & Gentilhomme V. Effects of small-scale turbulence on *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) growth and life cycle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (en révision).
- A43** **Seuront L** & Mitchell JG. Towards a seascape topology. I. Zipf versus Pareto distribution. *Marine Ecology Progress Series* (soumis).
- A44** Mitchell JG & **Seuront L**. Towards a seascape topology. II. Zipf of one-dimensional patterns. *Marine Ecology Progress Series* (soumis).
- A45** **Seuront L**, Mitchell JG, Seymour JR, Waters RL, Leterme C & Strutton PG. Towards a seascape topology. III. Zipf of two-dimensional patterns. *Marine Ecology Progress Series* (soumis).
- A46** **Seuront L**, Cartamil DP & Lowe CG. Fractal analysis of ocean sunfish (*Mola mola*) movement patterns. *Behavioral Ecology* (soumis).
- A47** Seymour J, **Seuront L** & Mitchell JG. Meso- and microscale variability of bacteria and viruses during a *Phaeocystis globosa* bloom in the Eastern English Channel. *Journal of Sea Research* (soumis).
- A48** **Seuront L**, Seymour J, & Mitchell JG. Dissimilar viral and bacterial populations in the inshore and offshore waters of the eastern English Channel. *Aquatic Microbial Ecology* (soumis).
- A49** **Seuront L**. First record of the calanoid copepod *Acartia omorii* (Copepoda: Calanoida/ Acartiidae) in the southern bight of the North Sea. *Journal of Plankton Research* (soumis).

4. PROBLEMATIQUE GENERALE

Au sein de la communauté scientifique internationale, l'enjeu représenté par la compréhension des phénoménologies à l'origine de la formation et de la persistance d'agrégats bactériens, phyto- et zooplanctoniques ainsi que par l'identification des échelles d'espace et de temps impliquées dans le contrôle de la dynamique des populations planctoniques est de plus en plus manifeste. Ce type d'approche passe par l'identification de la nature des interactions physique-biologie à micro-échelle et par la prise en compte de la variabilité individuelle dans l'estimation de bilans à plus grandes échelles. Ainsi, la volonté de comprendre les changements globaux des enveloppes terrestres, apparaît comme un thème récurrent de la littérature (*e.g.* The Oceanography Society, 1998) de certaines conférences (ASLO Aquatic Sciences Meeting 1999 et 2000 ; ASLO/TOC Ocean Research Conference 2001) ou de grands programmes internationaux (J-GOFS, GLOBEC, PROOF).

Dans ce cadre, les écosystèmes côtiers présentent un intérêt tout particulier. En effet, bien que ces écosystèmes ne représentent que 7-8% de l'océan mondial (Wollast, 1991), ils jouent un rôle considérable dans le fonctionnement des cycles biogéochimiques du carbone, de l'azote et du phosphore. Ils reçoivent des apports continentaux massifs de nutriments et de matière organique (Cloern, 2001) et représentent une zone d'échange de matière et d'énergie entre le continent et l'océan ouvert. Les écosystèmes côtiers sont ainsi le siège de 14 à 30% de la production totale de carbone organique marin, de la moitié de la production nouvelle, *i.e.* 80% de la sédimentation de la matière organique et environ 80% des ressources vivantes marines exploitées y sont produites (Berger *et al.*, 1989 ; Mantoura *et al.*, 1991 ; Pernetta & Milliman, 1995 ; Pauly & Christensen, 1995). Ainsi, les écosystèmes côtiers sont susceptibles de jouer un rôle prépondérant dans les grands cycles biogéochimiques des océans, et en particulier dans le cycle du carbone, source ou puit de matière organique selon que la majeure partie de la matière non consommée est exportée ou au contraire piégée dans les sédiments. ***Il apparaît donc aujourd'hui essentiel de comprendre de manière précise la structure et le fonctionnement des écosystèmes côtiers pour estimer leur contribution réelle dans les flux de matière globaux.***

Les travaux réalisés dans le cadre de mes recherches doctorale et postdoctorale ont ainsi montré que la prise en compte de la structure de la variabilité à petite échelle n'est pas sans conséquence sur l'établissement de bilans à plus grande échelle (Seuront, 2001 ; Seuront *et al.*, 2001). Au sein de l'écosystème pélagique, il y a donc non seulement un transfert

d'énergie ou de variance des petites vers les grandes échelles, mais ce transfert d'échelle s'exprime également en terme de flux, confirmant ainsi **la nécessité d'une approche multi-échelle en écologie marine**. En effet, s'il apparaît que des processus différents sont impliqués à des échelles différentes dans le cadre du transfert d'échelle, une part de la variabilité à grande échelle est contrôlée par la variabilité à petite échelle, et réciproquement, impliquant une vision hiérarchique des écosystèmes. L'analyse de la structure hiérarchique (ou pas) des écosystèmes est le plus souvent basée sur des mesures de biomasse (O'Neill, 1989) alors que **les écosystèmes sont avant tout caractérisés par des flux**. Dans ce cadre, Legendre & Le Fèvre (1991) ont proposé une typologie des écosystèmes marins basée à la fois sur des mesures de biomasse mais aussi de flux. Une telle prise en considération des flux, encore relativement rare dans la littérature (Tremblay & Legendre, 1994 ; Pesant *et al.*, 1998) mais indispensable pour comprendre les réseaux d'interactions qui régissent le fonctionnement de l'écosystème pélagique, se traduit alors inévitablement par une confrontation avec le transfert d'échelle.

C'est précisément l'estimation de ces flux, qui est encore souvent problématique (Berger *et al.*, 1989 ; Platt *et al.*, 1989 ; Cloern, 2001), mais aussi et surtout la description, la compréhension et la modélisation des mécanismes à **micro-échelle** qui en sont à l'origine, qui représentent les enjeux majeurs de mon travail de recherche. C'est en effet à **micro-échelle**, soit aux plus petites échelles d'espace et de temps (typiquement pour des échelles spatiales inférieures au mètre et à la minute) que les processus clés à la base du fonctionnement des écosystèmes aquatiques dans leur ensemble comme l'infection virale (Fuhrman, 1999), l'absorption des sels nutritifs (Karp-Boss *et al.*, 1996, Blackburn *et al.*, 1998), la formation d'aggrégats (Kjørboe, 2001), la disponibilité de la ressource lumineuse (Kirk, 1994), les interactions proie-prédateur (Gerritsen & Strickler, 1977 ; Rothschild & Osborn, 1988 ; Kjørboe & Saiz, 1995) et le comportement (Kamykowski *et al.*, 1997) ont lieu.

Un problème central en écologie est la prise en compte de la structure et du fonctionnement des communautés (*e.g.* Levin *et al.*, 1997) dont la dynamique est à même de générer des distributions particulièrement hétérogènes y compris au sein d'environnements homogènes (Deutschman *et al.*, 1993 ; Pascual & Caswell 1997 ; Bascompte & Solé, 1995). En milieu marin, la nature hétérogène de la distribution du phytoplancton a ainsi été documentée pour des échelles allant de la dizaine de centimètres jusqu'à la centaine de kilomètres (*e.g.* Cassie, 1963 ; Fasham, 1978 ; Mackas *et al.*, 1985). Dans la majeure partie

des cas, la quantification de la structure spatiale et temporelle du phytoplancton a néanmoins été concentrée sur des observations à des échelles supérieures à une dizaine de mètres (Platt, 1972 ; Denman & Platt, 1976 ; Fasham & Pugh, 1976 ; Weber *et al.*, 1986 ; Denman & Abbott, 1994 ; Strutton *et al.*, 1997 ; Martin, 2000, 2003 ; Lévy & Klein, 2004).

En dépit de l'hypothèse implicite d'homogénéité du phytoplancton pour des échelles inférieures à un mètre, le caractère hétérogène de la distribution du bactérioplancton et du phytoplancton a été largement mis en évidence pour des échelles allant de quelques centimètres à quelques dizaines de centimètres (Cassie, 1963 ; McAlice, 1970 ; Mitchell & Fuhrman, 1989 ; Owen, 1989 ; Cowles *et al.*, 1993 ; Seymour *et al.*, 2000, 2004, 2005a ; Waters and Mitchell, 2002 ; Waters *et al.*, 2003). Ces résultats suggèrent donc que cette hétérogénéité à micro-échelle des populations planctoniques est la règle plutôt que l'exception en milieu marin. De plus, l'augmentation du caractère non-uniforme de la distribution du phytoplancton avec une augmentation de la résolution de leur échantillonnage (Waters *et al.*, 2003) contredit, une théorie prévalente dans la communauté des écologistes/biologistes pélagiques, selon laquelle la variabilité spatiale du phytoplancton décroît avec l'échelle d'observation (Siegel, 1998).

Des travaux théoriques et empiriques ont largement suggérés que l'analyse et la compréhension des processus caractéristiques de la grande échelle passe par l'intégration des processus se déroulant aux plus petites échelles d'espace et de temps (*e.g.* Levin 1992 ; Abraham, 1998 ; Rivkin & Legendre, 2001). Dans ce cadre, j'ai délibérément orienté mon travail de recherche de manière à comprendre la dynamique et les interactions des populations à micro-échelle, et comment les processus caractéristiques de la micro-échelle et leurs interactions avec leur environnement physico-chimiques sont susceptibles d'affecter les flux caractéristiques de la grande échelle, par exemple les flux bio-géochimiques. En particulier, si mon travail de thèse s'était limité à l'étude de la distribution des organismes phytoplanctoniques et zooplanctoniques, et leurs interactions avec les processus physiques pour des échelles spatiales supérieures à quelques dizaines de centimètres, prétendre comprendre l'impact des processus caractéristiques de la micro-échelle sur des processus globaux à l'échelle d'un bassin voire de l'Océan Mondial nécessite la prise en compte d'un maximum, si ce n'est l'intégralité des compartiments caractéristiques de la-dite micro-échelle. Durant les 6 dernières années, j'ai ainsi orienté mon travail de manière à augmenter mes compétences dans mes domaines de prédilection, mais aussi à en acquérir de nouvelles, en

particulier dans le domaine de la microbiologie. Le travail qui va suivre, comme ses perspectives, ont ainsi été développés de manière à prendre en compte les différents compartiments clés des écosystème marins que sont les virus et les bactéries, le phyto-, proto- et mesozooplankton et les caractéristiques physico-chimiques de leur environnement immédiat (*e.g.* température, salinité, viscosité) à des échelles spatiales le plus compatibles possibles avec la biologie/écologie des organismes et des processus considérés.

C'est dans les derniers points énoncés ci-avant que réside toute l'ambition et l'originalité de l'approche des transferts d'échelle proposée dans mon programme de recherche, où l'on considère une approche dans laquelle

- (i) *l'espace est pris en considération de manière explicite*, espace qui singulièrement a rarement été introduit de manière explicite dans les modèles écologiques,
- (ii) *le comportement de l'individu biologique* (*i.e.* une cellule phytoplanctonique ou un crustacé zooplanctonique) est pris en compte
- (iii) où *cet individu est considéré non pas comme un organisme isolé mais dans un cadre pleinement systémique* via ses interactions avec des entités qui sont susceptibles de représenter un partenaire sexuel potentiel, un prédateur, une proie ou les propriétés physico-chimiques de l'environnement.

Ainsi, depuis mon entrée au CNRS en Janvier 2001, et comme proposé dans mon programme de recherche intitulé « *Turbulence, couplage physique-biologie et transferts d'échelles en écologie pélagique* », mon activité de recherche a essentiellement été marquée par une interaction permanente entre l'observation *in situ*, l'expérimentation au laboratoire, le développement de modèles conceptuels et numériques ainsi que de techniques d'analyses numériques et une prise en compte des interactions entre processus physiques, chimiques et biologiques. Ainsi, dans la mouvance systémique (Frontier *et al.*, 1992 ; Frontier & Pichod-Viale, 1993) mon activité de recherche a considéré la variabilité des processus plutôt que de considérer leur valeur moyenne de manière à *décrire et comprendre* :

- (i) la distribution des paramètres physiques (essentiellement la vitesse turbulente) et biologiques à micro-échelle,

- (ii) la nature du couplage entre physique et biologie aux plus petites échelles d'espace et de temps qui sont les échelles significantes pour les organismes planctoniques,
- (iii) le comportement d'un organisme planctonique (une cellule phytoplanctonique ou un copépode) devant une ressource distribuée de manière hétérogène,
- (iv) l'impact de ces organismes, considérés en terme de comportement individuel et de distribution, sur les flux de matières au sein de l'écosystème pélagique.

Le développement de cette thématique, encore très peu abordée dans la communauté nationale comme internationale, a nécessité le développement de problématiques, d'outils originaux, tant technologiques que numériques, permettant d'envisager de manière spécifique les structures et les processus caractéristiques de la micro-échelle (typiquement < 1 mètre) inabordable *via* les techniques d'échantillonnage et les techniques d'analyse classiques. De plus, loin de chercher à devenir *le* spécialiste du compartiment biologique *x* au sein d'un écosystème *y*, ma démarche scientifique a été menée dans un cadre pleinement systémique qui m'a amené à considérer un continuum de compartiments biologiques (depuis la nano- jusqu'à la macrofaune) au sein d'écosystèmes aquatiques (marin, fluvial et lacustre), pélagiques et benthiques fondamentalement différents d'un point de vue structurel comme fonctionnel (Fig. 1).

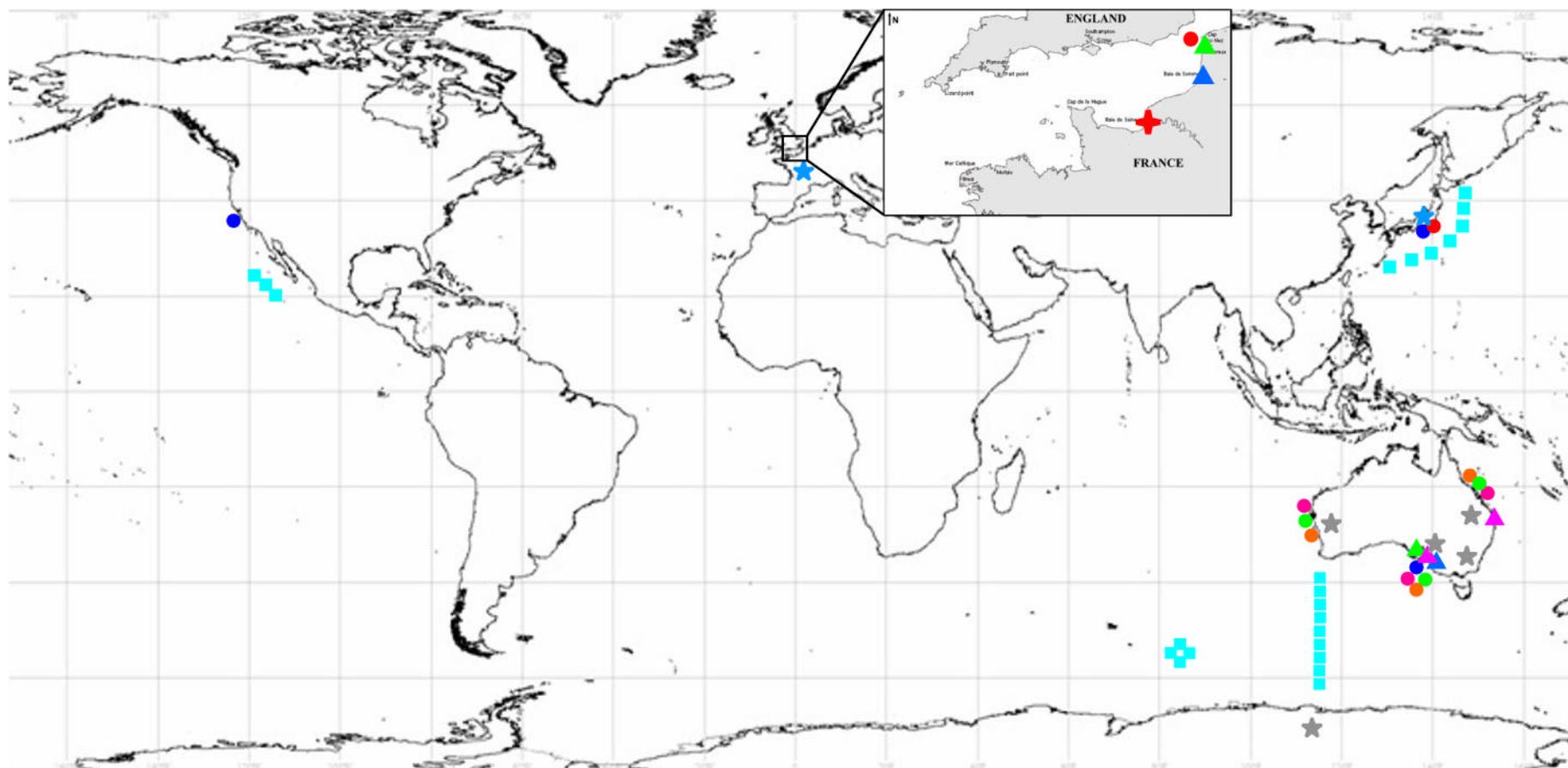


Fig. 1. Illustration de la diversité des environnements envisagés à l'échelle mondiale dans le cadre de ce travail. Les travaux conduits en milieu marin sont identifiés par des cercles (côtier), des carrés (hauturier) et des triangles (intertidal), en milieu fluvial par des croix et en milieu lacustre par des étoiles. En milieu côtier les codes couleurs correspondent à des environnements eutrophisés à fort hydrodynamisme (rouge), eutrophisés à faible hydrodynamisme (bleu foncé), des herbiers (vert), des récifs rocheux ou coralliens (orange) et des mangroves (rose). En milieu intertidal les codes couleurs correspondent aux travaux conduits sur des sédiments sableux (vert), vaseux (bleu) et spécifiquement dans des mangroves (rose). Les symboles gris correspondent aux travaux en cours de développement.

5. VARIABILITE DES PARAMETRES PHYSIQUES, CHIMIQUES ET BIOLOGIQUES A MICRO-ECHELLE

La compréhension de la structure et du fonctionnement d'écosystème aussi complexes que les écosystèmes côtiers passe nécessairement par la description de la distribution à micro-échelle des paramètres physiques, chimiques et biologiques qui les caractérisent ainsi que leurs dynamiques spatiale et temporelle. C'est en effet aux plus petites échelles d'espace et de temps que les processus les plus à même d'influencer les organismes à la base du fonctionnement des écosystèmes marins se produisent, *e.g.* infection virale, lyse bactérienne, absorption de sels nutritifs, rencontre proie-prédateur, rencontre mâle-femelle. Dans ce cadre, un intérêt tout particulier a été porté à la nature de la turbulence à micro-échelle dont le rôle dans la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins n'est plus à démontrer (*e.g.* Marrasé *et al.*, 1997). Cette turbulence a un impact non négligeable sur la distribution des différents compartiments constitutifs du réseau trophique planctonique tels que (i) les sels nutritifs, éléments clés à la croisée des réseaux trophiques autotrophes et microbiens, (ii) les bactéries et autotrophes benthiques et pélagiques respectivement à l'origine de la minéralisation de la matière organique et de l'assimilation de la matière inorganique, et enfin (iii) le zooplancton, voie d'entrée de la matière organique autotrophe dans les niveaux trophiques supérieurs.

5.1. Physique

A ce jour, mis à part en physique de l'atmosphère (*e.g.* Frisch, 1995), et ce depuis les travaux fondateurs de Kolmogorov (Kolmogorov, 1941, 1962), la turbulence a toujours été considérée comme un processus homogène, et introduite *de facto* en terme de moyenne dans les différents travaux destinés à en estimer les effets biologiques et écologiques (*e.g.* Rotschild & Osborn, 1988 ; Kiørboe & Saiz, 1995). Toutefois, un profil vertical du taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente ϵ , estimée à partir de mesures de cisaillement turbulent fournies par le profileur à haute fréquence "TurboMAP" (Fig. 2) sur lequel a porté une partie de mon travail postdoctoral, est caractérisée par son intermittence (*i.e.* quelques valeurs très fortes surimposées sur un grand nombre de valeurs faibles ; Fig. 3). Toute hypothèse d'homogénéité, considérant que le taux de dissipation moyen, ϵ_0 , est représentatif du processus turbulent devient dès lors obsolète. Une analyse détaillée des fluctuations observées suivant les techniques détaillées dans Seuront *et al.* (1999) a ainsi pu confirmer cette

observation de manière quantitative (Fig. 4). En outre, il apparaît que le caractère intermittent de la turbulence océanique est en tout point similaire à celui de la turbulence atmosphérique (Seuront *et al.*, 2004a ; Fig. 4).



Fig. 2. Visualisation du capteur de cisaillement turbulent (cercle blanc) sur la partie antérieure du profileur à haute fréquence (256 Hz) "TurboMAP". Une description plus détaillée du profileur "TurboMAP" sur lequel a porté une partie de mes recherches post-doctorales sera fournie dans la section 3.1.

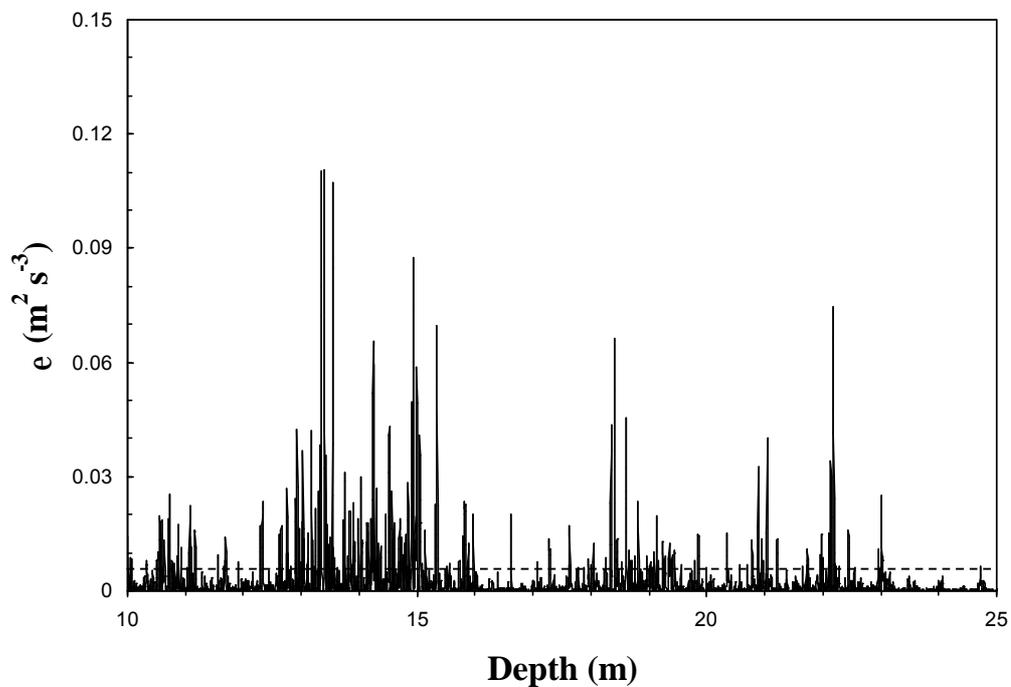


Fig. 3. Profil vertical du taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente, estimée à partir des mesures de cisaillement turbulent fournies par le profileur à haute fréquence "TurboMAP". Les pointillés représentent la moyenne, e_0 , du profil (d'après Seuront *et al.*, 2004a).

Dès lors, un des problèmes majeurs à résoudre pour la bonne conduite de toute investigation des effets de la turbulence sur les organismes planctoniques est de comparer le caractère intermittent des fluctuations de l'énergie cinétique turbulente estimées *in situ* et au laboratoire. Dans ce cadre, des mesures de vitesses turbulentes ont été réalisées par vélocimétrie à fil chaud à haute fréquence (100 Hz) derrière une grille de PVC destinée à casser le flux laminaire créé dans le canal hydrodynamique de la Station Marine de Wimereux ; le protocole expérimental et le bien fondé de ces résultats sont décrits et discutés dans Seuront *et al.* (2001). Il apparaît ainsi, d'une part que le caractère intermittent de la distribution de l'énergie cinétique turbulente est qualitativement comparable à celui de la turbulence *in situ* (Figs. 3 & 5), et d'autre part que sa structure statistique ne peut en aucun cas se distinguer de celle de la turbulence atmosphérique et océanique *in situ*.

Ce travail a ainsi permis de mettre en évidence (i) le caractère universel de la turbulence via l'extrême similitude entre intermittences atmosphérique et océanique et (ii) de valider un système expérimental permettant de créer une turbulence pleinement intermittente et, de facto, réaliste.

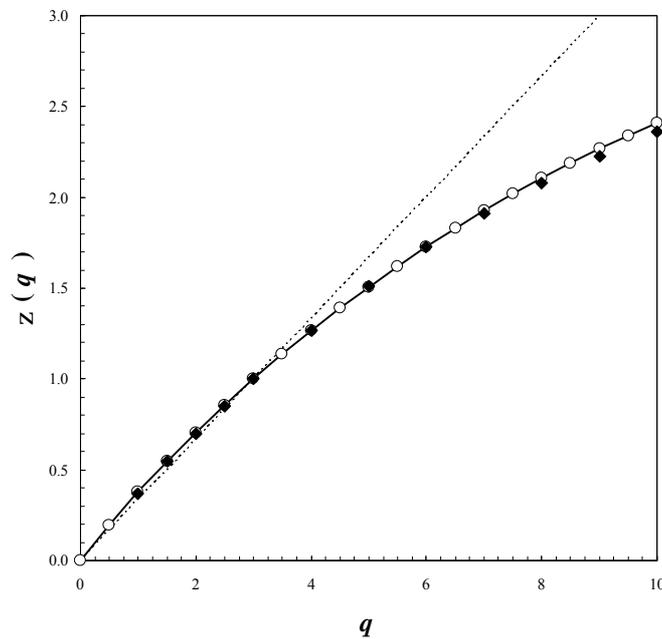


Fig. 4. La fonction $\zeta(q)$ dont la non linéarité permet de mettre en évidence le caractère intermittent des fluctuations de l'énergie cinétique turbulente, en particulier par comparaison avec la ligne en pointillés correspondant à la forme théorique de la fonction $\zeta(q)$ dans le cas d'une turbulence homogène. La ligne continue représente la fonction $\zeta(q)$ obtenue pour la turbulence atmosphérique (Schmitt *et al.*, 1996), les symboles noirs la fonction $\zeta(q)$ obtenue à partir de mesures *in situ* de l'énergie cinétique turbulente *via* le profileur "TurboMAP" et les symboles ouverts la fonction $\zeta(q)$ obtenue à partir de la turbulence générée au laboratoire et mesurée par vélocimétrie à fil chaud (d'après Seuront *et al.*, 2004a).

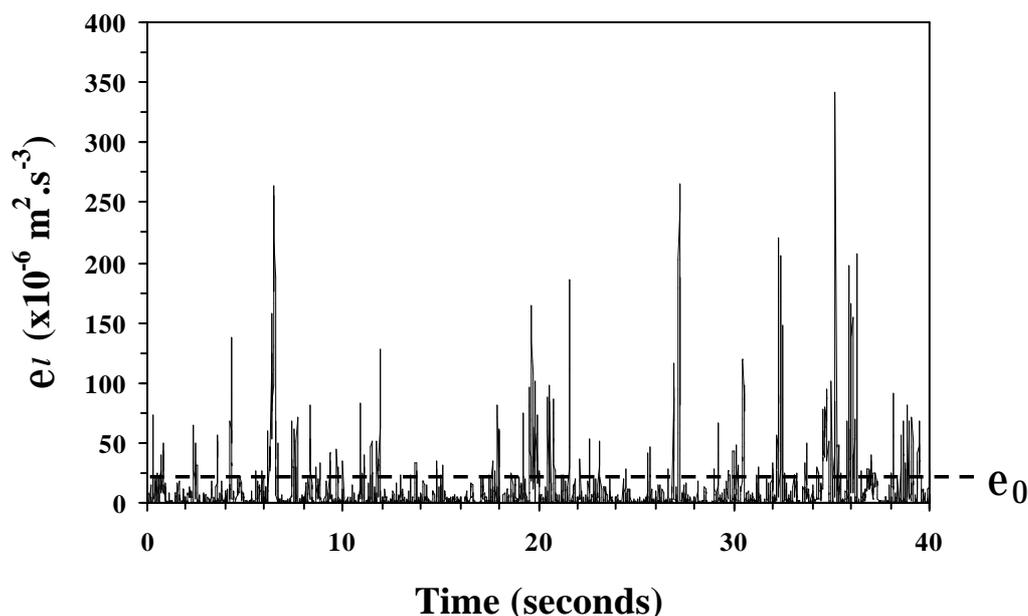


Fig. 5. Série temporelle du taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente, généré au laboratoire derrière une grille dans un canal hydrodynamique et estimé à partir de mesures de vitesse turbulente mesurée par vélocimétrie à fil chaud à 100 Hz. Les pointillés représentent la moyenne, e_0 , du profil. On notera la similitude entre le caractère intermittent des figures 3 et 5 (d'après Seuront *et al.*, 2001).

5.2. Chimie

L'estimation de la distribution spatio-temporelle des sels nutritifs est une problématique capitale en écologie marine. En effet, si les sels nutritifs sont distribués de manière plus hétérogène qu'homogène, l'estimation de flux tels que la production phytoplanctonique nouvelle pourrait être biaisée dans de nombreux environnements, tout particulièrement dans les eaux côtières où la variabilité des processus physiques et biologiques est généralement très élevée (*e.g.* Mackas *et al.*, 1985).

Dans ce cadre, et compte tenu de la nature fortement dissipative de la plupart des environnements marins, il a été nécessaire de développer une méthode d'échantillonnage des sels nutritifs qui soit compatible avec une étude à micro-échelle. Cette méthode consiste à pomper en continu de l'eau de mer *via* un tube de faible diamètre (1,5 mm) et à faible débit (0.80 ml min^{-1}) pour s'affranchir de tout artefact associé à d'éventuel processus de mélange/diffusion turbulente. Cette eau est ensuite envoyée directement dans un autoanalyseur Technicon II interfacé avec un PC. Les concentrations en nitrites, nitrates et

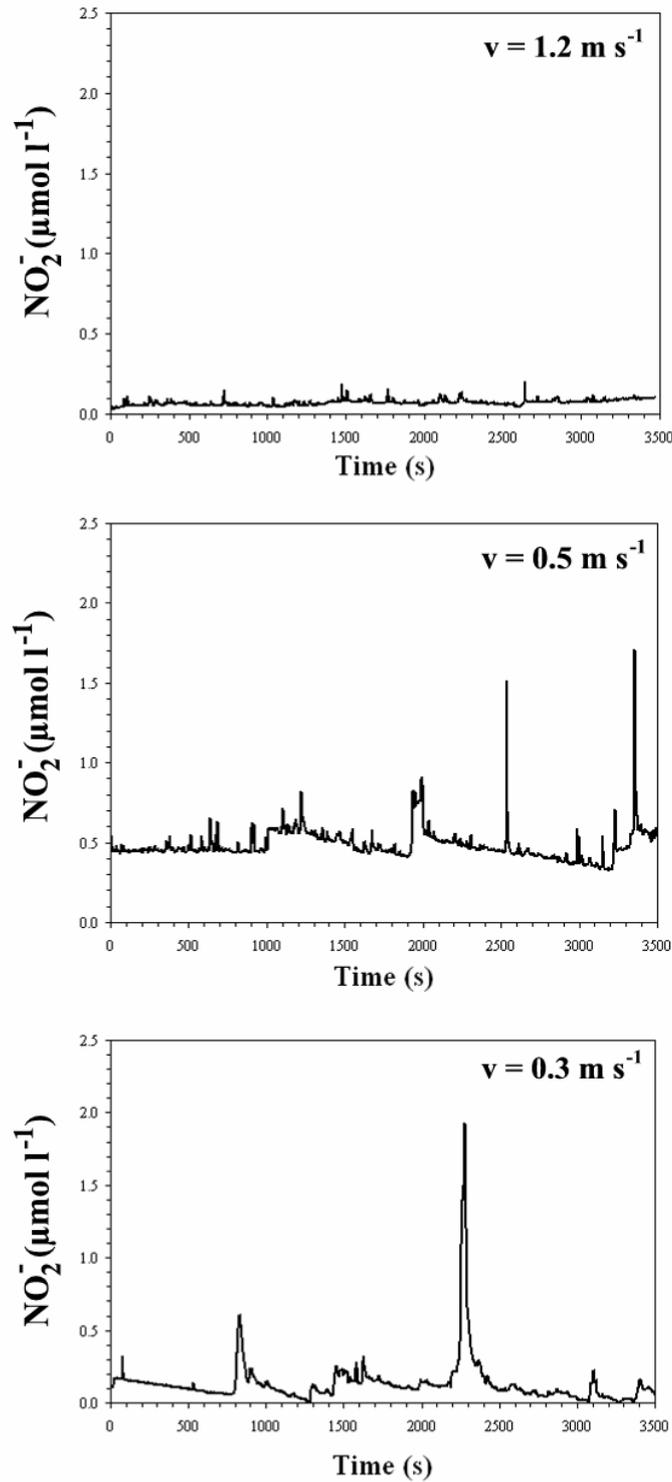


Fig. 6. Séries emporelles de la concentration en nitrites, enregistrée à une fréquence de 0.3 Hz dans les eaux côtières de la Manche orientale dans 3 conditions hydrodynamiques distinctes. Il apparaît très clairement que les distributions sont d'autant plus intermittentes que la vitesse du courant est faible, indiquant une homogénéisation dans des conditions de forçage hydrodynamique forte (modifié d'après Seuront *et al.*, 2002).

ammonium sont ainsi acquises en temps réel avec une résolution temporelle de 0,33 Hz (Seuront *et al.*, 2002). Une telle stratégie d'échantillonnage peut être utilisée dans un cadre Lagrangien (dérive) comme Eulérien (point fixe). Dans un cadre Eulérien, et compte tenu des vitesses de courants mesurées en Manche orientale, une résolution temporelle de 0,33 Hz correspond à une résolution spatiale comprise entre 0.2 et 3 m, la rendant de fait pleinement compatible avec la micro-échelle (Seuront *et al.*, 2002). En outre, l'analyse détaillée des séries temporelles acquises *via* le système décrit ci-avant a permis de mettre en évidence (i) une absence d'homogénéité dans la distribution temporelle des nitrites, des nitrates et de l'ammonium, (ii) une diminution de l'hétérogénéité dans des conditions de turbulence forte suggérant un contrôle physique de la distribution des sels nutritifs à micro-échelle (Seuront *et al.*, 2002 ; Fig. 6).

5.3. Biologie

Une hypothèse implicite à la majeure partie des travaux ayant porté sur la distribution des organismes planctoniques est leur homogénéité à des échelles inférieures au mètre, soit la micro-échelle qui nous intéresse ici (Mackas *et al.*, 1985). Deux limitations intrinsèques peuvent ici être considérées pour expliquer cette situation. Tout d'abord le manque de systèmes de prélèvement compatibles avec la micro-échelle, mais aussi le temps nécessaire à prélever et analyser la multitude d'échantillons nécessaires pour envisager une quelconque structure à micro-échelle. Ainsi, dans des écosystèmes aussi importants que les écosystèmes côtiers et intertidaux en terme de fixation de carbone atmosphérique (Blumenshine *et al.*, 1997 ; Cloern, 2001), le développement de thématiques de recherche spécifiquement destinées à aborder la distribution à micro-échelle de compartiments clés (virus, bactéries, autotrophes et hétérotrophes) a été réalisé simultanément à la mise en place :

- (i) de systèmes d'échantillonnages à haute résolution spatiale et/ou temporelle,
- (ii) de techniques de laboratoire compatibles avec le grand nombre de prélèvements générés par un échantillonnage à haute fréquence,
- (iii) de techniques d'analyse numérique permettant de caractériser de manière simple et directe la nature des distributions observées.

a. Développement technologique et thématique

Ecosystèmes benthiques intertidaux

Alors que l'échelle du m² a la plus souvent été considérée comme la plus petite en écologie terrestre (He *et al.*, 1994) comme en écologie benthique (MacIntyre & Cullen, 1996 ; Blanchard & Bourget, 1999), une stratégie d'échantillonnage basée sur l'échantillonnage régulier de 225 carottes de sédiment a été mise en place spécifiquement pour accéder aux échelles inférieures à 1 m (Fig. 7). La résolution spatiale de l'échantillonnage a été définie suite à une étude préliminaire révélant une stabilité de la variance (en terme de contenu du sédiment superficiel en chlorophylle et en bactéries) pour des échelles inférieures à 5 cm pour des sédiments sableux et de 6 cm pour des sédiments sablo-vaseux.

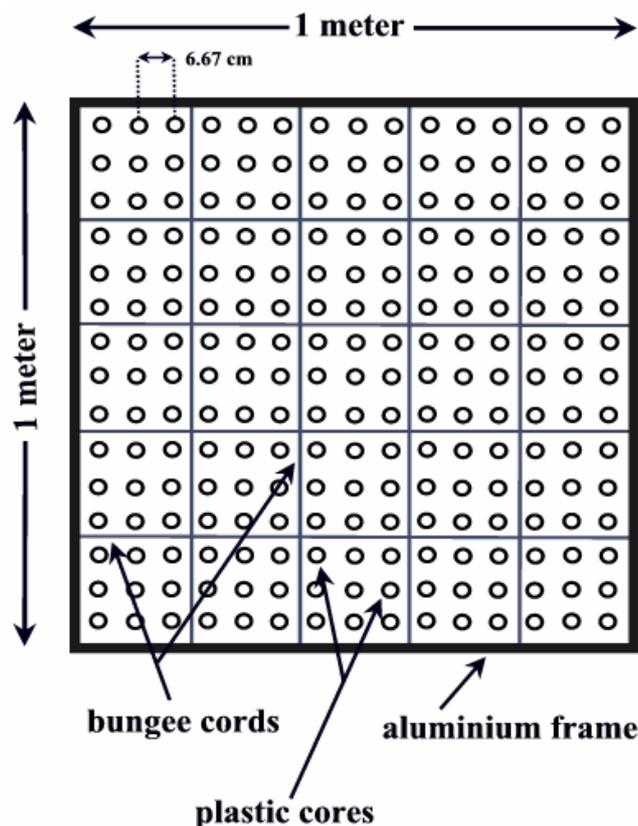


Fig. 7. Illustration du mode d'échantillonnage du sédiment superficiel adapté à la micro-échelle (d'après Seuront & Spilmont, 2002).

Cette stratégie d'échantillonnage a été appliquée à la distribution de la biomasse chlorophyllienne microphytobenthique à différents moments du cycle saisonnier et du cycle de marée pour estimer l'impact de processus caractéristiques de la grande échelle (e.g. durée d'émergence/immersion associée au cycle de marée) sur la variabilité à micro-échelle. Cette étude a été réalisée sur deux sites structurellement et fonctionnellement différents : l'estran sableux exposé de Wimereux et l'estran sablo-vaseux abrité de la Baie de Somme (Le Crotoy), entre septembre 2001 et septembre 2003. Parallèlement, une étude ponctuelle a été réalisée en septembre 2002 sur le site de la Baie de Somme au cours de laquelle la concentration en lipides (considérés comme un marqueur de la matière organique), l'abondance bactérienne totale et celle de 5 morphotypes bactériens, la biomasse chlorophyllienne microphytobenthique et l'abondance de l'amphipode *Corophium* sp. ont été considérées sur un même lot de carottes échantillonnées.

Il a ainsi été possible de montrer que la distribution des lipides, des bactéries, du microphytobenthos et de *Corophium* était très hétérogène et caractérisée par la présence de gradients locaux entre des 'points chauds' et des 'points froids' de fortes et faibles concentrations (Fig. 8). De plus, toutes ces distributions présentent une organisation spatiale très spécifique caractérisée en terme d'autocorrélation spatiale, d'invariance d'échelle et de distribution de probabilité (Seuront & Spilmont, 2002 ; Seuront & Leterme, 2005). Aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre microphytobenthos, bactéries et lipides à l'échelle de notre quadrat. En revanche, une étude plus fine a montré que ces paramètres pouvaient être corrélés localement de manière significative. En particulier, l'étude des relations entre l'abondance de l'amphipode *Corophium* et ces trois paramètres suggère une consommation préférentielle des bactéries par cet amphipode dans les zones riches en matière organique. Enfin, une étude bibliographique exhaustive a montré que 49 % des mesures de variabilité réalisées en un même point à l'échelle semi-annuelle et annuelle étaient inférieures à la variabilité mise en évidence à partir de 225 échantillons prélevés à micro-échelle (Seuront & Spilmont, 2002).

De manière plus spécifique, ce travail a mis en évidence des différences fonctionnelles fondamentales entre les distributions de la biomasse chlorophyllienne sur un estran sableux exposé et un estran vaso-sableux abrité. Ainsi dans un sédiment sableux exposé, la biomasse chlorophyllienne et sa distribution spatiale sont contrôlées par les dépôts phytoplanctoniques *via* la durée de l'immersion. Par contre, dans un sédiment vaso-sableux exposé c'est

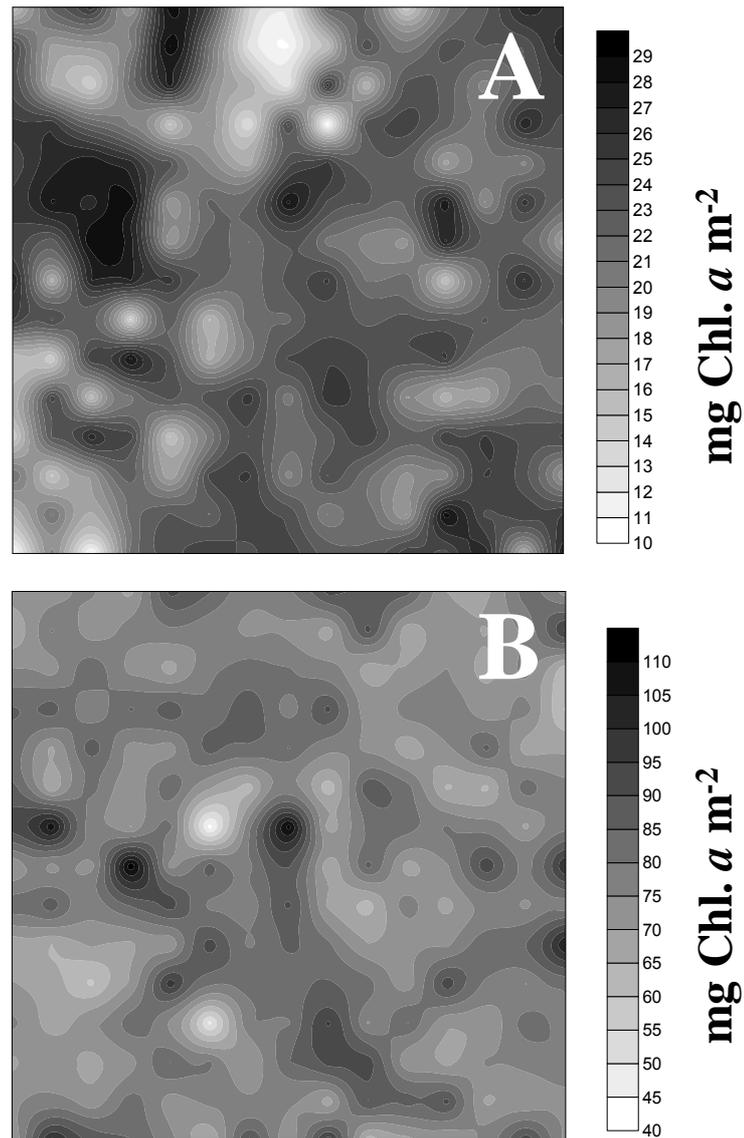


Fig. 8. Distribution de la biomasse chlorophyllienne dans des sédiments superficiels sableux (A, estran de Wimereux) et sablo-vaseux (B, estran de Le Crotoy, Baie de Somme) ; d'après Seuront & Leterme (2005).

le temps d'émersion qui contrôle la distribution de la biomasse, cette distribution étant uniforme juste après l'émersion mais très hétérogène à la fin de l'émersion. Enfin, cette hétérogénéité, beaucoup plus marquée au printemps qu'à l'automne semble être associée à l'intensité de la pression de broutage exercée par l'amphipode *Corophium*.

Ce travail suggère donc que la distribution à micro-échelle des organismes benthiques intertidaux est contrôlée directement par des processus caractéristiques de la micro-échelle (e.g. compétition, prédation) et indirectement par des processus caractéristiques de la grande échelle (e.g. cycle de marée et cycle saisonnier).

Ecosystèmes pélagiques côtiers

Lors de mon travail de thèse, mes travaux sur la distribution de la biomasse phytoplanctonique ont porté sur l'analyse de séries temporelles de fluorescence, enregistrée *via* un fluorimètre associé à une sonde CTD. Les plus petites échelles atteintes dans ce cadre étant de l'ordre de 20 cm, mon travail post-doctoral a, en partie, consisté à contribuer à la phase finale du développement d'un profileur multi-paramètre à haute fréquence (256 Hz), "TurboMAP" (Wolk *et al.*, 2002). Ce système autorise une résolution spatiale de l'ordre de 3 cm pour la température, la salinité, le cisaillement turbulent, la fluorescence et la turbidité (*cf.* section 3.1 pour plus de détails). Toutefois, ces échelles sont encore largement supérieures aux plus petites échelles influencées par les fluctuations de vitesse turbulente (*i.e.* l'échelle de Kolmogorov l_k où les effets de la viscosité ne sont plus négligeables et commencent à limiter les processus de diffusion turbulente) et, *de facto*, aux plus petites échelles où les processus turbulents sont susceptibles d'influencer la distribution du phytoplancton.

J'ai ainsi initié en 2000 en collaboration avec H. Yamazaki (Tokyo University of Marine Science and Technology, Japon), J.G. Mitchell (Flinders University, Australie), deux compagnies d'ingénierie océanographique japonaise (Alec Electronics Inc.) et canadienne (Roackland Oceanographic Services Inc.) le développement d'un profileur permettant d'effectuer des mesures de fluorescence à 512 Hz sur le principe d'une excitation de la chlorophylle par une diode laser. Cette démarche a abouti en 2001 à un premier prototype très rudimentaire (Fig. 9a) dont la vitesse de chute n'était pas contrôlable et dépourvu de capteur de pression (la profondeur était fournie par un mini-capteur de pression scotché sur le côté du fluorimètre). En 2004, ce prototype est devenu "FluoroMAP" (Fig. 9b) équipé d'un capteur de pression intégré (Fig. 9c) et dont la vitesse de chute est parfaitement stable, contrôlée et fixée à 25 cm/s. La résolution spatiale effective de cet instrument est ainsi de 3 mm pour un volume de mesure de $\sim 1\mu\text{l}$. Ces spécificités techniques sont parfaitement compatibles avec un échantillonnage de la biomasse phytoplanctonique à des échelles caractéristiques de l'environnement des cellules phytoplanctoniques elles-mêmes.

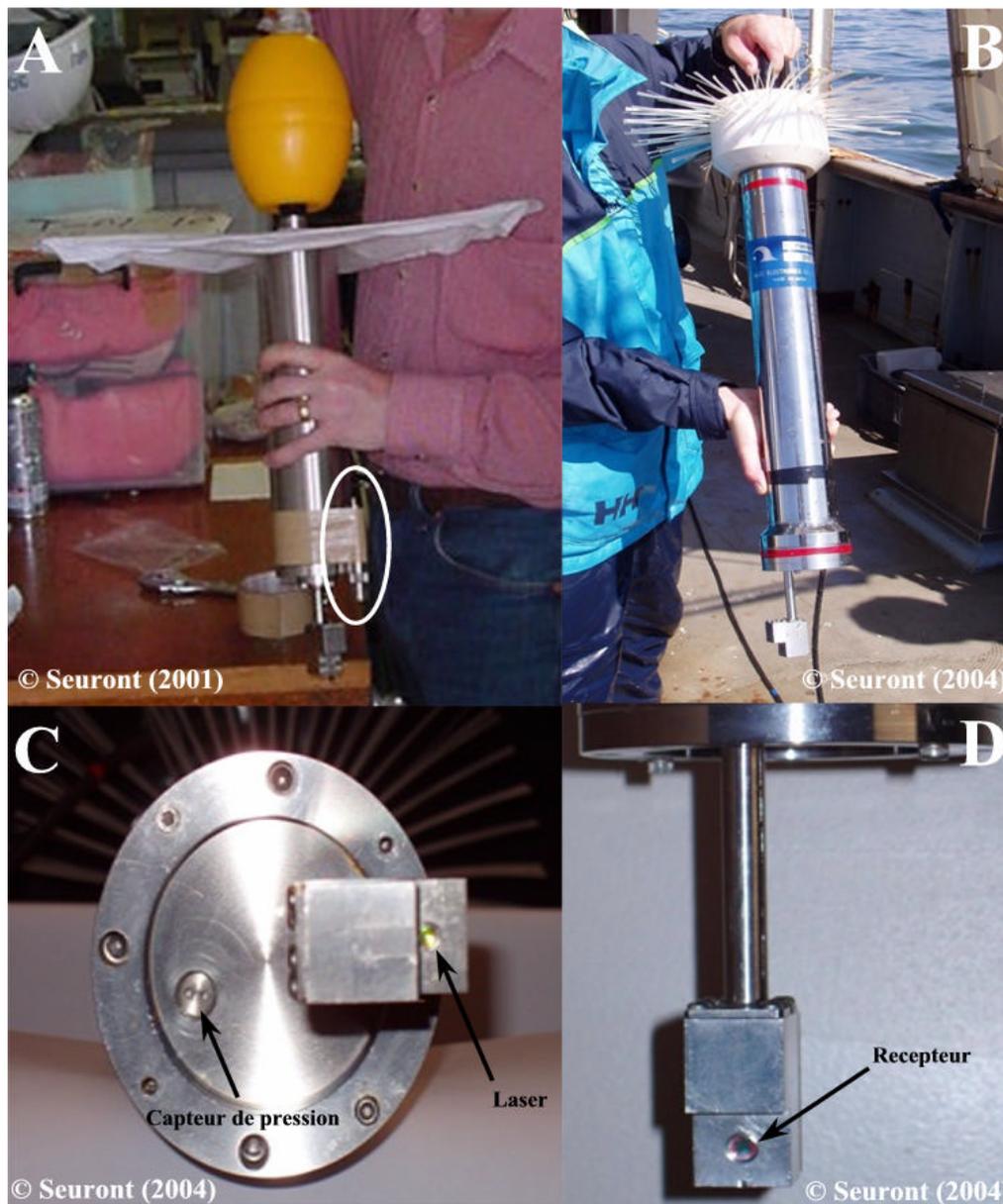


Fig. 9. Profileur de fluorescence à haute fréquence (512 Hz) “*FluoroMAP*”. (A) Prototype initial, associé à un capteur de pression externe. (B) Instrument final, incorporant un capteur de pression (C) et associant une diode émettrice laser bleue (C) et un récepteur (D) orientés perpendiculairement.

Cet instrument a dores et déjà été utilisé dans un grand nombre d’environnements côtiers (Baie de Tokyo, Japon ; Baie de Sagami, Japon ; Port Noarlunga, Australie ; Port River, Australie ; Manche orientale, France ; Baie de Seine, France) et lacustres (Lac Biwa, Japon ; Lac Pavin, France). Dans tous les cas les profils verticaux obtenus montrent une variabilité pouvant atteindre 1 à 4 ordres de grandeur (Figs. 10 & 11). Il est néanmoins indispensable de remarquer ici que cette variabilité est associée aux pics d’abondance locale, plus ou moins

nombreux, qui ne peuvent en aucun cas être détectés avec un fluorimètre traditionnel (Fig. 10).

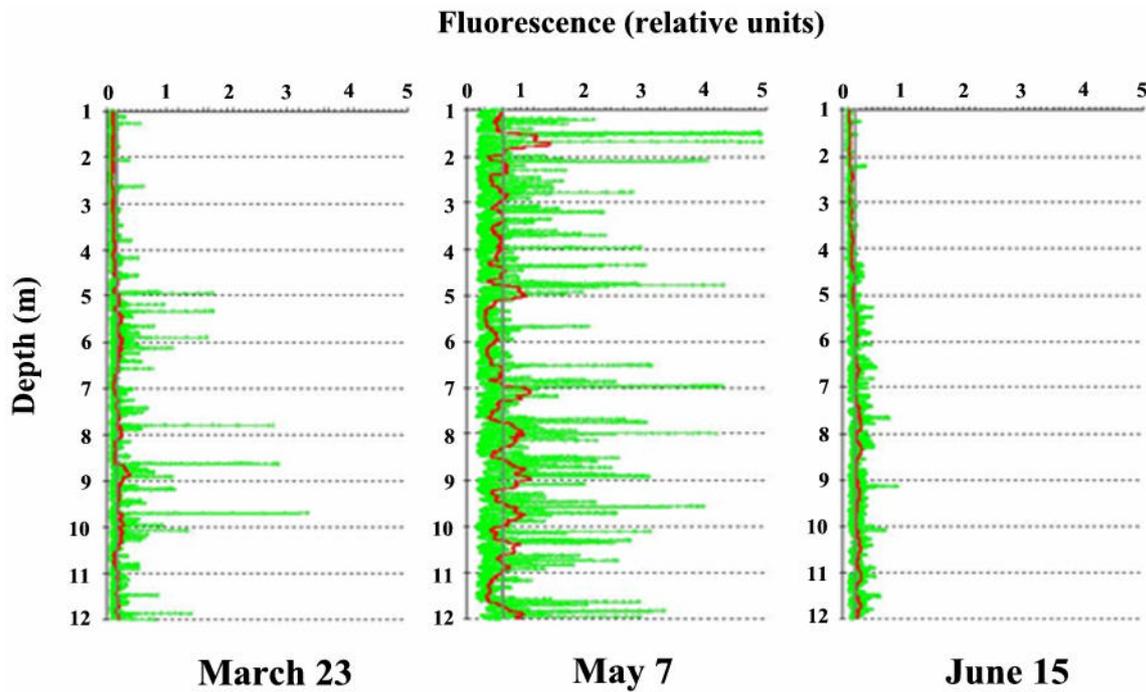


Fig. 10. Profils de fluorescence enregistrés avec le fluorimètre laser “*FluoroMAP*” à différents moments de l’efflorescence printanière dans les eaux côtières de la Manche orientale en 2004. Le trait rouge représente une moyenne mobile du signal original correspondant à la résolution spatiale des fluorimètres classiques, *i.e.* ~30 cm.

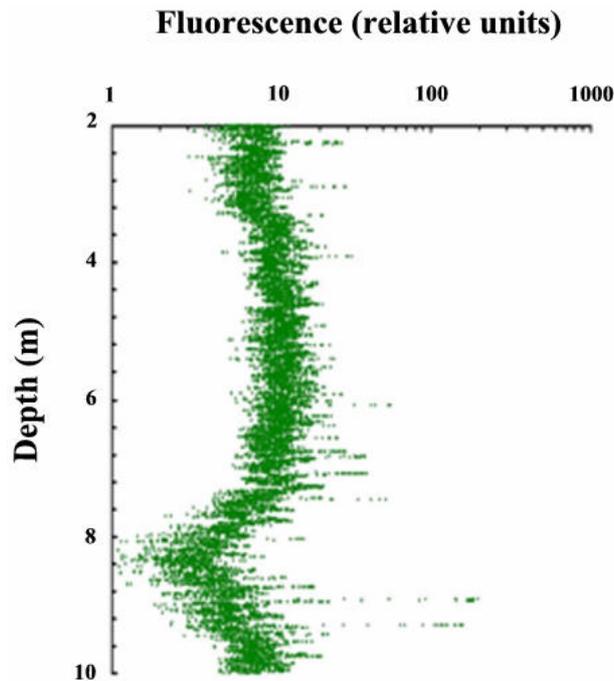


Fig. 11. Profil de fluorescence enregistré avec le fluorimètre laser “*FluoroMAP*” dans la Baie de Sagami (Japon) en Juillet 2001.

En outre, la variabilité observée présente une organisation très spécifique (Fig. 11). Ainsi, pour des échelles inférieures au mètre il est possible d'observer des pics équidistants, d'intensité croissante (Fig. 12a) ou des pics présentant une symétrie autour d'une valeur maximale (Fig. 12b). Les pics individuels peuvent aussi être symétriques, ou présenter une asymétrie vers le haut comme vers le bas.

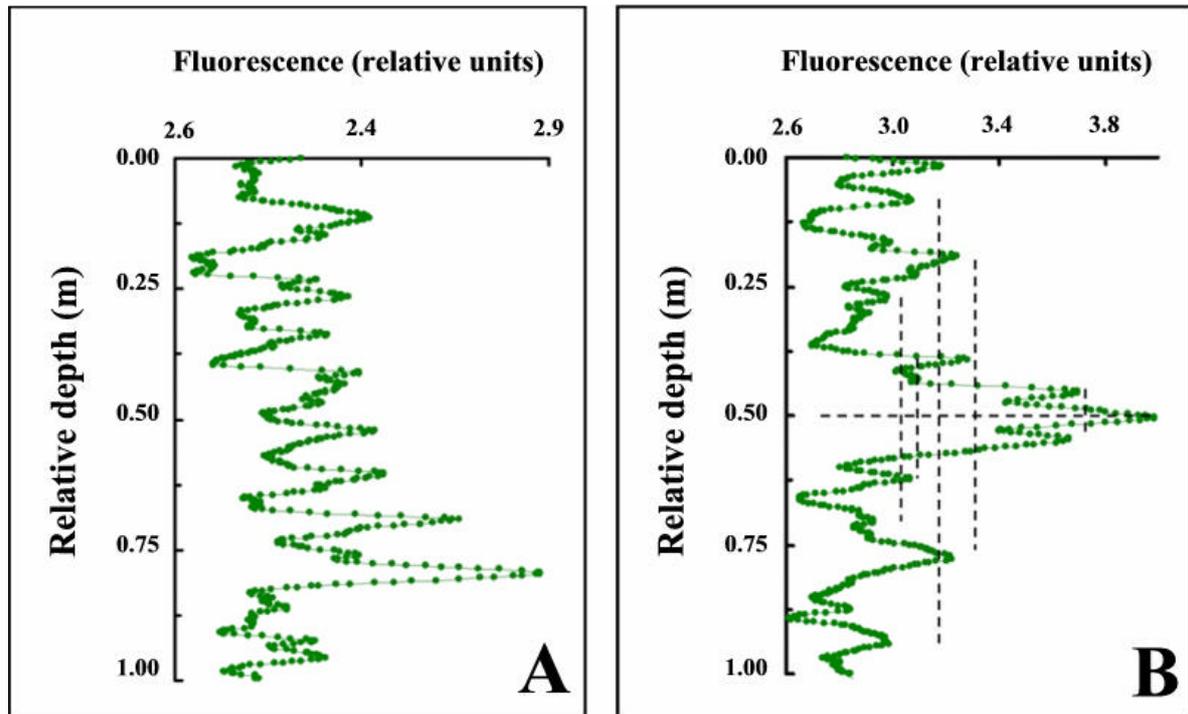


Fig. 12. Exemple de structures perceptibles à des échelles inférieures au mètre dans des profils de fluorescence enregistré avec le fluorimètre laser “*FluoroMAP*” dans la Baie de Sagami (Japon) en Juillet 2001.

Ces résultats démontrent (i) l'existence d'une variabilité pouvant atteindre de 1 à 4 ordres de grandeur dans la distribution de la biomasse phytoplanctonique à micro-échelle (ii) l'existence d'une structure à l'échelle du mm et du cm et (iii) le caractère fortement organisé de cette structure.

Toutefois, et ce malgré son caractère unique et novateur, un appareil tel que “*FluoroMAP*” présente encore quelques limitations majeures. La première est qu'il ne mesure qu'un seul paramètre biologique, la fluorescence. Nous verrons dans la section 3.1 comment cet inconvénient peut être contourné en couplant des capteurs physiques (température, salinité,

cisaillement turbulent) à des capteurs optiques (fluorescence et turbidité), il n'en reste pas moins impossible de coupler des mesures de plusieurs paramètres biologiques (e.g. abondances virales, bactériennes et phytoplanctoniques) à micro-échelle. La seconde est relative au caractère fondamentalement tridimensionnel du milieu marin qui n'a encore été abordé qu'indirectement *via* le développement de fluorimètre et d'échantillonneur bidimensionnels (e.g. Franks & Jaffe 2001 ; Waters *et al.*, 2003 ; Seymour *et al.*, 2004).

Deux échantillonneurs tri-dimensionnel, le “3DMapper” (Figs. 13 & 14) et le “Micro3DMapper” (Fig. 15) ont été développés dans le cadre d'une ACI « Jeune Chercheur » 2001-2003 intitulée “Hétérogénéité spatio-temporelle et dynamique planctonique à micro-échelle” dont j'étais le chef de projet. Le premier, le “3DMapper”, est basé sur un ensemble de 300 seringues de 50 ml, réparties sur 3 plaques de 100 seringues ; les plaques sont séparées de 20 cm et sur une même couche les seringues sont distantes les unes des autres de 5 cm. De part le volume échantillonné, ce système permet de mesurer sur un même échantillon les abondances virales, bactériennes, phyto- et zooplanctoniques, les concentrations en sels nutritifs, oxygène dissous et chlorophylle, et la viscosité de l'eau de mer.

Le “Micro3DMapper” a quant à lui été développé pour être plus compatible avec le compartiment microbien (virus, bactéries, phytoplanctones). Chacune des plaques de ce système contient 100 seringues de 1 ml séparées de 1 cm, et chaque plaque est distante de la suivante de 10 cm. Dans les deux cas, le remplissage des seringues est contrôlé par un système d'air comprimé (Fig. 15) ; la distance entre les plaques et la disposition des seringues ont été conçues de manière à minimiser toute perturbation de la zone échantillonnée.

A ce jour, les deux échantillonneurs ont été pleinement validés au laboratoire et *in situ*. Si les résultats du “Micro3DMapper” restent encore à analyser, l'utilisation du “3DMapper” au cours de l'efflorescence printanière dans les eaux côtières de la Manche orientale a montré (i) une distribution très hétérogène de la biomasse bactérienne, de la concentration en sels nutritifs et en chlorophylle (Figs. 16 & 18), et (ii) une occupation préférentielle des zones de fortes concentrations en chlorophylle par le copépode calanoïde *Temora longicornis* (Fig. 16) alors que le copépode *Acartia clausi* semble être distribué de manière uniforme.

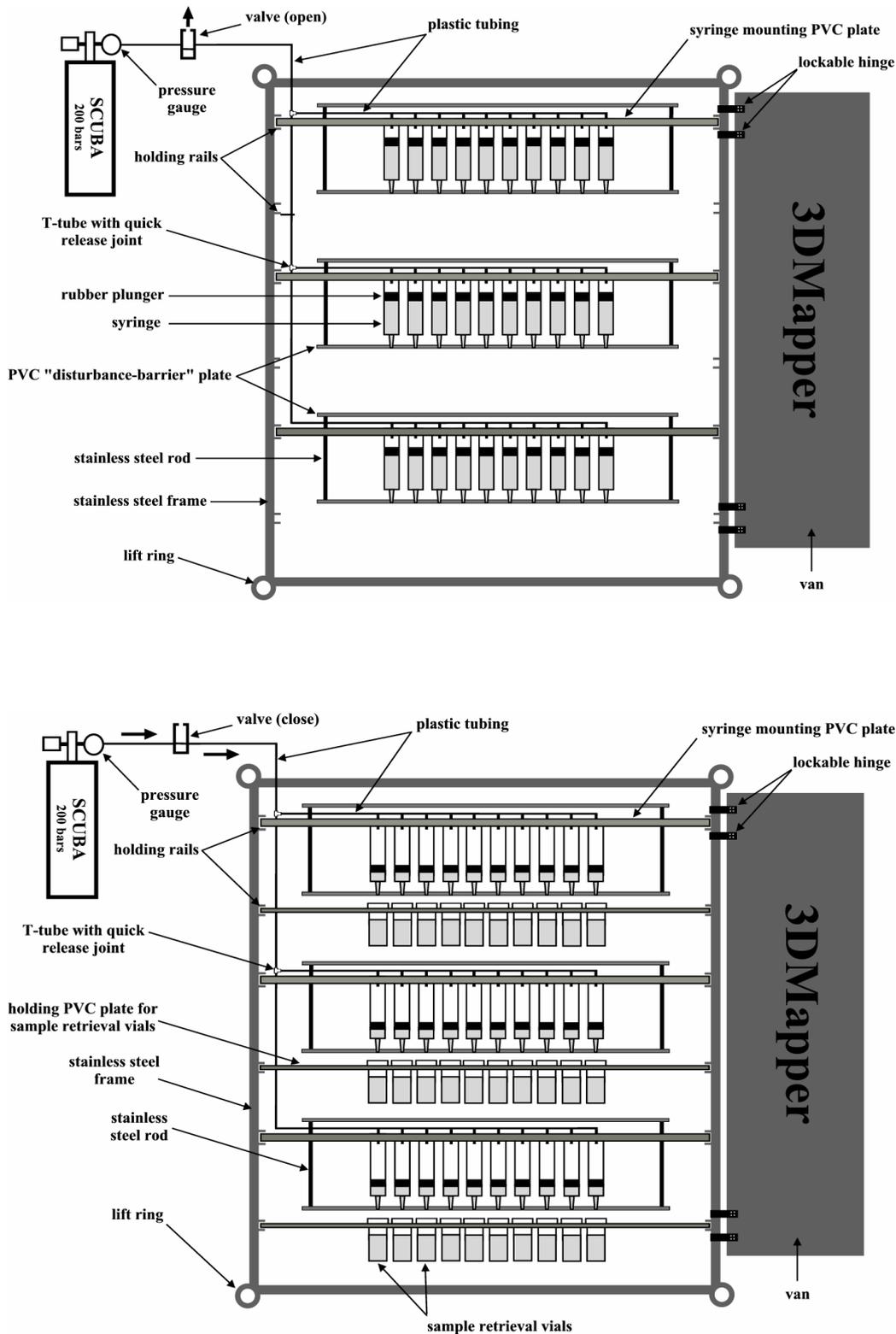


Figure 13. Représentation schématique du 3DMapper développé et construit à la Station Marine de Wimereux, lors du remplissage des 300 seringues sous l'effet de la pression hydrostatique (panneau supérieur) et lors de la récupération des échantillons sous l'effet de la mise sous pression du système (panneau inférieur) ; d'après Seuront & Menu (en préparation pour *Limnology & Oceanography : Methods*).

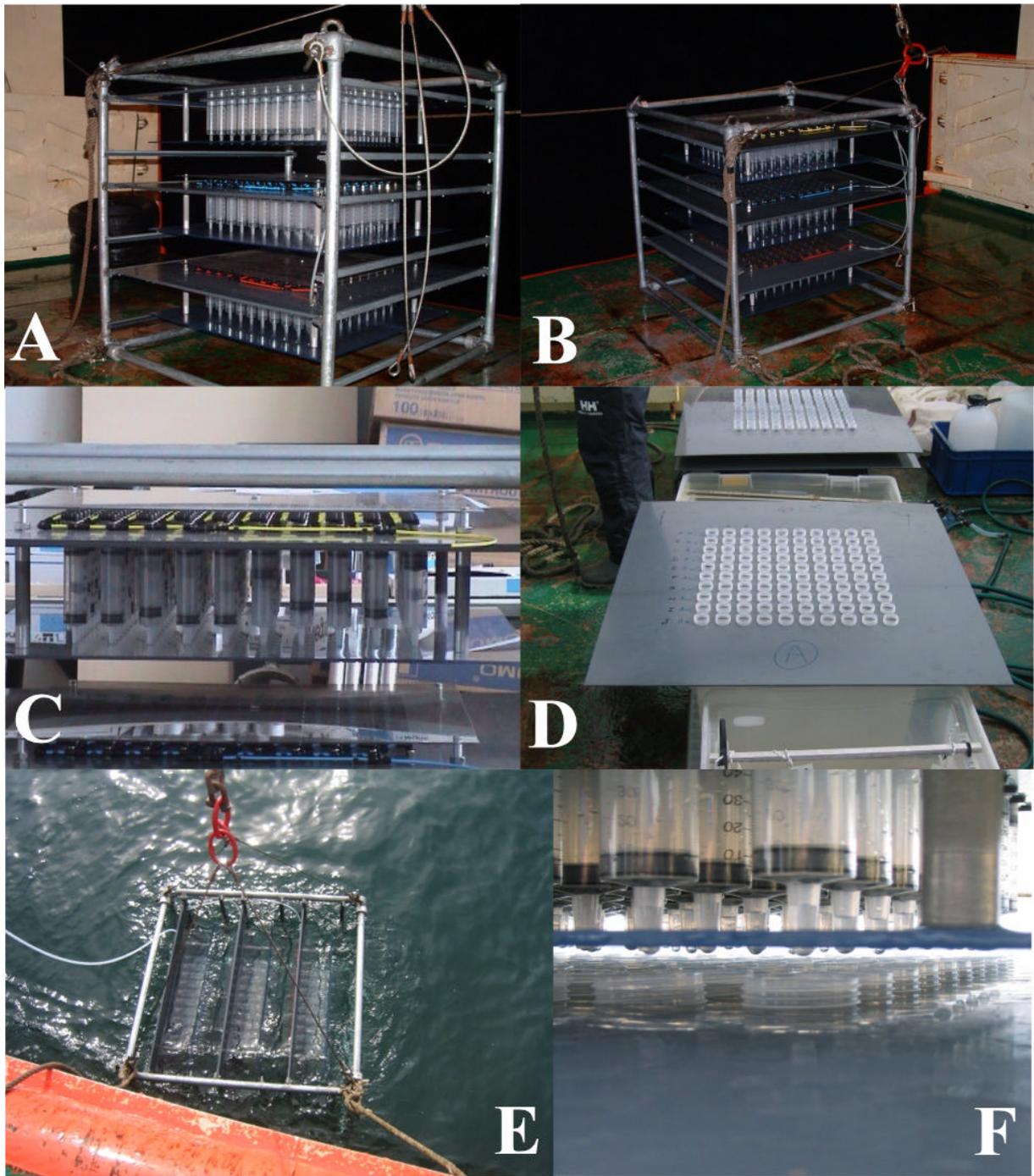


Figure 14. Photographies du “3DMapper” lors de son utilisation sur le navire océanographique « Côte de la Manche » au printemps 2004 (A, B et E). Une fois l’eau de mer pompée via trois groupes de 100 seringues de 50 ml (C), 3 plaques supportant chacune 100 pilluliers de 60ml (D) sont utilisées pour récupérer les échantillons des seringues (F) ; d’après Seuront & Menu (en préparation pour *Limnology & Oceanography : Methods*).



Fig. 15. Echantillonneur tridimensionnel “*Micro3DMapper*”, développé et construit à la Station Marine de Wimereux et dévoué spécifiquement à l’échantillonnage des virus, bactéries et cellules phytoplanctoniques. Chacune des trois couches est composée de 100 seringues de 1 ml séparées de 1 cm.

Le “3DMapper” et le “Micro3DMapper” représentent ainsi deux systèmes uniques et novateurs qui permettent d’aborder la micro-échelle non seulement d’un point de vue descriptif mais aussi de rendre compte d’interactions potentielles à cette échelle (e.g. infection virale, interaction proie-prédateur).

Une limitation intrinsèque de ce type d’échantillonnage est toutefois liée au nombre d’échantillons prélevés (300) à chaque utilisation du “3DMapper” et du “Micro3DMapper”, et de fait au temps d’analyse nécessaire pour traiter les échantillons. Dans ce cadre, il est apparu indispensable d’améliorer les techniques d’analyses, en particulier celles liées à l’extraction de la chlorophylle et la détermination de l’abondance bactérienne. La technique d’extraction classique à l’acétone a ainsi été remplacée par une technique basée sur l’utilisation du N,N-DiméthylFormamide qui ne nécessite ni broyage, ni centrifugation et limite le temps d’extraction à une heure. Le gain de temps lié à ce changement de méthode a été estimé à plus de 75% pour l’extraction de la chlorophylle suite à une filtration sur filtre en fibre de verre, mais aussi pour l’extraction de la chlorophylle contenu dans le sédiment ou le tractus digestif de crustacés zooplanctoniques.

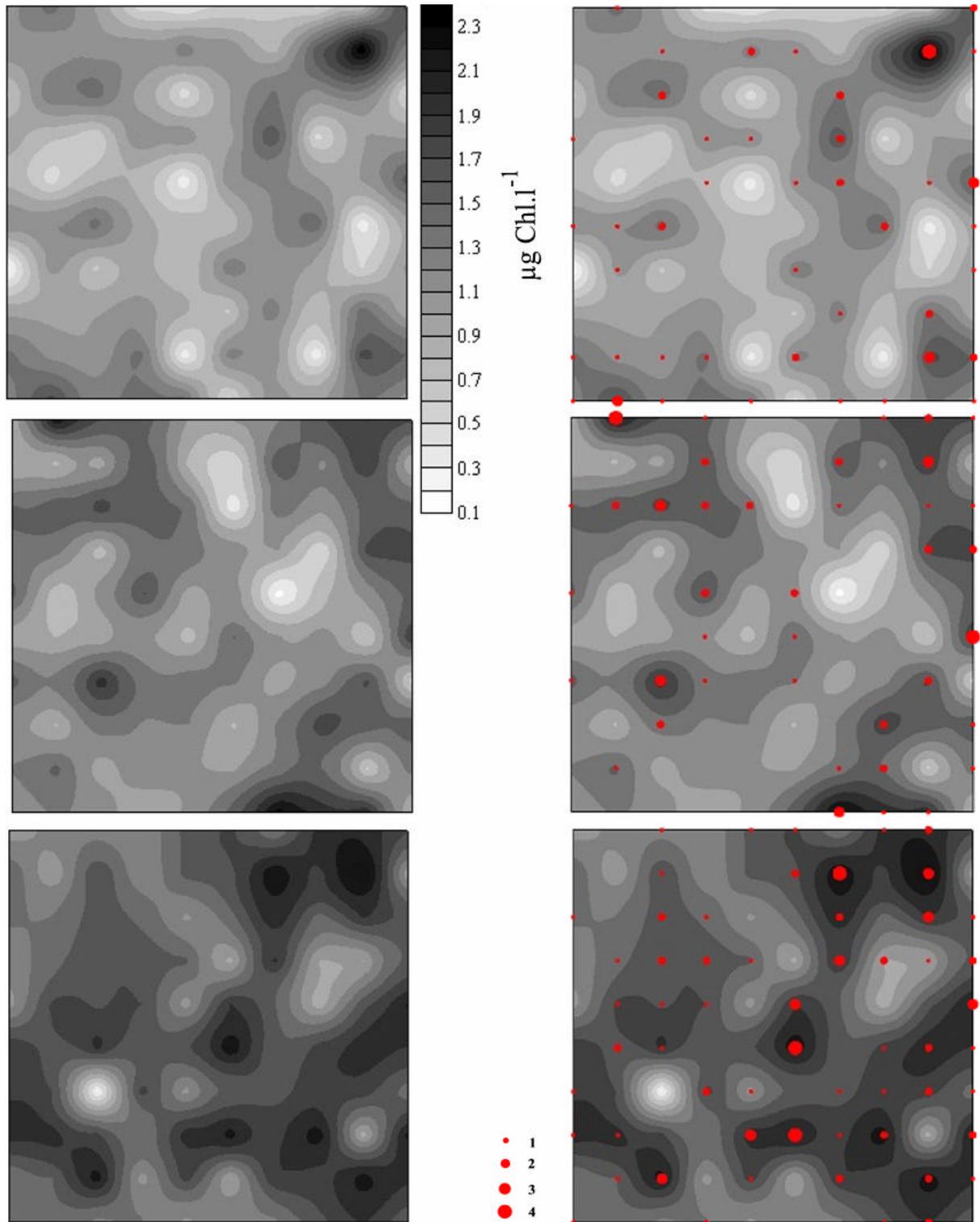


Fig. 16. Distribution de la biomasse chlorophyllienne (à gauche) et de l'abondance du copépode calanoïde *Temora longicornis* (à droite) sur les 3 plaques du "3DMapper" lors d'un échantillonnage conduit en Manche orientale au printemps 2004. Les points rouges correspondent au nombre d'individus comptés dans chaque échantillon de 50 ml.

Ensuite, les comptages phytoplanctoniques en microscopie inversée et bactériens en microscopie à épifluorescence ont été remplacés par l'utilisation de la cytométrie de flux qui présente le double avantage de limiter le temps d'analyse et d'avoir accès directement, *via* un marquage préalable de l'ADN au SYBR Green (Marie *et al.*, 1997), au niveau d'activité des bactéries (Lebaron *et al.*, 2001); les bactéries à faible teneur en ADN sont considérées comme des cellules dormantes ou sénescents alors que les bactéries à forte teneur en ADN sont considérées comme les plus actives (Seymour *et al.*, 2004 ; Fig. 17).

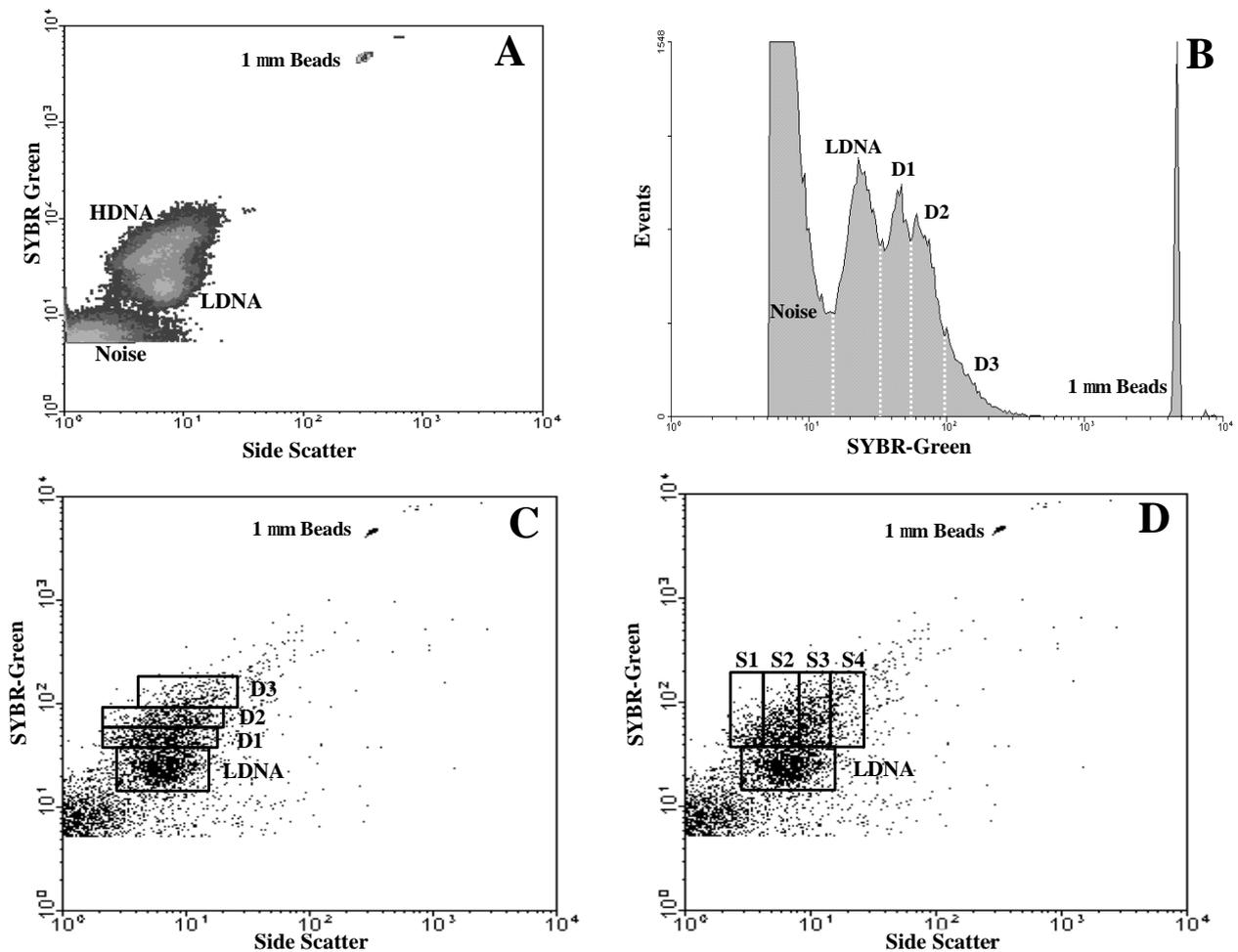


Fig. 17. Différentiation cytométrique des populations bactériennes. (A) Différenciation des populations de bactéries à forte teneur en ADN (HDNA) et à faible teneur en ADN (LDNA) dans une représentation de la fluorescence en fonction de la taille. (B) Histogramme de la fluorescence identifiant la population à faible teneur en ADN et les sous-populations à forte teneur en ADN (D1, D2, D3). (C) Représentation de la fluorescence en fonction de la taille permettant de différencier les populations LDNA, D1, D2 et D3 sur des critères de fluorescence. (D) Représentation de la fluorescence en fonction de la taille permettant de différencier les populations sur des critères de taille (d'après Seymour, Mitchell & Seuront, 2004).

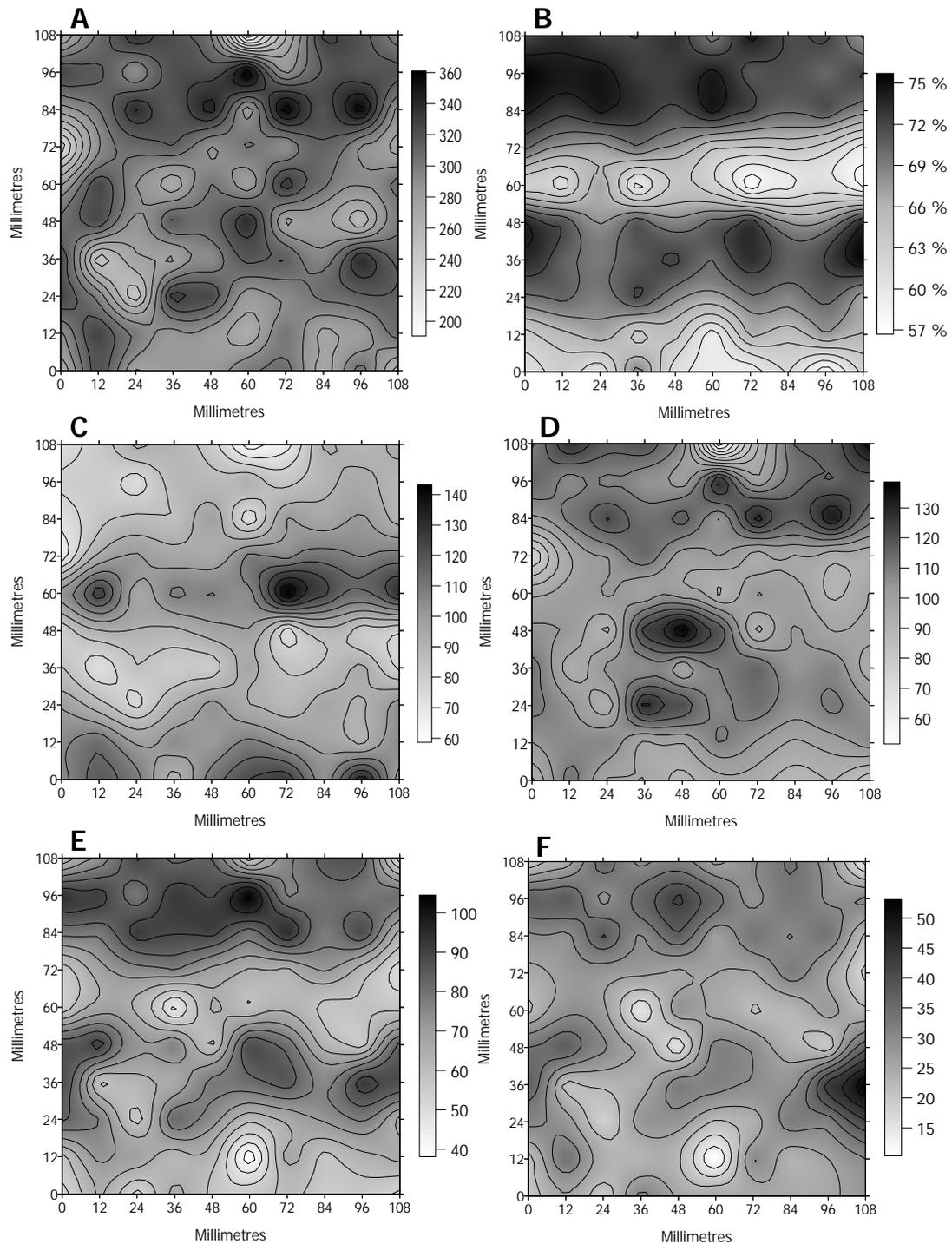


Fig. 18. Distribution spatiale de l'abondance bactérienne totale (A), du % de cellules à teneur élevée en ADN (B) et des populations LDNA (C), D1 (D), D2 (E) et D3 (F) ; d'après Seymour, Mitchell & Seuront (2004).

A ce stade préliminaire de l'exploitation des résultats des échantillonnages conduits avec le "3DMapper" et le "Micro3DMapper", il est doré et déjà possible de mettre en avant quelques unes des conséquences écologiques des différents patrons de distribution observés.

Ainsi, il apparaît que les populations bactériennes les plus structurées spatialement sont les plus actives (teneur en ADN élevée). De plus, s'il n'existe pas de corrélations significatives entre les différentes sous-populations de bactéries (Fig. 18) et de phytoplanctons (Fig. 19). L'analyse des corrélations locales (*cf.* section 3.2.b) montre des corrélations positives et négatives entre sous-populations bactériennes, mais uniquement des corrélations négatives entre sous-populations phytoplanctoniques. Ces résultats qui nécessitent d'être analysés plus avant suggèrent néanmoins que les sous-populations bactériennes occupent l'espace en fonction de critères d'exclusion et de coopération. En revanche, les sous-populations phytoplanctoniques semblent s'organiser uniquement sur des critères d'exclusions spatiales. La confrontation des résultats correspondant à chacun des paramètres envisagés, notamment la concentration en sels nutritifs, permettra de confirmer (ou d'infirmer) ce qui pourrait être proposé comme une généralisation du concept de niche écologique à micro-échelle et d'introduire le concept de micro-niche écologique.

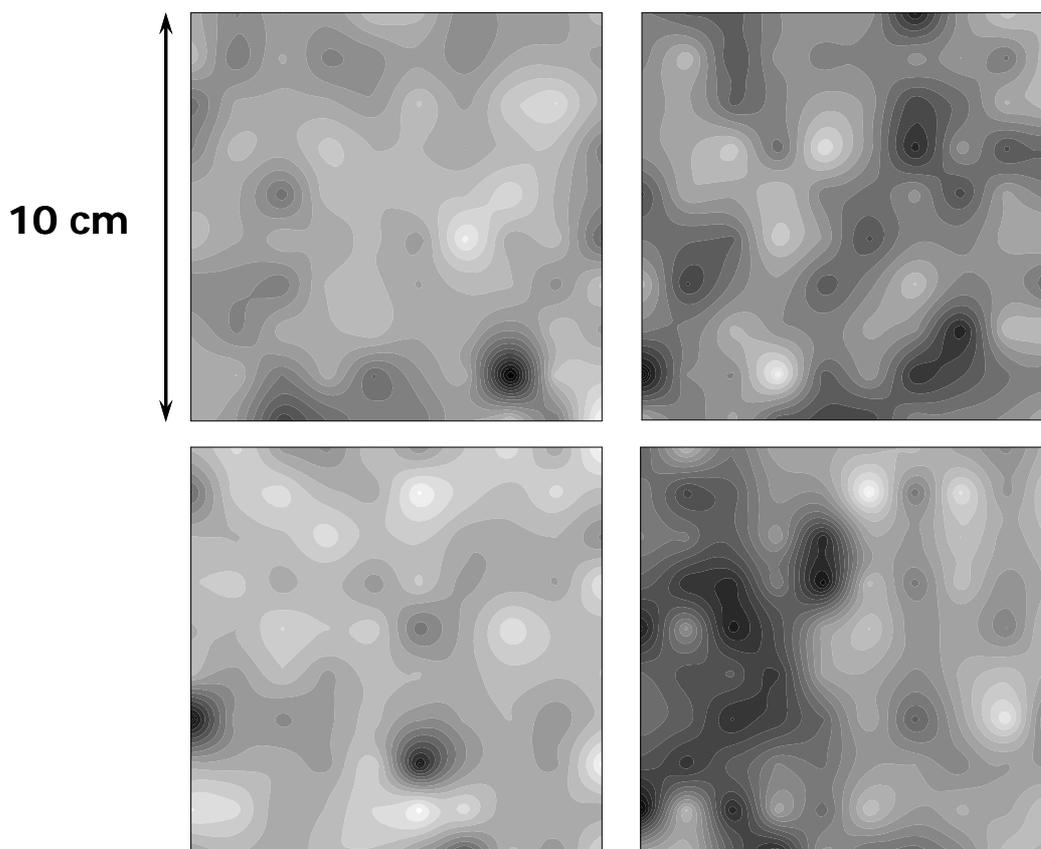


Fig. 19. Distribution spatiale de l'abondance de quatre groupes taxonomiques phytoplanctoniques distincts différenciés par cytométrie de flux sur des critères de taille et de fluorescence.

Enfin, la biomasse phytoplanctonique et la viscosité présente une dynamique de couplage/découplage associée au développement de l'efflorescence phytoplanctonique de printemps. En particulier, en Manche orientale cette efflorescence est dominée par la Prymnésiophycée *Phaeocystis globosa* qui est caractérisée par sa phase coloniale, une production de matière muqueuse polysaccharidique et de quantités considérables de mousse au cours du déclin du bloom (e.g. Lancelot *et al.*, 1987). Sur la base d'un suivi bi-mensuel de trois ans, nous avons ainsi pu mettre en évidence une corrélation positive entre biomasse chlorophyllienne et viscosité excédentaire avant l'apparition de mousse le long du trait de côte. Après l'apparition de la mousse, la viscosité continue d'augmenter alors que la biomasse chlorophyllienne décroît de manière drastique (Fig. 20). Ce découplage, observé de manière récurrente en 2002, 2003 et 2004 entre biomasse chlorophyllienne et viscosité après l'apparition de mousse sur la côte (Fig. 21a) suggère un contrôle biologique de la viscosité de l'eau de mer essentiellement par la matrice muqueuse extracellulaire sécrétée par *Phaeocystis globosa*, et a permis de proposer un schéma fonctionnel de l'évolution du bloom de *Phaeocystis globosa* en Manche Orientale (Fig. 21b).

Ce travail montre (i) que les écosystèmes marins (ici les écosystèmes benthiques intertidaux et pélagiques côtiers) sont caractérisés par une grande variabilité à micro-échelle (du mm à 50 cm), (ii) que cette variabilité apparaît être structurée dans l'espace et le temps, (iii) que les différents compartiments planctoniques et benthiques (virus, bactéries, autotrophes, hétérotrophes) à la base de leur fonctionnement présentent des interactions complexes à micro-échelle, et (iv) que les propriétés biologiques à micro-échelle sont susceptibles de modifier la nature physique du fluide.

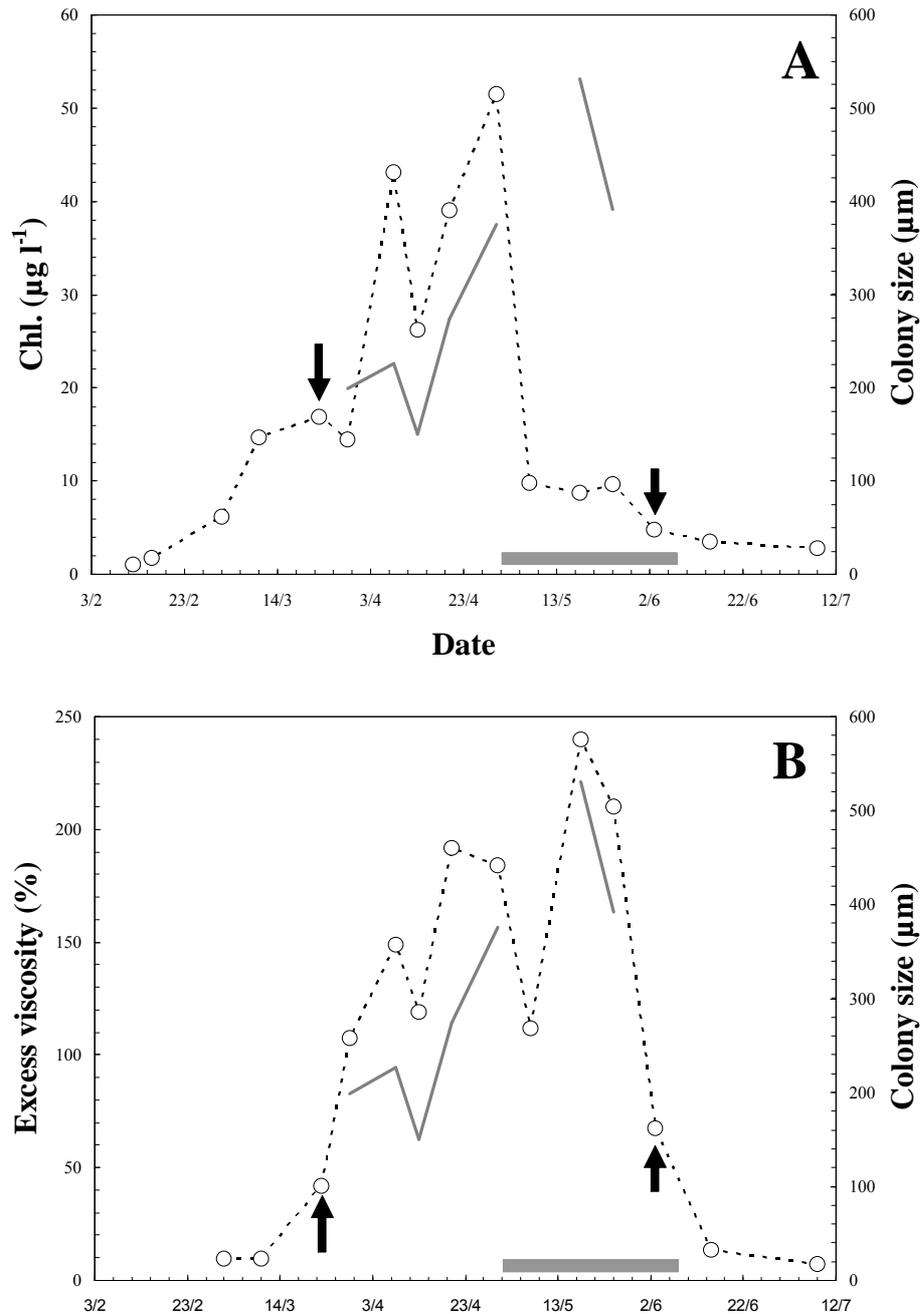


Figure 20. Dynamiques temporelles de la biomasse chlorophyllienne ($\mu\text{g l}^{-1}$, A) et de la viscosité excédentaire (exprimée comme un pourcentage d'augmentation par rapport à la viscosité de l'eau de mer à la même température). Les flèches indiquent les dates d'apparition et de disparition de *Phaeocystis globosa* dans l'assemblage phytoplanctonique et la barre grise la période durant laquelle de la mousse a été observée le long du trait de côte (d'après Seuront *et al.*, 2005 ;).



Figure 21a. Formation de mousse sur le littoral de la Manche Orientale le 29 avril 2002.

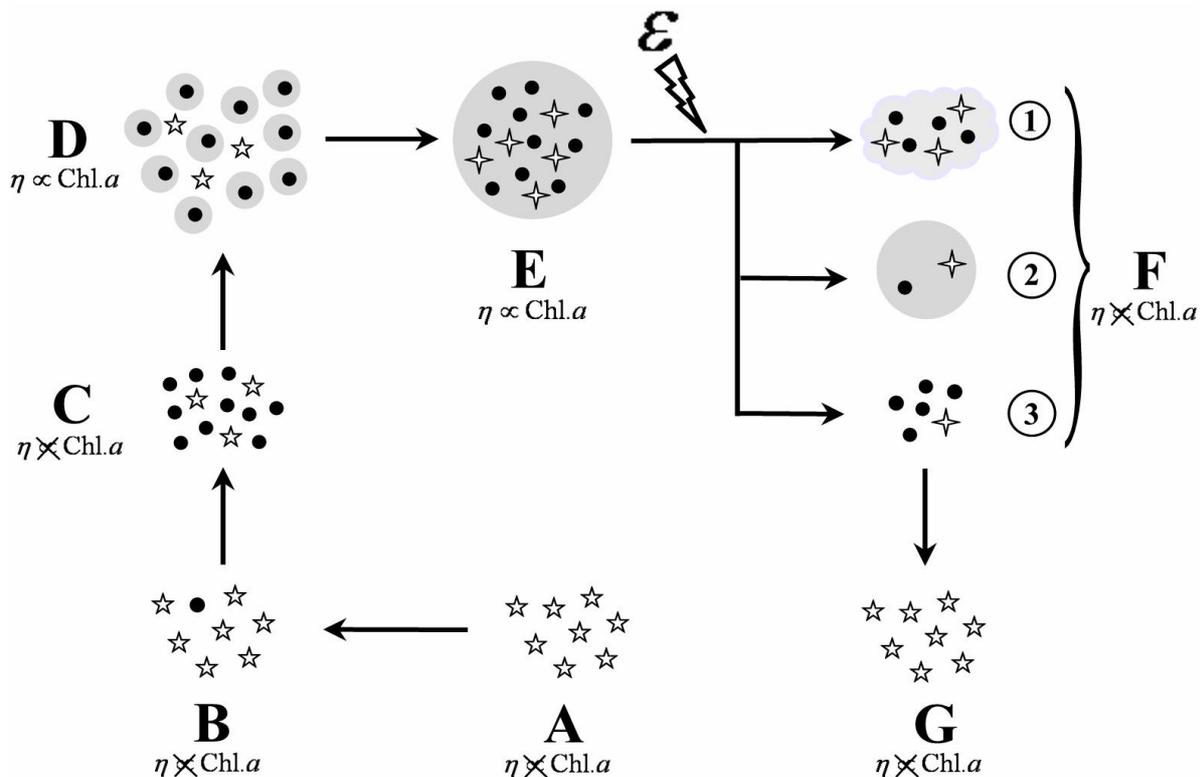


Fig. 21b. Mécanisme de régulation des propriétés visqueuses de l'eau de mer pendant le développement d'un bloom printanier de *Phaeocystis globosa*. Avant l'apparition de *P. globosa* (points noirs) la viscosité de l'eau de mer est indépendante de la biomasse chlorophyllienne (A, B) et de la concentration en cellules phytoplanctoniques (étoiles). Au début du bloom, avant la formation de colonies, la viscosité devient directement dépendante de la concentration en chlorophylle (C) ou indirectement via la sécrétion de mucus par les cellules isolées (D). Une fois les colonies formées, la dépendance apparente de la viscosité à la biomasse chlorophyllienne avant la formation de mousse est implicitement induite par les cellules chlorophylliennes incluses dans les colonies. Après la formation de mousse (F, 1), la corrélation négative entre viscosité et biomasse chlorophyllienne suggère un contrôle de la viscosité par la matrice extracellulaire (F, 2) plutôt que par les cellules libres relarguées dans le milieu (F, 3). Après la disparition de *P. globosa*, (G), la viscosité n'est pas significativement différente des valeurs observées avant leur apparition, malgré des différences très marquées en terme d'abondance et de composition (d'après Seuront *et al.*, 2005)

Le développement thématique et technologique décrit ci-avant a donc permis, et permettra via une exploitation détaillée des échantillons du “3DMapper” et du “Micro3DMapper” de décrire la structure des compartiments biologiques caractéristiques de la micro-échelle et d’appréhender l’importance de la variabilité et des forçages abiotiques (*e.g.* marée) et biotiques (*e.g.* prédation) dans cette structure. Toutefois, la caractérisation de cette structure, comme celle, beaucoup plus fonctionnelle, des relations de causalité existant (ou pas) entre différents compartiments ne peut être pleinement appréhendée sans le développement de techniques d’analyses spécifiques qu’il convient de rendre (i) faciles à mettre en œuvre et à interpréter pour une communauté de biologistes/écologistes qui n’est pas nécessairement formée (et/ou n’a pas nécessairement le temps de se former) à utiliser certains outils issus de domaines aussi éloignés des sciences de la vie que la physique nonlinéaire des processus hors équilibre, et (iii) compatibles avec la nature intermittente des distributions observées (*cf.* Figs. 3, 5-6, 8, 10-12, 16, 18-19).

b. Développement numérique

Outre les tests de normalité et les techniques d’autocorrélation spatiale largement utilisées en écologie terrestre et benthique (*e.g.* Legendre, 1993), il est apparu essentiel dans le cadre intermittent mis en évidence dans toutes les distributions considérées ci-avant de développer des techniques qui permettent de répondre de manière simple, en limitant le nombre d’hypothèses préalables à des questions qui relèvent d’une part des statistiques descriptives :

- la distribution considérée est-elle uniforme ou normale ?
- la distribution considérée est-elle structurée ?
- si oui, quelle est la part de cette structure dans la distribution ?

et d’autre part des statistiques spatiales :

- la variabilité observée dépend-elle de l’échelle d’observation ?
- les différents niveaux de variabilité observés présentent-ils la même structure spatiale ?
- comment paramétrer de manière simple la structure spatiale d’une distribution intermittente ?

Dans le domaine de la physique non-linéaire, les statistiques descriptives d’un processus se résument souvent à l’étude de la queue de distribution de la fonction de densité de probabilité cumulée dont la pente f , estimée en coordonnées bi-logarithmiques. Elle donne une

indication sur le degré d'intermittence, aussi caractérisé en terme de transition de phase ou de divergence statistique (*e.g.* Sornette, 2003 ; Fig. 22). Des pentes faibles et élevées caractériseront ainsi des processus dont les statistiques dépendent peu et fortement du nombre de données considérées dans l'analyse. Plus spécifiquement, la valeur de la pente correspond au moment statistique maximum qui puisse être considéré comme indépendant du nombre de données utilisées pour l'estimer, *e.g.* $f=2$ signifie que seules les valeurs des moments statistiques inférieures ou égales à 2 peuvent être estimées avec fiabilité. De plus, les valeurs à partir desquelles la représentation log-log de la fonction de densité de probabilité cumulée présente un comportement linéaire donnent une information (i) sur la proportion de la distribution caractérisée par un comportement intermittent, et (ii) sur la valeur critique au-delà de laquelle apparaît une divergence statistique (Fig. 22). Toutefois, les concepts de transition de phase, de divergence des moments et d'organisation critique sont encore peu développés dans la littérature écologique (Seuront & Spilmont, 2002). De plus, le calcul de la fonction de densité

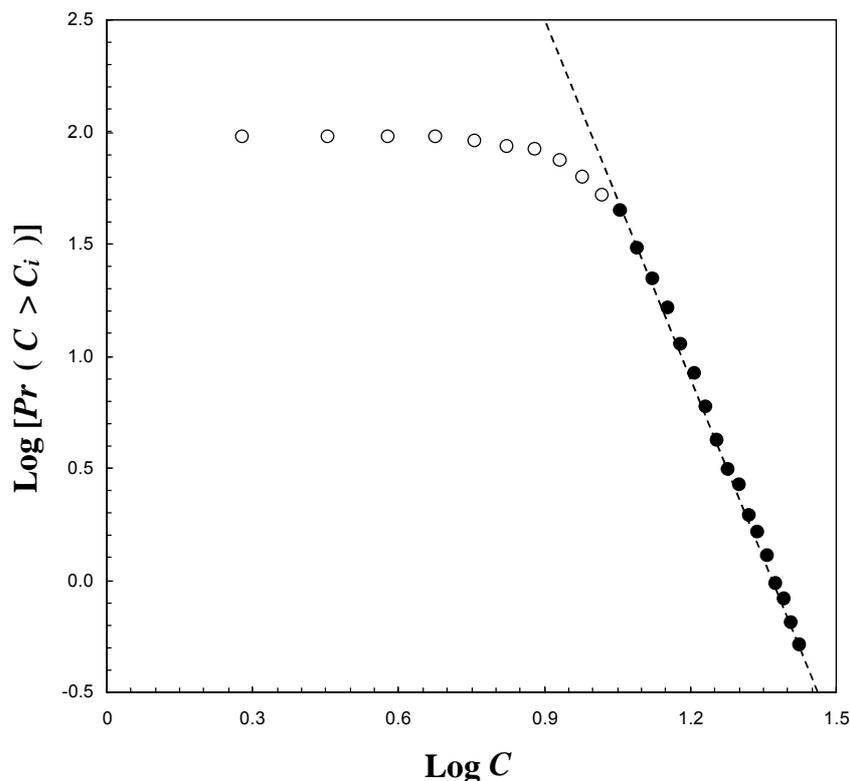


Fig. 22. Fonction de densité de probabilité cumulée de la biomasse chlorophyllienne microphytobenthique d'un sédiment sableux. (modifié d'après Seuront & Spilmont, 2002).

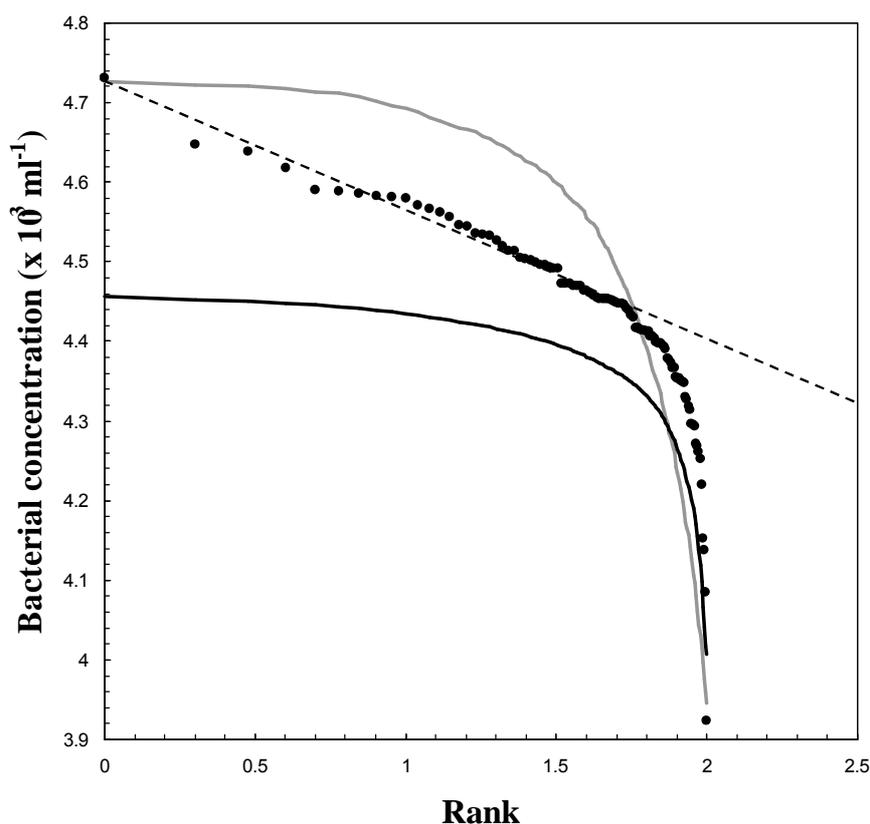


Fig. 23. Représentation Zipf de la distribution bidimensionnelle de l'abondance bactérienne échantillonnée à micro-échelle (points noirs) comparée aux représentations Zipf de simulations de distributions uniforme (trait gris) et normale (trait noir) caractérisées par les mêmes valeurs minimales et maximales que la distribution empirique. La ligne pointillée représente le comportement linéaire (modifié d'après Seymour, Mitchell & Seuront, 2004).

de probabilité cumulée n'est pas nécessairement aussi direct qu'il n'y paraît. Nous avons proposé un cadre beaucoup plus rapide et facile à mettre en œuvre, basé sur une représentation bi-logarithmique de la valeur d'un descripteur donné (*e.g.* l'abondance bactérienne, la concentration en chlorophylle) en fonction de son rang (Fig. 23). La pente a de tout comportement linéaire est à nouveau interprétée comme un indice de structure (Seuront & Leterme, 2005). Cette méthode est une généralisation des diagrammes rang-fréquence introduits en linguistique (Zipf, 1949) à des variables continues (Seuront & Leterme, 2005). De plus, la pente a d'un 'diagramme Zipf' était liée à la pente f de la représentation log-log de la fonction de densité de probabilité cumulée comme $a = 1/f$ (Seuront & Leterme, 2005). Enfin, une représentation Zipf peut être utilisée comme un test direct d'uniformité comme de normalité, une distribution uniforme et normale étant

caractérisée par une évolution progressive de l'horizontale vers la verticale sans jamais présenter de comportement linéaire marqué (Fig. 23).

Les distributions intermittentes sont caractérisées par une grande hiérarchie de valeurs (*cf.* Figs. 3, 5-6). Les tests standards d'autocorrélation spatiale et d'invariance d'échelle simple (*i.e.* analyse fractale) étant implicitement basés sur les fluctuations moyennes d'une distribution, aucune analyse spatiale n'était à même de caractériser la structure spatiale de chaque niveau de variabilité. L'analyse multifractale spatiale a ainsi été introduite comme une généralisation de l'analyse fractale, basée sur l'estimation du degré d'occupation spatiale d'un objet ou d'un processus (Seuront *et al.*, 1999, 2004b). Ainsi, une distribution intermittente peut être décomposée en une "infinité" de seuils de concentration successifs (Fig. 24a), et le degré d'occupation spatial de chacun de ces seuils peut être caractérisé par une dimension fractale D_i (plus la dimension D_i est proche de 2, plus le processus est homogène). Il est ainsi possible d'aboutir à une classification de toute distribution intermittente (Fig. 24b). Une décroissante exponentielle de D_i sera ainsi associée à un processus homogène : toutes les valeurs de la distribution ayant la même probabilité, le degré d'occupation spatiale de seuils successifs décroît de manière exponentielle. Toutes les distributions symétriques (*e.g.* Normale) produiront ensuite une décroissance linéaire de D_i , alors que toute distribution asymétrique (*e.g.* Poisson, Gamma, log-Normale, log-Lévy, etc...) produira une décroissance sigmoïde dont la forme peut être utilisée comme un indice de structure écologique. A titre d'exemple, la biomasse microphytobenthique échantillonnée à micro-échelle (*i.e.* $<1\text{m}^2$) sur le même site après quatre temps d'immersion croissants montre une évolution de son organisation spatiale depuis une distribution fractale (Fig. 25, symboles noirs) jusqu'à une distribution multifractale de plus en plus multifractale (Fig. 25, symboles bleus, rouges, puis verts). Cette évolution révèle un processus générateur d'hétérogénéité qui serait néanmoins resté indécélable compte tenu de l'absence de différences significatives entre les biomasses et les indices d'autocorrélation spatiale mesurés pour chacun des quatre quadrats ($p > 0.05$). Dans ce cadre il convient de remarquer que l'existence d'une dimension fractale implique la présence d'autocorrélation (*e.g.* Seuront *et al.*, 1999, 2002 ; Seuront, 2004). De fait, l'analyse multifractale spatiale généralise le concept d'autocorrélation spatiale implicitement basé sur les fluctuations moyennes d'une distribution à tous ses niveaux de variabilité.

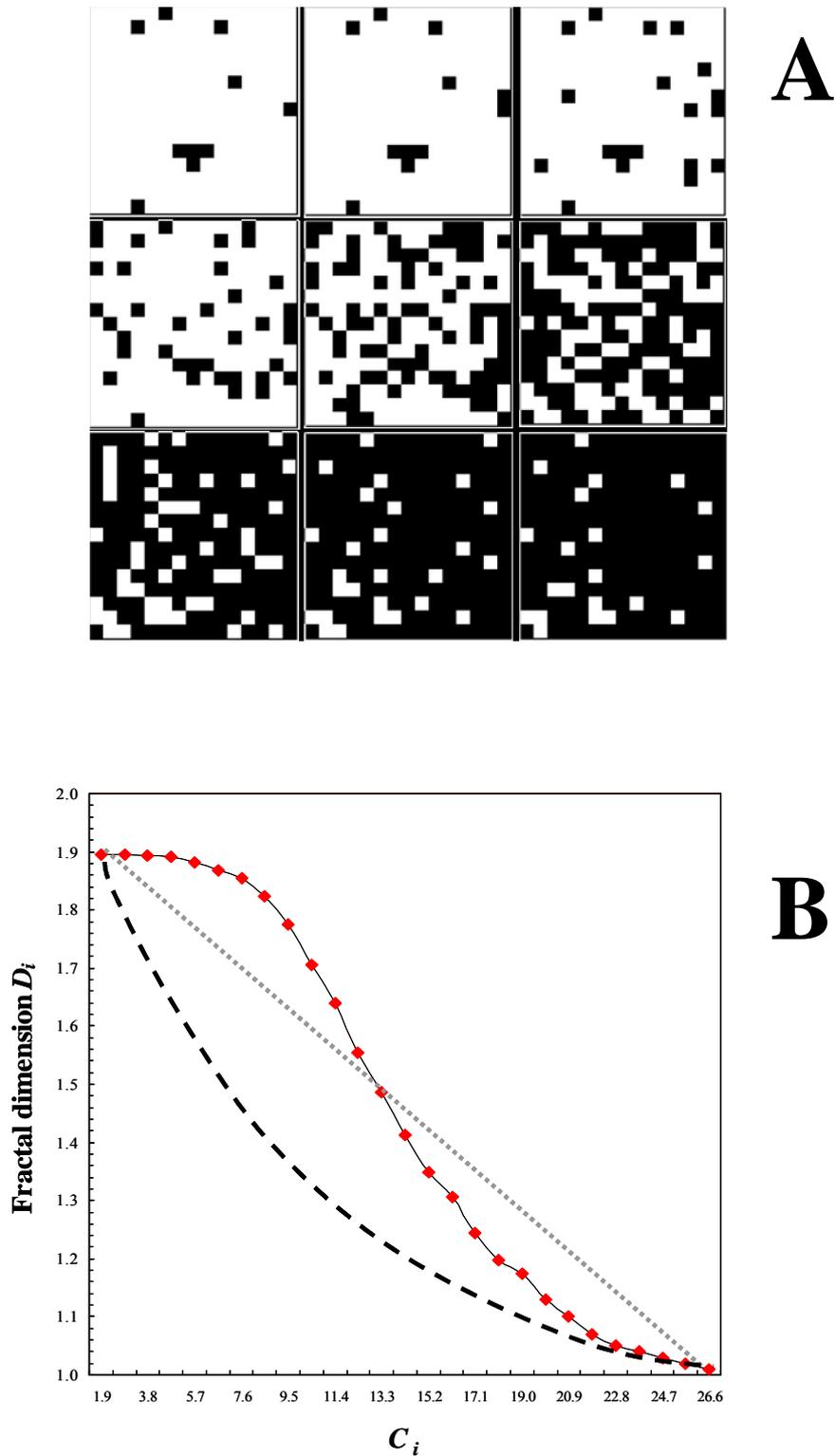


Fig. 24. Illustration de la démarche logique de l'analyse multifractale spatiale. Les valeurs supérieures à un seuil C_i sont identifiées en blanc (A), et la dimension fractale D_i de chacune de ces distributions sont ensuite représentées en fonction du seuil C_i (B). La distribution des dimensions D_i est illustrée pour une distribution uniforme (tirets noirs), monofractale (pointillés gris) et multifractale (symboles rouges); modifié d'après Seuront & Spilmont, 2002).

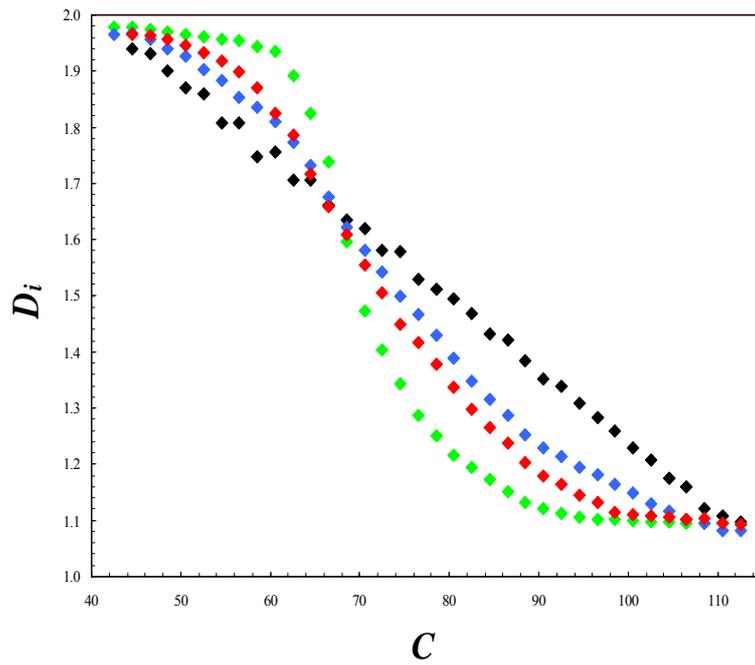


Fig. 25. Evolution de la distribution des dimensions fractales D_i estimées pour la distribution de la biomasse microphytobenthique à micro-échelle ($<1\text{m}^2$) en un même site de la Baie de Somme après des temps d'immersion croissants identifiés successivement par des symboles noirs, bleus, rouges et verts.

6. NATURE DU COUPLAGE PHYSIQUE-BIOLOGIE ET INTERACTIONS BIOLOGIQUES A MICROECHELLE

6.1. Couplage physique-biologie

a. Développement technologique

L'étude de l'existence et de la nature d'un couplage physique-biologie à micro-échelle apparaît comme une nécessité depuis le début des années 1990 (e.g. Yamazaki, 1993). Toutefois, aucun appareil disposant à la fois de capteurs physiques et bio-optiques n'a encore permis d'atteindre la résolution centimétrique compatible avec une investigation du couplage physique-biologie à micro-échelle (e.g. Cowles *et al.*, 1998 ; Alldredge *et al.*, 2002 ; McManus *et al.*, 2003). Dans ce cadre, une partie de mon travail post-doctoral a porté sur la phase finale de développement d'un profileur multiparamètre, "*TurboMAP*" (Figs. 26 & 27), en particulier sur le développement, la validation et la calibration des capteurs bio-optiques (Wolk *et al.*, 2001, 2002, 2004a ; Fig. 27c). Le profileur "*TurboMAP*", outre sa haute résolution (256 Hz) a été spécifiquement conçu pour le travail à micro-échelle. D'une part sa forme hydrodynamique (Fig. 26a & Fig. 27a) et le caractère non-intrusif de ses capteurs (Fig. 26b, d & Fig. 27b, c) limite toute perturbation du fluide environnant. D'autre part, le fait d'échantillonner la masse d'eau alors que l'appareil chute verticalement sous l'effet de son propre poids et sans aucun lien avec la surface limite toute contamination du signal due aux vibrations relatives à l'utilisation d'un câble comme c'est le cas avec tout appareillage plus standard. Après une phase de développement purement méthodologique impliquant essentiellement des travaux de laboratoire (Wolk *et al.*, 2001 ; Wolk *et al.*, 2002), l'utilisation du profileur "*TurboMAP*" a aujourd'hui été pleinement validée *in situ* dans l'océan ouvert (Hasegawa *et al.*, 2004) et l'océan côtier (Seuront & Schmitt, 2001, 2003, 2005a, b) comme en milieu lacustre (Wolk *et al.*, 2004b). Les profils obtenus par le profileur "*TurboMAP*" sont essentiellement caractérisés par leur caractère intermittent à micro-échelle, surimposé à une tendance plus générale perceptible à l'échelle de la colonne d'eau (Fig. 28).

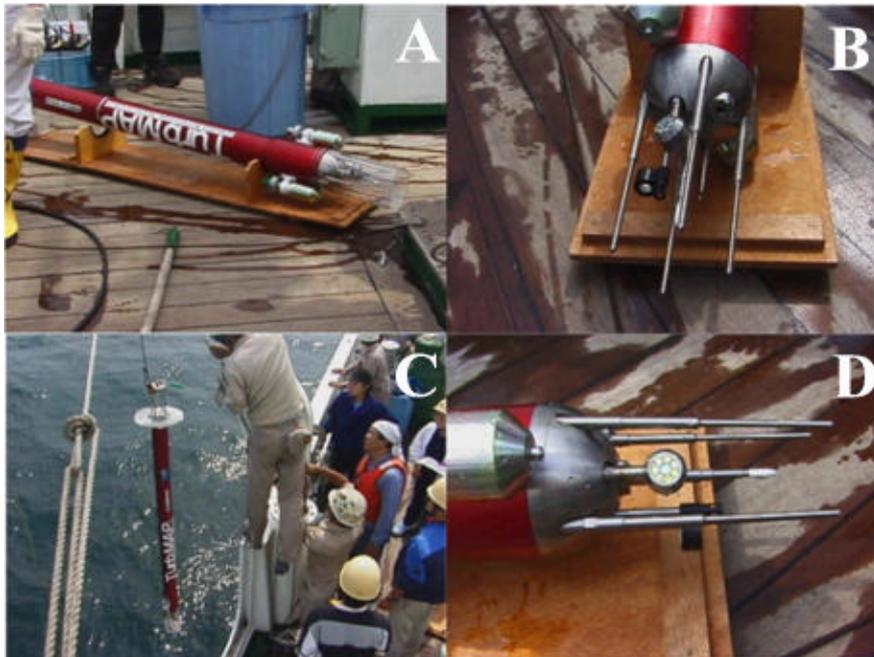


Fig. 26. Profileur “*TurboMAP*” associant des capteurs physiques (température, salinité, cisaillement turbulent) et bio-optiques (fluorimètre, turbidimètre) à haute fréquence (256 Hz), autorisant une résolution spatiale de 3 cm. (A) Vue globale du profileur, (B, D) vue détaillée de l’extrémité du profileur portant les capteurs, et (B) vue du profileur au moment de sa mise à l’eau.

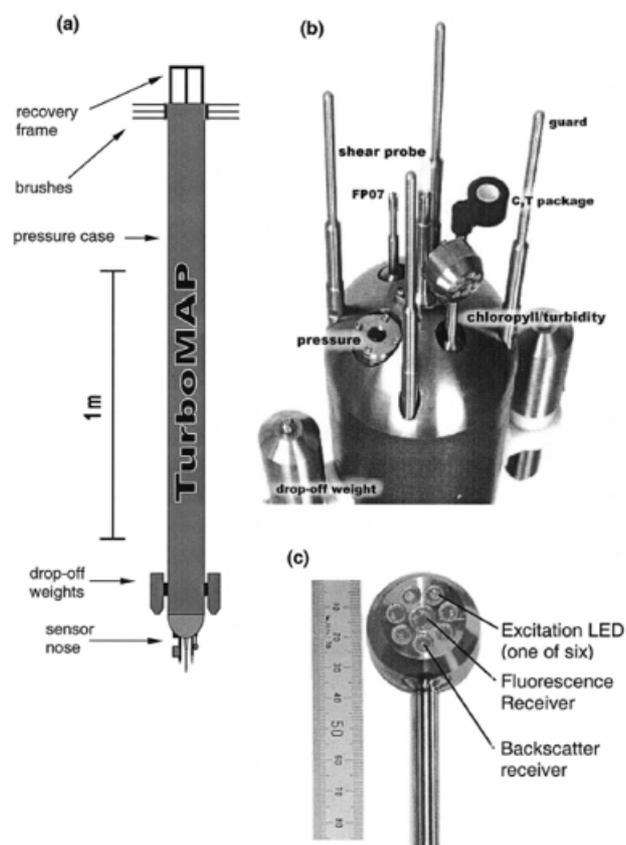


Fig. 27. Détail des capteurs embarqués sur le profileur “*TurboMAP*” (d’après Wolk, Yamazaki, Seuront & Lueck, 2002).

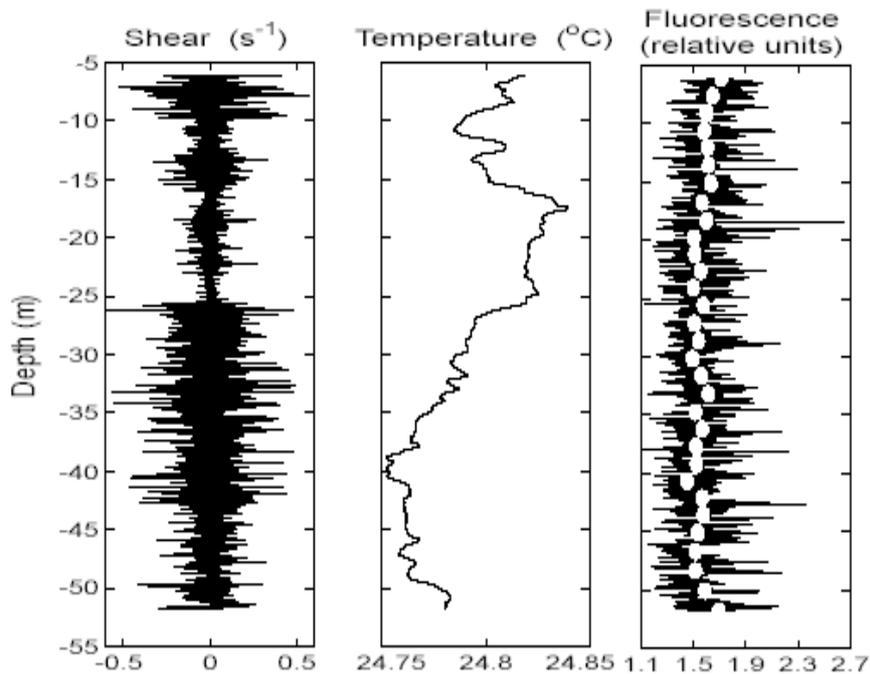


Fig. 28. Profils verticaux de cisaillement turbulent, de température et de fluorescence enregistrés par le profileur “TurboMAP”.

Des analyses plus détaillées ont ensuite montré que ces fluctuations intermittentes à micro-échelle n'étaient pas distribuées de manière uniforme, présentaient une structure très spécifique caractérisée en terme d'invariance d'échelle et très différente d'un paramètre à l'autre (Seuront & Schmitt, 2001, 2003, 2005a, b). De plus, si aucune corrélation significative n'a été mise en évidence entre paramètres physiques et biologiques à l'échelle de la colonne d'eau, localement la simple observation de l'évolution du cisaillement turbulent et de la fluorescence suggère une corrélation négative entre ces deux paramètres (Fig. 29). Toutefois, la caractérisation plus fonctionnelle des relations de causalité existant (ou pas) entre différents paramètres ne peut être pleinement appréhendée, de part le caractère hautement intermittent des distributions observées, sans le développement de techniques d'analyses spécifiques.

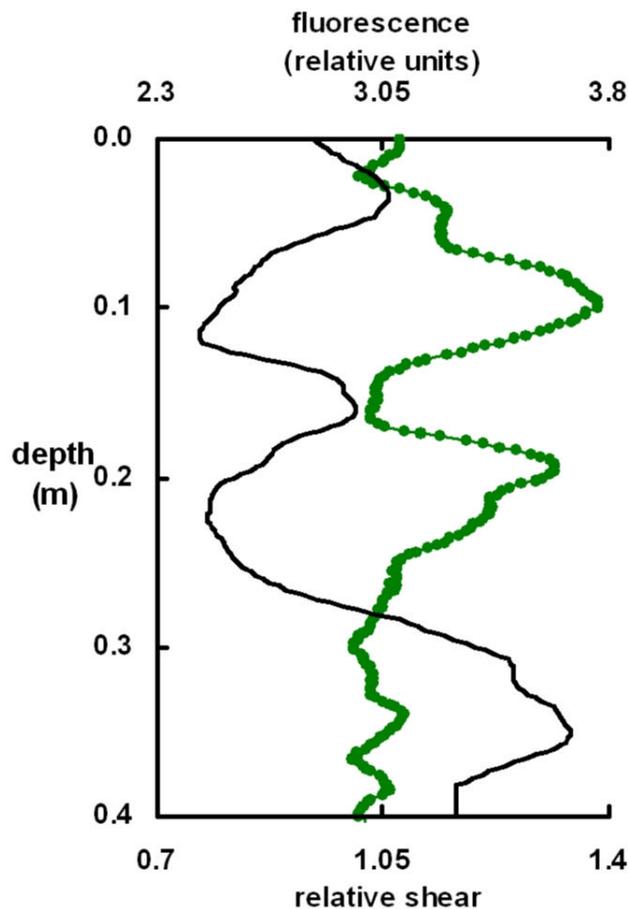


Fig. 29. Détail d’une section de 40 cm de profils de cisaillement turbulent et de fluorescence enregistrés par le profileur “*TurboMAP*”.

b. Développement numérique

Le caractère intermittent des distributions observées grâce au profileur “*TurboMAP*”, de part leur déviation systématique de la normalité (Seuront *et al.*, 1999, 2002), sont incompatibles avec les techniques de corrélation standard qui ne permettent pas de prendre en compte de manière explicite l’invariance d’échelle des distributions intermittentes, comme avec les techniques de type analyse de cohérence en espace de Fourier basées sur l’analyse de variance et donc sur une hypothèse implicite de normalité (Seuront & Schmitt, 2005a, b). De fait, il a été nécessaire de développer des techniques d’analyse qui autorisent

- (i) la prise en compte des propriétés invariantes d’échelle des processus intermittents,

- (ii) de s'affranchir de toute hypothèse préalable (*e.g.* normalité),
- (iii) de prendre en compte tous les niveaux de variabilité présents dans une distribution intermittente.

Cet objectif a été atteint avec l'introduction des 'corrélations généralisées' (Seuront & Schmitt, 2001, 2003, 2005a, b) qui sont basées sur l'étude de la corrélation entre tous les niveaux de fluctuations perceptibles dans une distribution intermittente. Ainsi, il devient possible de tester la corrélation entre *e.g.* les fluctuations faibles de la fluorescence et les fluctuations fortes du cisaillement turbulent, et vice versa. Ces corrélations sont représentées par une fonction $r(p, q)$ où p et q caractérisent les fluctuations des deux paramètres étudiés. Des valeurs faibles de p et q caractérisent des fluctuations faibles, alors que des valeurs fortes caractériseront les fluctuations les plus violentes. La figure 30 montre la fonction $r(p, q)$ estimée entre deux séries temporelles de fluorescence et de température échantillonnées en un même site mais à deux jours d'intervalle. Ces deux séries temporelles ne peuvent présenter aucune relation de causalité, ce qui se traduit par les faibles fluctuations de $r(p, q)$ autour de 0.

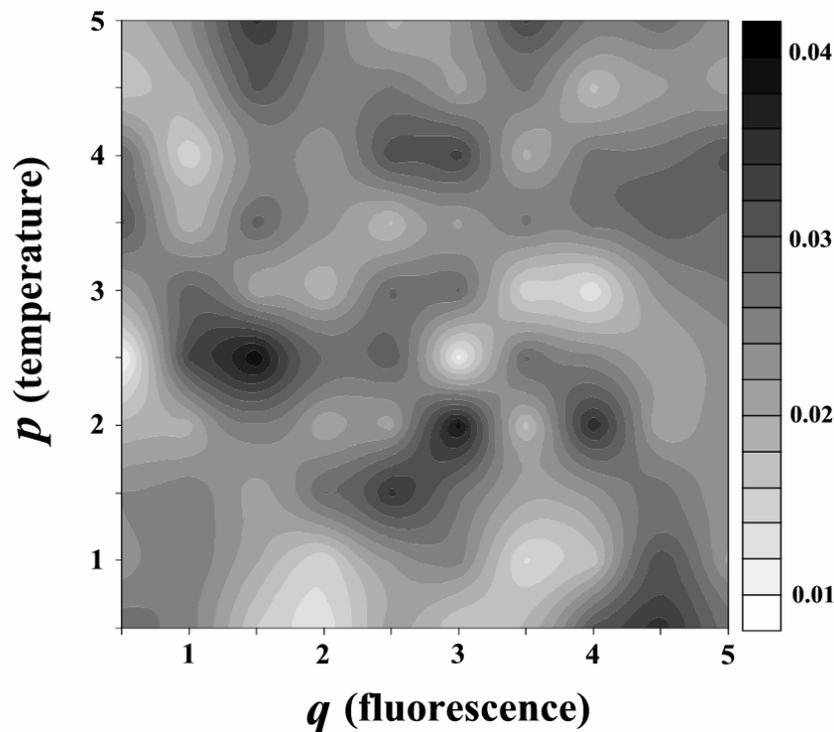


Fig. 30. Fonction de corrélations généralisées $r(p, q)$ estimées pour des séries temporelles de fluorescence et de température échantillonnées en un même site, à deux jours d'intervalle (d'après Seuront & Schmitt, 2005b).

En revanche, les fonctions $r(p, q)$ estimées entre séries de fluorescence et de température échantillonnées simultanément dans différentes conditions de marée (flot et jusant) pour différentes intensités de turbulence conduisent à des résultats sensiblement différents (Fig. 31). Ainsi, la corrélation entre fluorescence et température est insignifiante dans des conditions de turbulence faible (Fig. 31a, d), ce qui suggère une indépendance de la distribution de la biomasse phytoplanctonique vis-à-vis du forçage physique associé au mélange turbulent. Par contre, pour des intensités de turbulence plus fortes (Fig. 31b-c, e-f), si la corrélation entre fluorescence et température reste faible pour les fluctuations les plus faibles, elle augmente de manière significative entre les fluctuations plus fortes. En d'autres termes, les gradients de fluorescence les plus forts sont associés aux gradients de température les plus forts, alors qu'aucune corrélation n'existe entre les gradients les plus faibles. Des analyses de cohérence spectrale, réalisées sur les mêmes données, n'ont montré aucune relation significative entre fluorescence et température, quelle que soit l'intensité de la turbulence considérée.

Ce travail démontre que la prise en compte de la nature intermittente des paramètres physiques et biologiques est indispensable pour paramétrer de manière réaliste le couplage physique-biologie à micro-échelle.

La compréhension des processus à l'origine de l'existence et de la nature du couplage existant entre paramètres physiques et biologiques revêt une importance capitale pour la compréhension de la structure et du fonctionnement des écosystèmes marins. Toutefois, l'accès simultané à plusieurs compartiments à la base du fonctionnement des écosystèmes marins représente une occasion unique d'obtenir, outre une information relative à la structure spatiale et temporelle des différents compartiments à la base du fonctionnement des écosystèmes marins, des informations beaucoup plus fonctionnelles sur les relations de causalité existant (ou pas) entre ces compartiments. Un tel objectif a nécessité le développement d'outils thématiques, technologiques et numériques spécifiques.

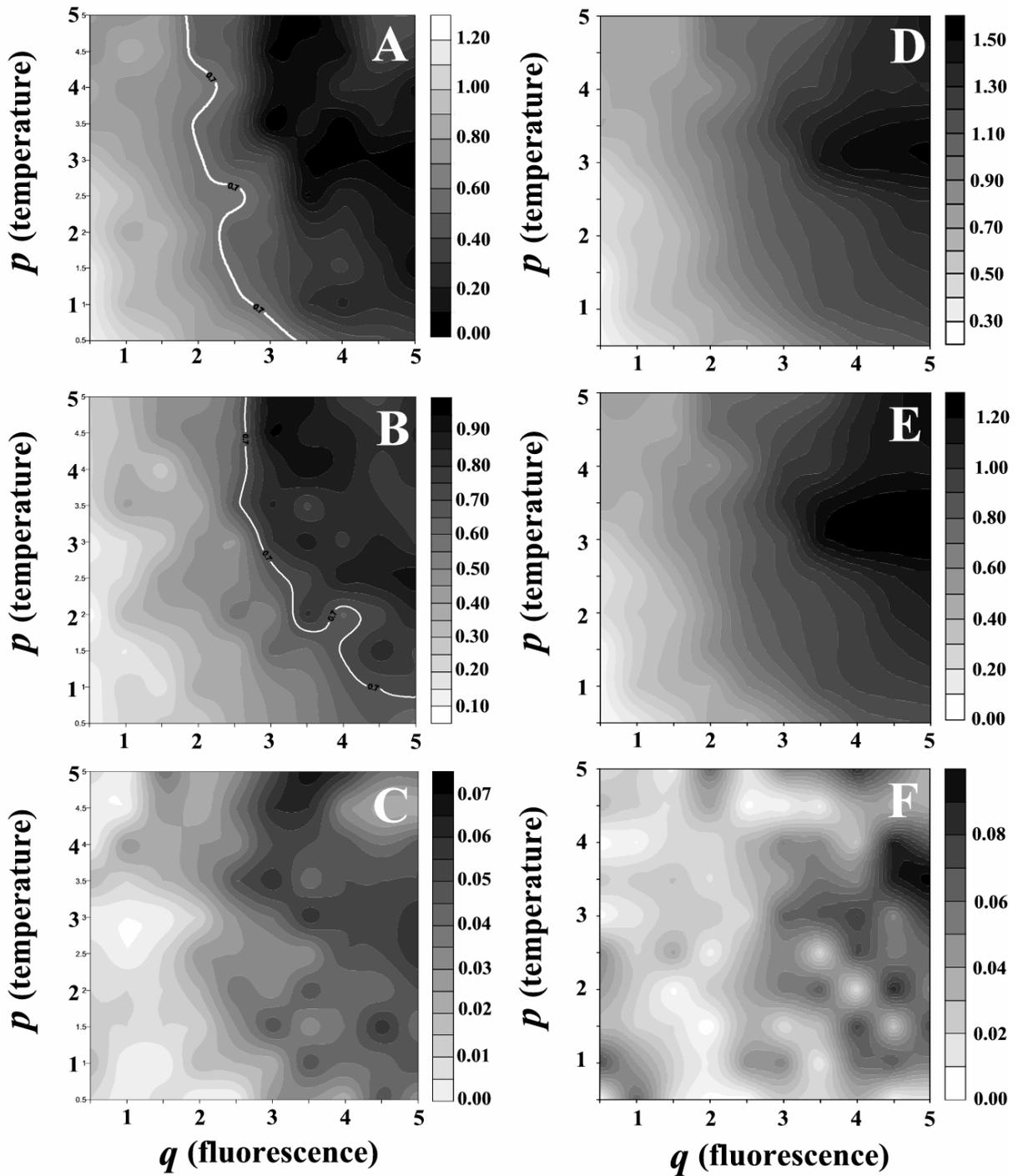


Fig. 31. Fonction de corrélations généralisées $r(p,q)$ estimées pour des séries temporelles de fluorescence et de température échantillonnées simultanément dans différentes conditions de turbulence ($\epsilon = 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$, $10^{-5} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ et $10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$, de haut en bas) en conditions de jusant (A,-C) et de flot (D-F) ; modifié d'après Seuront & Schmitt, 2005b.

6.2. Interactions biologiques

a. Développement technologique

La section 2.3a décrit deux outils, le “3DMapper” et le “Micro3DMapper”, permettant de prélever et d’étudier dans le domaine pélagique, simultanément en 3 dimensions, la distribution des compartiments biologiques caractéristiques de la micro-échelle (virus, bactéries, phytoplancton et zooplancton). De plus, à ce jour, le développement de nos protocoles d’analyse en cytométrie de flux et leur application aux virus, bactéries et phytoplanctons, permet d’identifier jusqu’à trois populations de virus, cinq populations de bactéries et sept populations phytoplanctoniques sur un échantillon de 1 ml. De même au niveau benthique, un protocole permettant d’échantillonner simultanément bactéries benthiques, cellules microphytobenthiques, contenu lipidique du sédiment et amphipodes a été développé. Outre la nécessité d’analyser en détail les structures statistique et spatiale de chaque distribution (cf. section 6.3b), l’étape suivante était de développer des techniques d’analyse capables d’identifier et de quantifier les éventuelles relations de causalité existant entre ces distributions.

b. Développement numérique

Dans le contexte du concept de ‘micro-niche écologique’ évoqué plus haut (section 2.3a), deux techniques complémentaires ont été développées. La première consiste à étudier les changements se produisant dans l’organisation d’une communauté en calculant un indice de distance basés sur les rangs des groupes présents dans deux échantillons distincts. Pour une population P_1 , la distance d entre son rang dans les échantillons 1 et 2 est définie comme :

$$d_{1,2}(P_1) = [r_1(P_1) - r_2(P_1)]^{1/2}$$

où $r_1(P_1)$ est le rang de la population P_1 dans l’échantillon 1 et $r_2(P_1)$ est le rang de la population P_1 dans l’échantillon 2. La distance totale entre deux échantillons tenant compte de toutes les populations, P_i , est défini comme :

$$d_{1,2} = \left[\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (r_1(P_i) - r_2(P_i))^2 \right]^{1/2}$$

où N est le nombre total de populations communes aux deux échantillons. L’application de cette technique à des distributions de populations bactériennes et phytoplanctoniques échantillonnées sur une plaque du “Micro3DMapper” (cf. section 2.3a ; Figs. 15, 18-19) a

ainsi montré que la ‘distance’ entre deux échantillons séparés de 1 cm était dans 67 % des cas supérieure à la ‘distance’ entre deux échantillons séparés de 10 cm.

Ces résultats, encore préliminaires à ce jour, n’en suggèrent pas moins que le concept de ‘micro-écosystème’ introduit par Azam (1998) en référence à la neige marine soit généralisable aux populations microbiennes libres dans la colonne d’eau.

Les limitations de l’application des analyses de corrélation ou de cohérence en espace de Fourier ont été discutées ci-avant (section 3.1b) dans le cadre de séries temporelles et de profils verticaux. Ces concepts peuvent ici être généralisés à deux dimensions en considérant que la présence d’une association locale entre deux distributions échantillonnées simultanément, essentielle pour inférer le bien-fondé des concepts de ‘micro-niche écologique’ et de ‘micro-écosystème’, peut être testée en estimant leurs corrélations locales. Les deux distributions considérées sont ainsi corrélées à partir d’une fenêtre glissante appliquée horizontalement et verticalement à tous les groupes de 9 points (Fig. 32). Un coefficient de corrélation de Spearman est calculé pour chaque fenêtre. La comparaison de deux distributions, représentées par deux matrices carrées de 15×15 échantillons conduit donc à une matrice carrée de 13×13 coefficients de corrélation de Spearman. L’application de cette technique à des distributions de populations bactériennes et phytoplanctoniques échantillonnées sur une plaque du “*Micro3DMapper*” (cf. section 2.3a ; Figs. 15, 18-19) a ainsi montré que 85% des corrélations locales significatives entre les différentes populations bactériennes étaient positives, alors que 100% des corrélations locales significatives entre les différentes populations phytoplanctoniques étaient négatives.

Ces résultats suggèrent donc que différentes populations bactériennes et phytoplanctoniques sont respectivement caractérisées par des processus d’aggrégation et d’exclusion spatiale, suggérant la dominance de processus de coopération entre bactéries et de compétition entre phytoplanctontes.

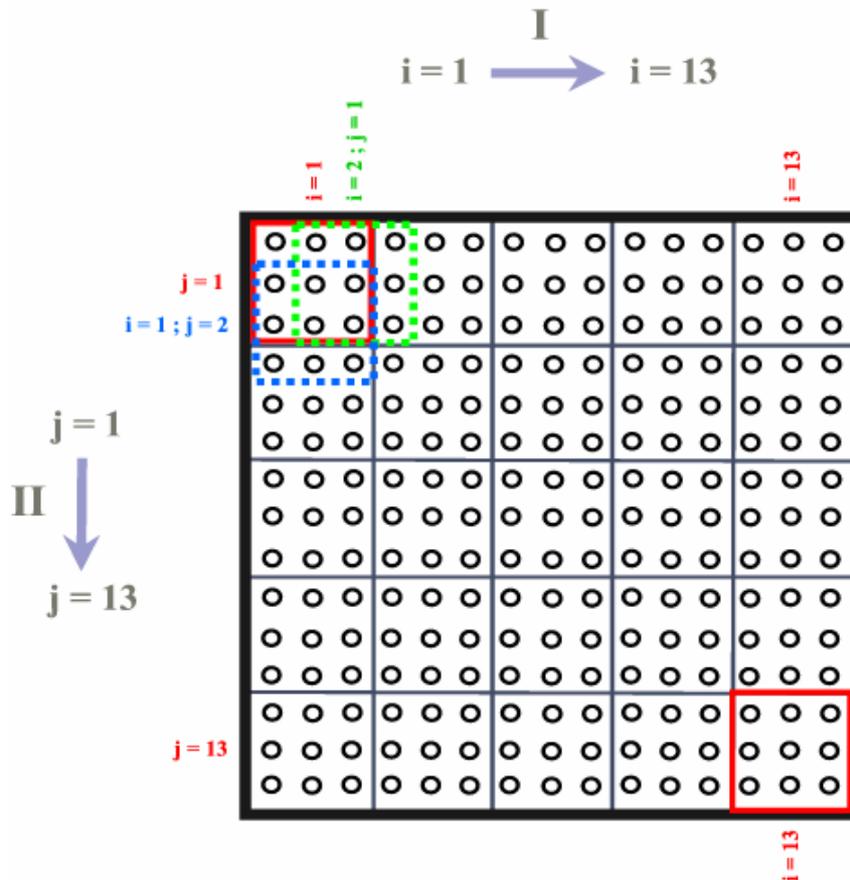


Fig. 32. Illustration schématique du principe de calcul des corrélations locales. Les deux distributions considérées sont corrélées à partir d'une fenêtre glissante appliquée horizontalement et verticalement à tous les groupes de 9 points. Un coefficient de corrélation de Spearman est calculé pour chaque fenêtre. La comparaison de deux distributions, représentées par deux matrices carrées de 15×15 échantillons conduit donc à une matrice carrée de 13×13 coefficients de corrélation de Spearman.

En milieu intertidal, l'abondance de l'amphipode *Corophium* ne présente aucune corrélation globale (*i.e.* entre les 225 points échantillonnés) significative avec le microphytobenthos, les bactéries et les lipides. En revanche, l'examen des corrélations locales (Fig. 33) indiquent que localement, l'abondance de *Corophium* sp. présente des corrélations significatives, positives comme négatives, avec le microphytobenthos, les bactéries et les lipides. Plus particulièrement, si le patron de variation des coefficients de corrélation entre *Corophium* et microphytobenthos semble assez spécifique (Fig. 33a), les relations entre *Corophium* et bactéries (Fig. 33b) et *Corophium* et lipides (Fig. 33c) présentent une certaine cohérence. Les zones caractérisées par une corrélation négative entre *Corophium* et bactéries présentent également une corrélation positive entre *Corophium* et lipides, ce qui suggère une consommation préférentielle des bactéries par *Corophium* dans les zones riches en matières organiques.

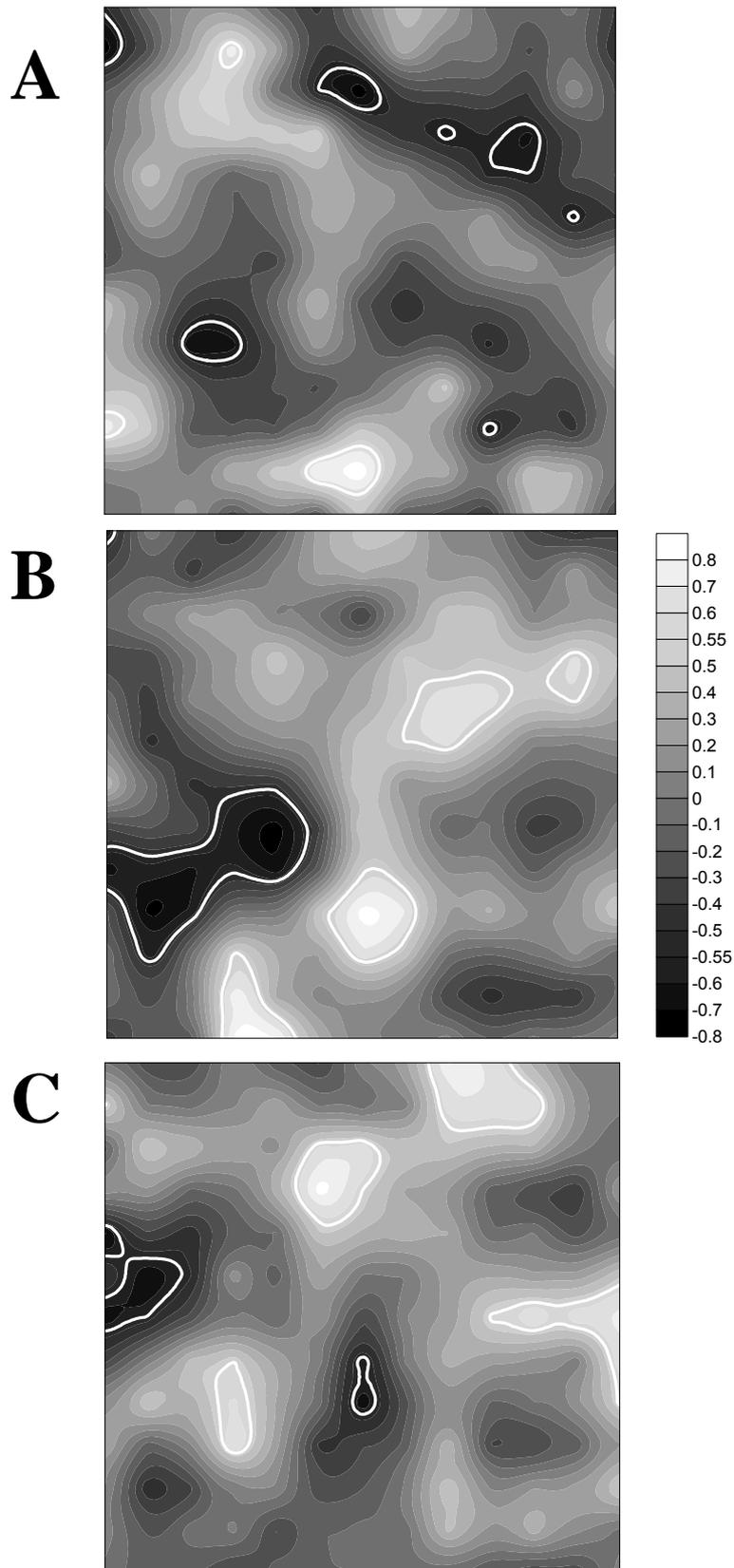


Fig. 33. Corrélations locales (ρ de Spearman) entre l'abondance de *Corophium* et (a) l'abondance microphytobenthique, (b) l'abondance bactérienne totale et (c) la concentration en lipides. Les lignes blanches continues indiquent le seuil de significativité au risque $\alpha = 0,05$.

7. ETUDE COMPORTEMENTALE DU ZOOPLANCTON

7.1. Problématique

Les études comportementales conduites sur les copépodes durant les deux dernières décennies ont montré que ces animaux percevaient leur environnement en terme de chémoréception et/ou mécanoréception (*e.g.* Kiørboe & Visser, 1999 ; Visser, 2001). Ces résultats sont lourds de conséquences dans notre compréhension de la dynamique trophique zooplanctonique à la base de la chaîne alimentaire océanique. En effet, du point de vue chémoréception, certaines proies plus odorantes que d'autres pourront ainsi être détectées, et *a priori* consommées, préférentiellement. De manière similaire, des proies plus grosses, ou simplement plus mobiles que d'autres, génèrent des signaux hydromécaniques plus forts qui en facilitent la détection et par voie de conséquence, la consommation (Broglia *et al.*, 2001). Notre compréhension de la trophodynamique, voire de la dynamique de population zooplanctonique, passe donc par une compréhension en profondeur des mécanismes sensoriels à l'origine des décisions prises par les individus en question. Des travaux récents ont montré que certains processus démographiques clés tel que la mortalité des premiers stades larvaires de copépodes peut être une conséquence directe des interactions à petites échelles générant une densité-dépendance (Ohman & Hirche, 2001). Les processus individuels sont en effet de plus en plus considérés comme à la base du fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble (*e.g.* Yamazaki, 1993 ; Levin *et al.*, 1997 ; Seuront *et al.*, 2001).

Des travaux récents (Doal *et al.*, 1998) ont montré que le comportement natatoire, et donc alimentaire des copépodes (nage et alimentation étant associés de manière intrinsèque *via* les courants alimentaires) était conditionné par la perception chimique d'un partenaire sexuel potentiel (Howlett, 1998). Ceci a été démontré dans le cas particulier du copépode calanoïde *Temora longicornis*, espèce dominante dans la plupart des eaux côtières du monde et d'un intérêt écologique majeur puisqu'elle est capable de consommer jusqu'à 70% de la production primaire journalière. De plus, des résultats encore inédits à ce jour (Jeannette Yen, communication personnelle) montrent que la sensibilité et la spécificité de cette chémoréception présentent une saisonnalité assez nette. Un mâle *Temora longicornis* ne sera généralement sensible qu'à l'odeur d'une femelle de sa propre espèce, alors que lors de périodes d'hyperexcitabilité (vraisemblablement les périodes associées aux efflorescences phytoplanctoniques de printemps et d'automne), son comportement natatoire sera modifié quelle que soit l'espèce de la femelle qu'il est amené à détecter (*e.g.* *Acartia clausi*).

Dans ce cadre, il est clair que la compréhension des mécanismes à l'origine du comportement natatoire en général, et des comportements trophiques et "nuptiaux" en particulier, est essentielle pour la compréhension et la modélisation de la dynamique d'une espèce de copépode. Ainsi, un individu incapable d'optimiser sa recherche de nourriture sera faiblement compétitif vis-à-vis de la ressource et, par voie de conséquence, peu apte à se reproduire. Par exemple, un mâle se trompant systématiquement de femelle ne pourra perpétuer son espèce et un individu incapable de percevoir un prédateur aura des chances de survie extrêmement faibles. Il apparaît clairement que de tels processus ne sont pas sans conséquences sur l'estimation du recrutement au sein d'une même espèce, voire d'un écosystème, donc sur la dynamique des populations impliquées, et à terme sur l'estimation des flux de matière au sein de cet écosystème.

Toutefois, la taille des organismes considérés (le plus souvent inférieure à 1 mm), le phototropisme positif qui caractérise la grande majorité d'entre eux comme les difficultés et les biais inhérents à leur transport et leur maintien au laboratoire ont nécessité dans un premier temps (i) de développer un système vidéo basé sur une technologie infrarouge compatible avec des organismes présentant un phototropisme positif, (ii) de rendre ce système pleinement portatif pour le rendre compatible avec les contraintes temporelles et logistiques du travail de terrain et (iii) de le coupler à un système informatique d'extraction automatique des trajectoires. L'objectif de ce travail étant, à terme, d'établir une classification topologique du comportement natatoire des différents stades de développement, des mâles et des femelles de différentes espèces de copépodes à large répartition géographique et dont la prépondérance sur le fonctionnement de l'écosystème pélagique n'est plus à démontrer (*i.e. Temora* sp., *Acartia* sp., *Centropages* sp., *Calanus* sp.). Cette classification sera basée sur une étude des trajectoires des individus étudiés et considérés dans différentes conditions physiques (température, salinité), trophiques (quantité et qualité de la nourriture) ainsi qu'en fonction de différents stimuli de nature purement biologiques (interactions) tels que la présence d'un prédateur, d'individus de sexe opposé, de la même espèce ou non. Dans ce cadre, il a été nécessaire de développer des outils d'analyse de trajectoire permettant de caractériser, qualitativement comme quantitativement, le détail des comportements natatoires observés.

7.2. Développement technologique

a. Développement et validation d'un système vidéo infra-rouge

L'acquisition des images se fait au moyen de caméras DV Sony DCR-PC120E pourvues de vision infrarouge. Compte tenu de la taille des organismes étudiés (< 1 mm), nous avons développé une source d'éclairage infrarouge basée sur deux séries de 72 diodes infrarouges assemblées sur un circuit imprimé miniature (*i.e.* $9,3 \times 4,9$ cm) connecté à une source d'alimentation (220 V ou 12 V).

L'acquisition des images se fait ensuite en deux dimensions (Fig. 34) en utilisant une seule caméra et un aquarium plat ($8,5 \times 8,5 \times 3$ cm), ou en trois dimensions en utilisant un aquarium cubique ($15 \times 15 \times 15$ cm) et deux caméras placées orthogonalement. Les tests de sensibilité des organismes à la lumière (Fig. 35), comme le logiciel d'extraction des trajectoires ont été réalisés dans un cadre 2D et 3D.

Par ailleurs, le caractère portable du système vidéo infra-rouge est assuré par la nature de l'alimentation des rampes d'éclairages infrarouge fonctionnant à l'aide d'une batterie de 12 V, et l'autonomie des caméras utilisées (plus de 12 h d'utilisation en continue sur une batterie).

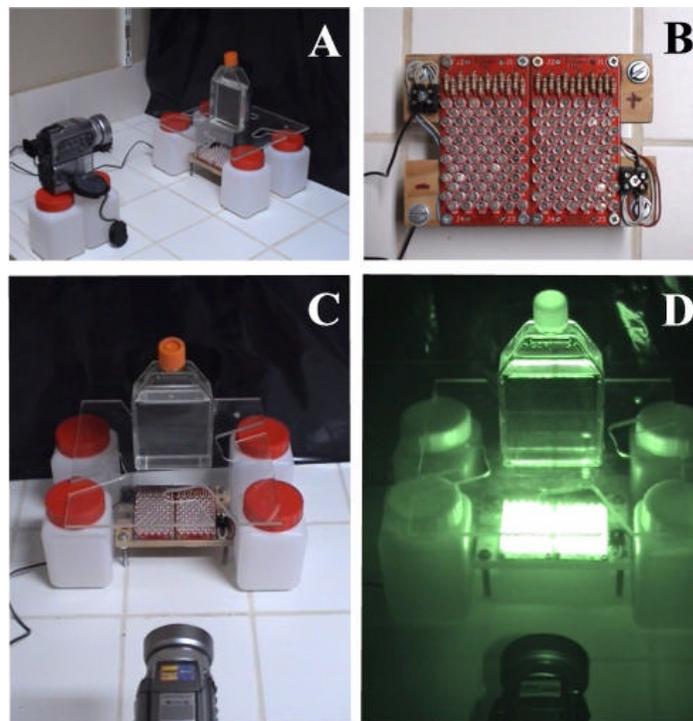


Fig. 34. Illustration du système expérimental en 2 dimensions (A) avec le détail du système d'éclairage infrarouge (B) et une comparaison du système photographié en lumière naturelle (C) et en lumière artificielle (D).

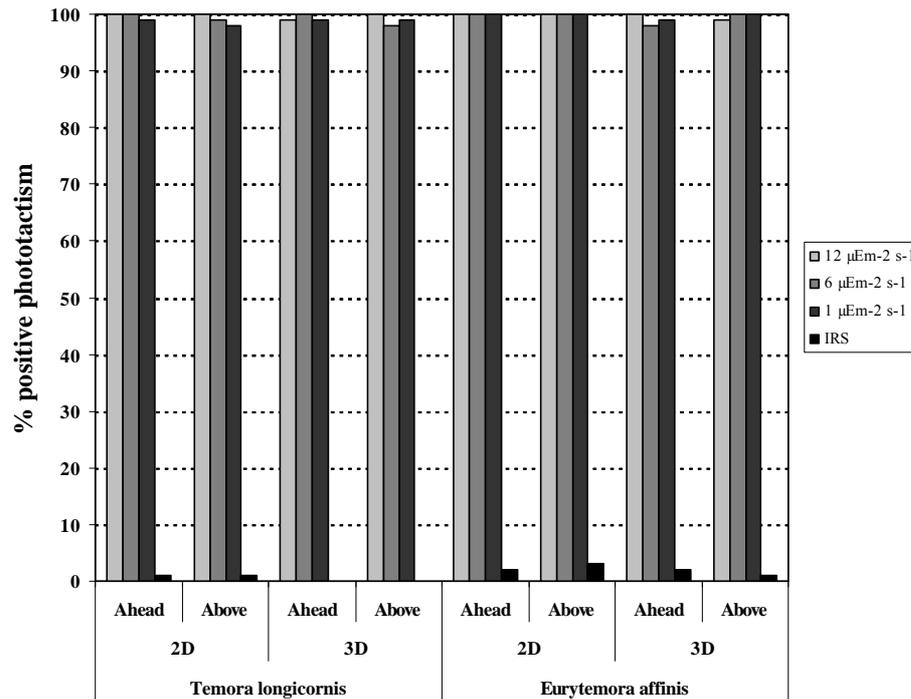


Fig. 35. Pourcentage d'individus de *Temora longicornis* et *Eurytemora affinis* présentant un phototactisme positif quand des sources de lumière de différentes intensités sont placées sous et au dessus des aquariums 2D et 3D, et l'absence de tout phototactisme lors de l'utilisation d'un système d'éclairage infra-rouge. Chaque condition testée est basée sur l'analyse de la présence/absence de phototactisme chez 100 individus.

La validité du système d'éclairage infrarouge est illustrée par la figure 35. Au cours de cette expérience, le phototactisme de deux des espèces de zooplancton les plus abondantes dans les eaux côtières et estuariennes de l'hémisphère Nord (*i.e.* *Temora longicornis* et *Eurytemora affinis*) a été étudié à trois intensités de lumière naturelle (1, 6 et 12 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, cette dernière correspondant à l'intensité de la lumière au midi solaire). Il apparaît que le phototactisme positif de ces copépodes disparaît lors de l'utilisation d'un éclairage infrarouge ce qui garantit l'absence de tout biais associé à l'éclairage utilisé dans les comportements observés.

b. Développement et validation d'un système informatique d'extraction automatique de trajectoire

Les trajectoires, obtenues à 30 images/s par les caméras DV Sony DCR-PC120E, sont ensuite extraites de manière semi-automatique à l'aide d'un logiciel permettant l'identification et le suivi d'un copépode *via* une procédure de recherche de particules consistant à retrancher les

images d'une image moyenne en appliquant une série de seuillage entre une image de fond et chaque image enregistrée (Fig. 36).

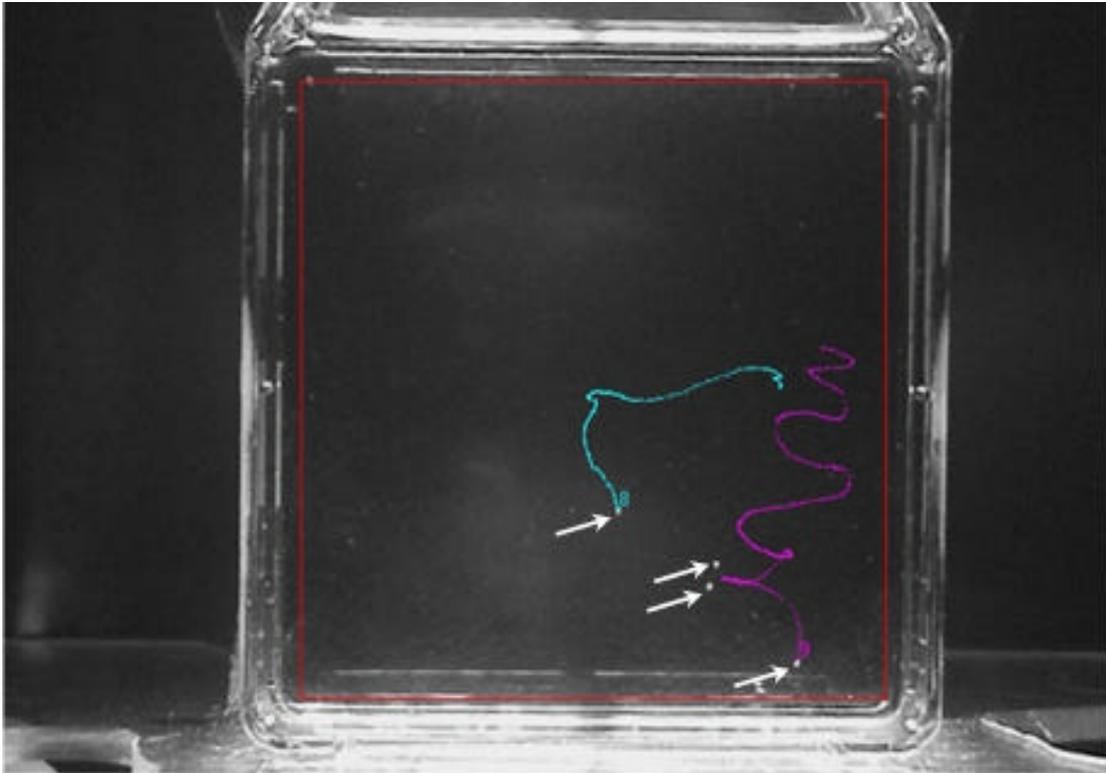


Figure 36. Exemple de plusieurs trajectoires extraites simultanément à partir du système d'analyse d'images. Les copépodes sont identifiés par des flèches blanches, et l'image de fond a été gardée à titre d'illustration.

7.3. Développement numérique

Les deux techniques développées spécifiquement dans le cadre de l'analyse des trajectoires acquises *via* le système décrit ci-avant sont de natures différentes mais conceptuellement similaires, basées sur le concept d'invariance d'échelle considéré dans un cadre géométrique et stochastique.

L'approche géométrique est dérivée de la théorie des fractales qui n'a à ce jour été utilisée que de manière anecdotique en écologie marine (Coughlin *et al.*, 1992 ; Bundy *et al.*, 1993 ; Dowling *et al.*, 2000), et consiste à quantifier le degré d'occupation spatiale d'une trajectoire à l'aide d'un paramètre unique, la dimension fractale D (Fig. 37). Dans ce cadre, il sera possible d'estimer le degré d'efficacité d'une espèce, un sexe ou un stade de développement à explorer de manière efficace son environnement. Par exemple, une espèce présentant un comportement de nage rectiligne (caractérisée par une dimension fractale faible) sera désavantagée dans sa quête de nourriture par rapport à une espèce dont la nage plus

tortueuse (caractérisée par une dimension fractale élevée) lui permet d'explorer son environnement de manière beaucoup plus efficace. Une telle approche ne présente pas les désavantages des métriques utilisées de manière classique pour caractériser le comportement natatoire du zooplancton, mais aussi de certains organismes terrestres, qui apparaissent intrinsèquement liées à l'échelle d'observation (Fig. 38 ; Seuront *et al.*, 2004b).

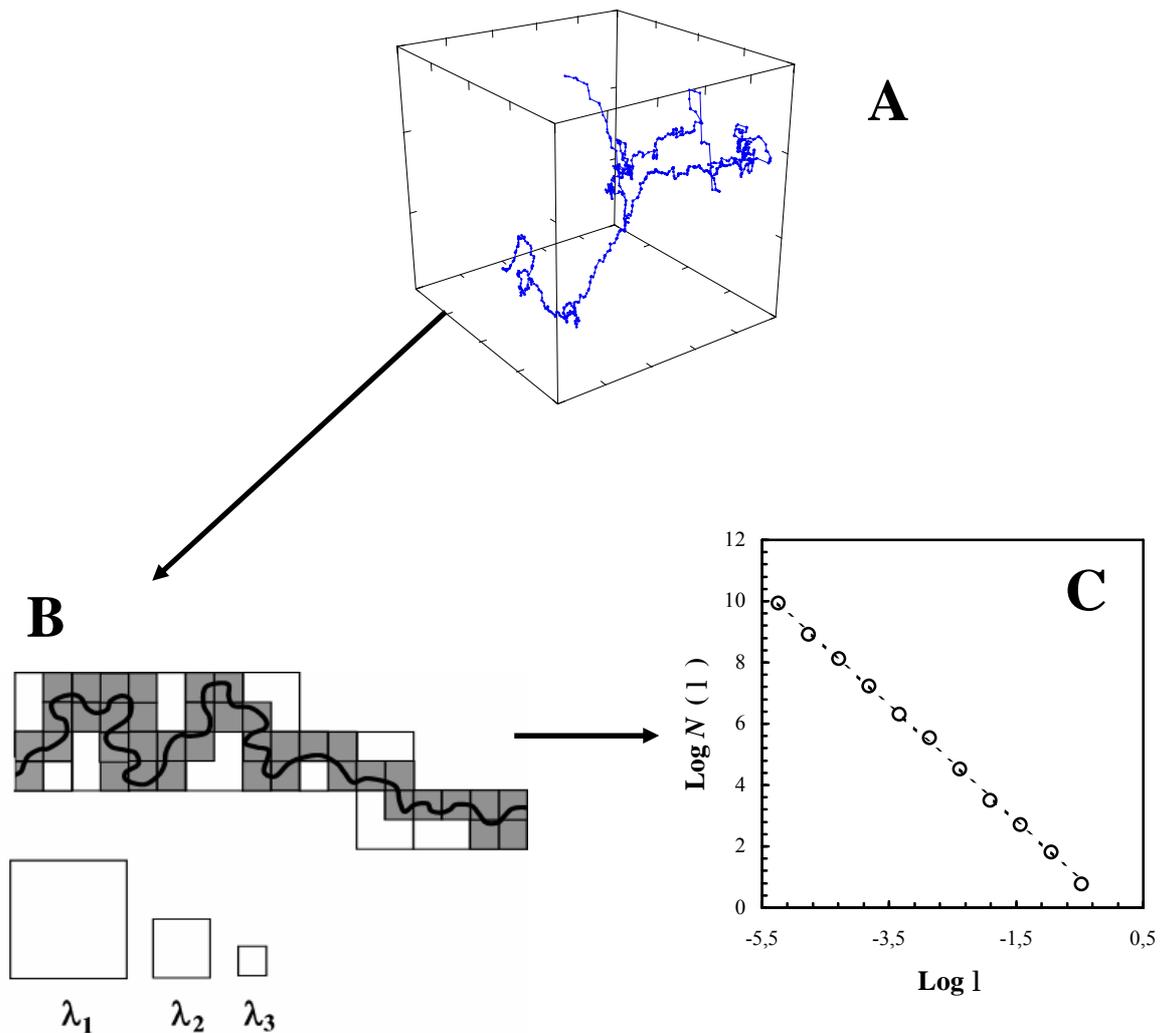


Fig. 37. Principe de l'approche topologique géométrique. La trajectoire d'un organisme zooplanctonique (A) est recouverte par des boîtes de taille λ_i décroissante (B). Pour chaque valeur de λ_i , une représentation bi-logarithmique du nombre de boîtes contenant une partie de la trajectoire en fonction de l'échelle d'observation λ_i permet d'estimer la dimension fractale D caractéristique de cette trajectoire à partir de la pente de la courbe obtenue (C) (adapté d'après Seuront *et al.*, 2004b).

De plus, la topologie géométrique qui en découle permettra d'identifier les comportements caractéristiques de différents stades de développement et sexes de différentes espèces dans différentes conditions de forçages physiques et biologiques. La validité de cette approche topologique a d'ores et déjà été testée sur *Daphnia pulicaria*, organisme zooplanctonique d'eau douce extrêmement répandu, et a permis de montrer que la complexité du comportement natatoire de cette espèce est une fonction de l'intensité de la turbulence (Seuront & Yamazaki, soumis). Ainsi, une telle approche permettra d'établir la topologie, ou la cartographie (exprimée en terme de dimension fractale), du comportement de différentes espèces zooplanctoniques en fonction d'un vaste panorama de situations écologiques auxquelles ces organismes sont confrontés en permanence.

Enfin, la quantité d'information issue de cette approche topologique sera extrêmement valorisable en écologie marine, mais aussi dans d'autres domaines de l'écologie comportementale compte tenu du large champ d'application des techniques d'analyse fractale (Seuront *et al.*, 2002). Par exemple, une connaissance *a priori* des caractéristiques physico-chimiques et biologiques d'un environnement donné sera suffisante pour estimer—*via* notre topologie—la structure géométrique de son comportement natatoire, et de fait sa dépense énergétique.

L'approche stochastique est dérivée du concept de multifractales appliqué récemment avec succès à la distribution de paramètres physiques comme la température et la salinité (Seuront *et al.*, 1996a, b, 1999), comme à celle de paramètres cruciaux sur le plan du fonctionnement de l'écosystème pélagique comme les sels nutritifs (Seuront *et al.*, 2002), la biomasse phytoplanctonique (Seuront *et al.*, 1996a, b, 1999) et zooplanctonique (Seuront & Lagadeuc, 2001). Ce type d'approche, que nous avons été les premiers à introduire en écologie comportementale (Schmitt & Seuront, 2001, 2002 ; Seuront *et al.*, 2004c) permet de quantifier de manière extrêmement précise la distribution de probabilité des incréments d'espace parcouru par tout organisme planctonique (ou de manière générale tout organisme doté de mobilité) en fonction du temps. Ceci est réalisé en nous affranchissant simultanément, comme dans le cadre géométrique développé ci-avant, de toutes les limitations intrinsèquement liées à l'échelle d'observation (Fig. 39).

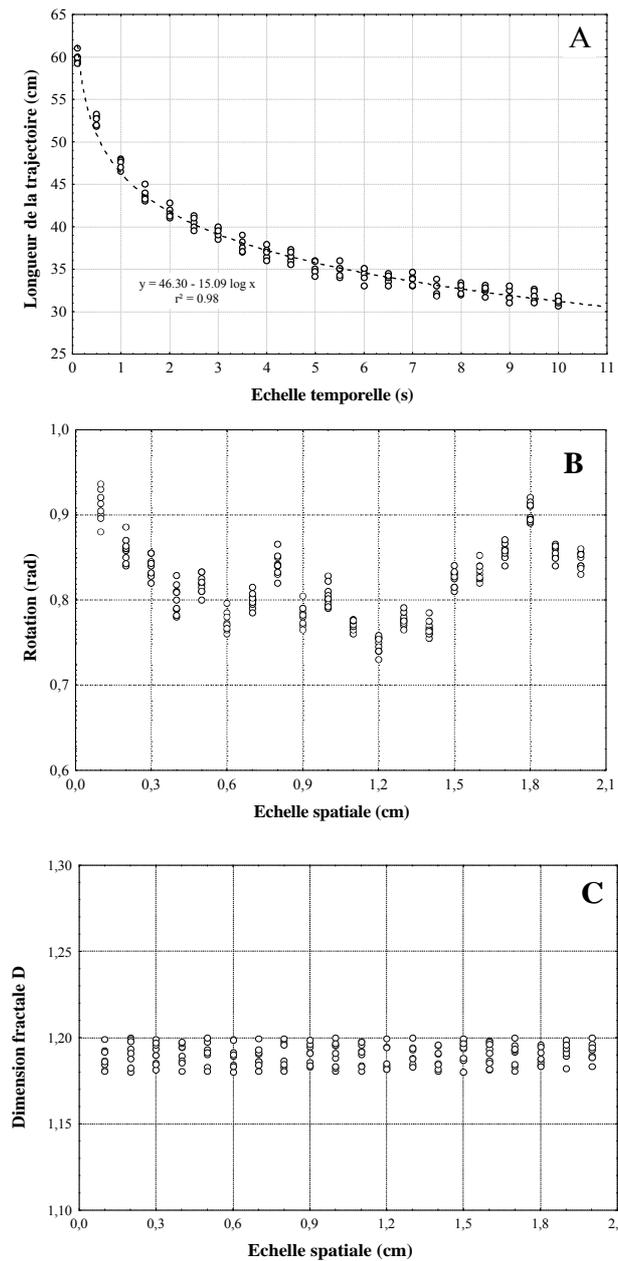


Fig. 38. Illustration de la dépendance d'échelle de métriques telles que la longueur totale parcourue par l'organisme étudié le long de sa trajectoire (A) et l'angle de rotation moyen entre deux déplacements successifs (*i.e.* une estimation de la tortuosité de sa trajectoire) de cet organisme (B). En revanche, la dimension fractale D apparaît totalement indépendante de l'échelle d'observation (C) (adapté d'après Seuront *et al.*, 2004b)

Outre l'information géométrique relative au degré d'occupation de l'espace obtenue *via* l'approche topologique géométrique, le cadre stochastique permet de caractériser de manière qualitative et quantitative les comportements de nage lente et rapide, comme les sauts, autant de paramètres qui n'ont pu jusqu'alors être pris en compte dans une démarche de paramétrisation du comportement, faute d'outils adaptés. En outre, c'est cette incapacité à rendre compte de la nature hautement stochastique du comportement natatoire du zooplancton

qui est à l'origine des simulations de comportements basées exclusivement sur des processus de marche aléatoire (*e.g.* Yamazaki & Okubo, 1995 ; Banas *et al.*, 2004) dont le non réalisme a été aujourd'hui pleinement démontré (Schmitt & Seuront, 2001, 2002 ; Seuront *et al.*, 2004c).

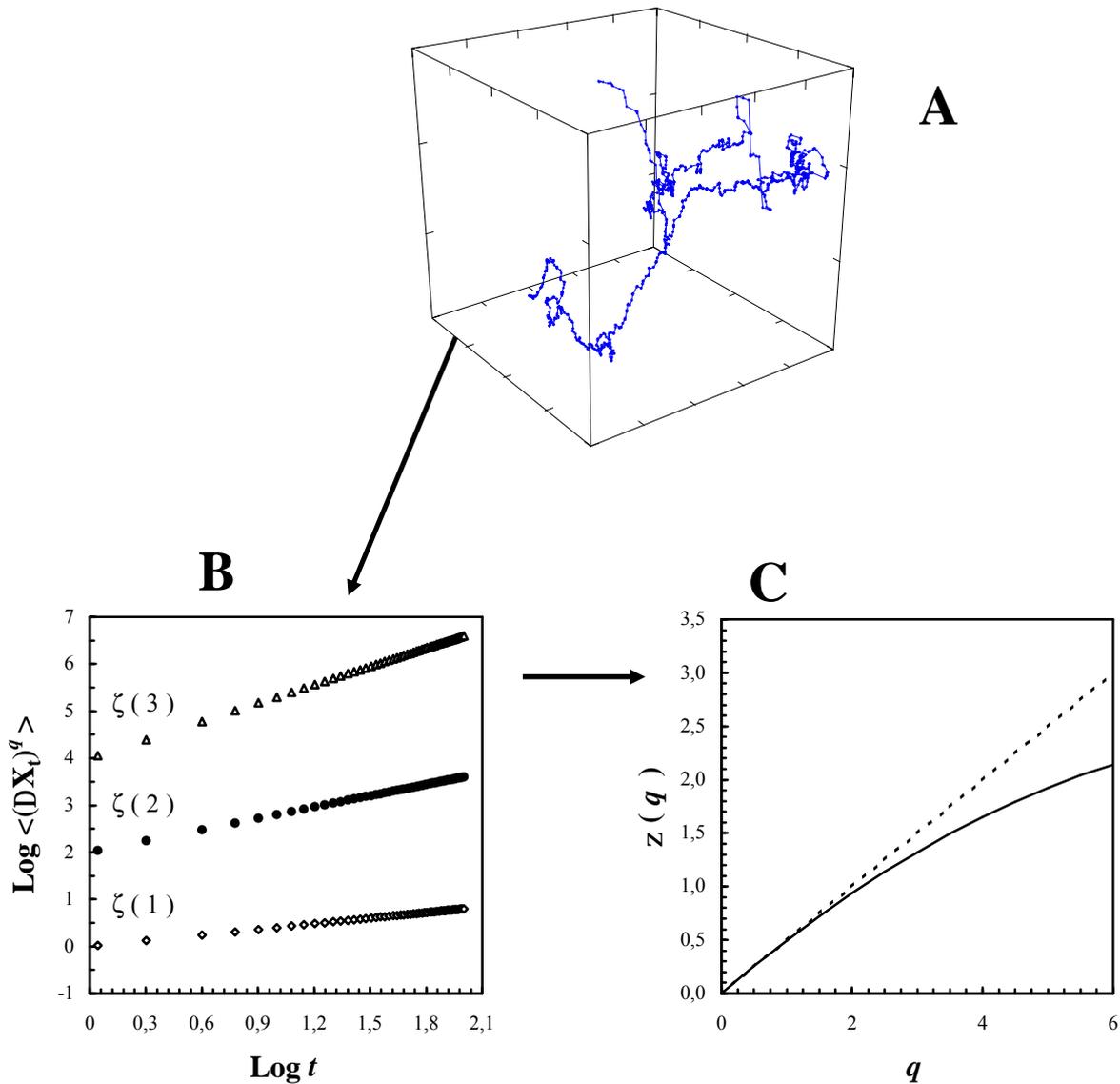


Fig. 39. Principe de l'approche topologique stochastique. La trajectoire d'un organisme zooplanctonique (A) est considérée dans un cadre stochastique en étudiant les moments statistiques $\langle (\Delta X_t)^q \rangle$ des incréments d'espace (ΔX_t) parcouru par cet organisme et ce à différentes échelles de temps t . La représentation de $\langle (\Delta X_t)^q \rangle$ en fonction de t , en échelle logarithmique, permet d'estimer un paramètre $\zeta(q)$ pour différentes valeurs de q par simple régression linéaire (B). Les valeurs de q les plus élevées caractérisent les incréments les plus forts, *i.e.* les sauts les plus violents, ce qui permet d'accéder, *via* la forme de la courbe $\zeta(q)$ vs. q à une paramétrisation de la distribution de probabilité des déplacements successifs (C). La courbe continue nonlinéaire représente les valeurs empiriques de $\zeta(q)$ alors que les pointillés représentent la distribution de $\zeta(q)$ dans le cas d'un mouvement brownien (*i.e.* marche aléatoire) (adapté d'après Schmitt & Seuront, 2001, 2002).

7.4. Applications

L'objectif de ces travaux était d'estimer la part d'inné présente dans le comportement natatoire du zooplancton, et d'estimer leur capacité d'adaptation aux fluctuations des conditions environnementales, en particulier l'intensité de la turbulence et la quantité de nourriture.

a. Réponse comportementale au caractère intermittent de la turbulence

Si le caractère intermittent de la turbulence est aujourd'hui clairement admis (Seuront *et al.*, 2004a), ses effets sur le comportement du zooplancton, et donc sa dynamique trophique n'ont jamais été étudié sur des animaux libres. Les seuls travaux disponibles ont été réalisés sur des animaux fixés pour être maintenu dans le champ focal d'une caméra (*e.g.* Hwang & Strickler, 1994). La première étape de ce travail a été de développer un système capable de générer des niveaux de turbulence réalistes, le "ZooTurbularium" (Fig. 40), pleinement compatible avec la turbulence observée *in situ* (de $10^{-8} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ à $10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$) ; *cf.* Seuront *et al.* (2004d) pour plus de détails.

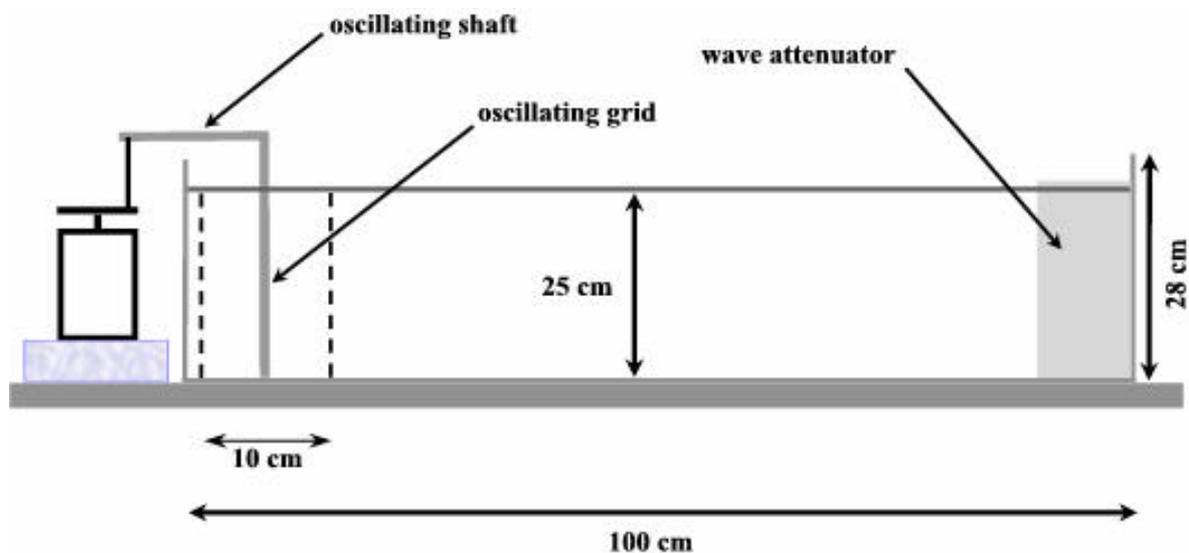


Fig. 40. Le "ZooTurbularium", système générateur de turbulence *via* une grille oscillante (d'après Seuront *et al.*, 2004d).

Le “ZooTurbularium” a ensuite été séparé en 7 zones distinctes définies en fonction de leur intensité turbulente. Un individu a ensuite été maintenu pendant une minute dans cette zone grâce à une lampe disposée immédiatement à l’aplomb du “ZooTurbularium”, les autres zones ont été isolées de la lumière par une feuille de papier noir. Chaque zone et chaque niveau de turbulence a été testé sur 10 individus (*Temora longicornis* et *Daphnia pulicaria*). Chaque individu a ensuite été prélevé, et son comportement enregistré pendant 5 minutes dans une cuve d’observation plate (8,5 × 8,5 × 3 cm ; cf. section 4.2a ; Fig. 41).

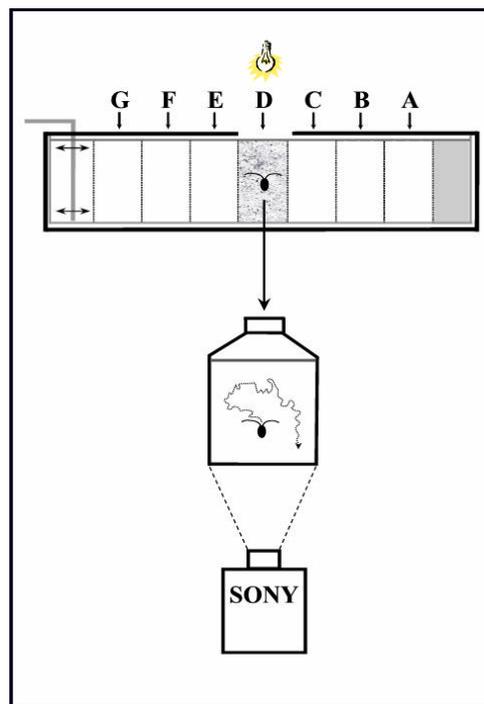


Fig. 41. Représentation schématique du dispositif expérimental destiné à tester les effets de l’intensité de la turbulence sur le comportement natatoire du zooplancton. Un individu a été maintenu une minute dans chaque zone du “ZooTurbularium” pendant 1 mn, puis prélevé et observé pendant 5 mn (d’après Seuront *et al.*, 2004d).

Quelle que soit l’intensité de la turbulence considérée, le comportement natatoire de *D. pulicaria* et *T. longicornis* présente un effet d’hystérésis très clair (Fig. 42). La dimension fractale de leur trajectoire augmente ainsi significativement après une exposition d’une minute à la turbulence, puis décroît jusqu’à converger vers la dimension caractéristique d’un comportement en milieu non-turbulent. Même après une exposition à une turbulence particulièrement forte, les deux espèces considérées mettent moins de 5 mn pour retrouver un comportement natatoire normal.

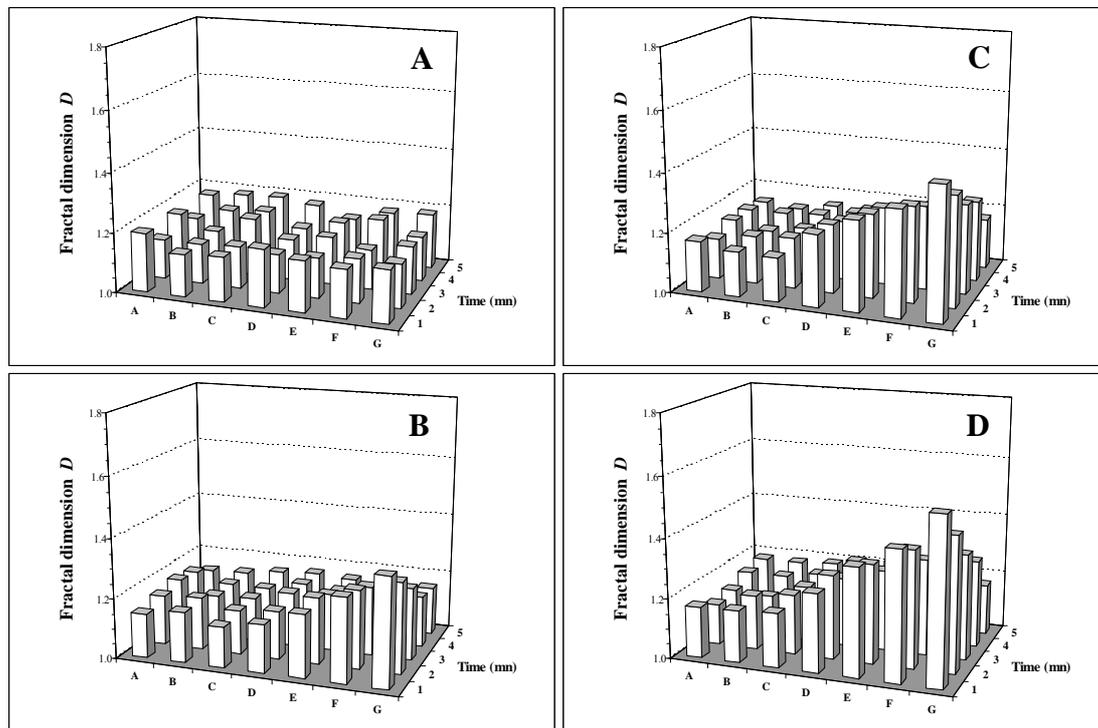


Fig. 42. Dimension fractale des trajectoires de *Daphnia pulicaria*, en fonction de la zone considérée dans le “ZooTurbularium” (distance à la grille décroissante de A à G) et du temps écoulé après un séjour de 1 mn dans une zone donnée en l’absence de turbulence (A) et pour trois vitesses d’oscillations de la grille (10, 20 et 30 oscillations par minute ; B, C et D) ; d’après Seuront *et al.* (2004d).

b. Réponse comportementale à la présence/absence de nourriture

Les trajectoires analysées ici correspondent à des trajectoire bi-dimensionnelles du copépode calanoïde *Temora longicornis* obtenues en l’absence de nourriture (eau de mer filtrée) et en présence de nourriture (*Nannochloropsis oculata* ; 10^8 cellules/l). L’analyse quantitative montre dans les deux cas un comportement non-linéaire des exposants $z(q)$ qui démontre le caractère multifractal du comportement natatoire de *Temora longicornis* (Fig. 43).

D’autre part, la différence existant entre les exposants $z(q)$ obtenus en eau filtrée et en présence de nourriture suggère que si le caractère multifractal des déplacements de *T. longicornis* relève du domaine de l’inné, en revanche cette espèce est également capable de s’adapter à son environnement. Ces résultats, encore préliminaires, semblent indiquer une

marche aléatoire multifractale assez lisse en absence de nourriture, devenant une marche aléatoire bien plus intermittente en présence de nourriture, se rapprochant plus du mouvement Brownien pour les petits déplacements (soit les faibles moments q), ce qui correspond à un comportement plus heurté, permettant de mieux visiter l'espace.

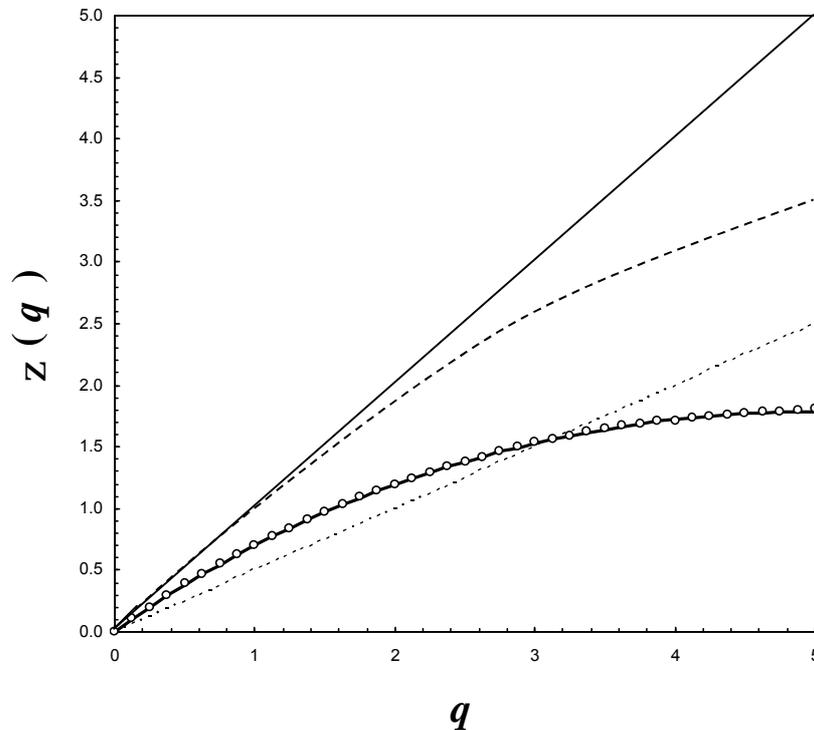


Fig. 43. La fonction invariante d'échelle $\zeta(q)$ obtenues en présence de nourriture (courbe continu et symboles ouverts) et en absence de nourriture (courbe en tirets). Les fonctions $\zeta(q)$ linéaires correspondant à un mouvement Brownien ($\zeta(q) = q/2$) et à une courbe lisse ($\zeta(q) = q$) sont respectivement indiquées en pointillés et en continu.

Si des différences comportementales ont pu être mises en évidence en relation avec la recherche d'un partenaire sexuel (*e.g.* Doal *et al.*, 1998), à ma connaissance aucune étude n'a à ce jour considéré l'effet (qualitatif et/ou quantitatif) de la nourriture sur le caractère multifractal de la diffusion des copépodes. Une telle étude permettrait néanmoins d'accroître nos connaissances sur le potentiel adaptatif, et à terme évolutif, d'organismes *a priori* considérés comme primitifs. De manière plus générale, ceci permet également de reproduire la dynamique chaotique non-linéaire des copépodes par l'intermédiaire de simulations stochastiques de marches aléatoires multifractales (Schmitt & Seuront, 2001). Ces marches pourront être, à terme, intégrées dans des modèles d'évolution individu-centrés.

8. EFFET DES PROCESSUS A MICRO-ECHELLE SUR LE FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES

8.1. Approche theorique

A l'heure actuelle tous les modèles ayant approché les effets de la turbulence sur les écosystèmes planctoniques ont considéré cette turbulence comme un processus homogène. De fait, la contribution de la turbulence a toujours été résumée à un taux de dissipation moyen, dont nous avons souligné plus haut (section 2.1, Figs. 2 & 4) le peu de réalisme. En conséquence, il m'est apparu indispensable d'estimer de manière théorique les effets de l'intermittence de la turbulence sur des processus clés comme le taux de rencontre proie-prédateur, les flux passifs de sels nutritifs vers une cellule phytoplanctonique comme les processus de coagulation physique et de flux verticaux. Sur la base d'un modèle analytique multifractal (Seuront, 2001 ; Seuront *et al.*, 2001) permettant de prendre en compte l'intégralité des fluctuations de l'énergie cinétique turbulente tels que perceptibles dans les figures 2 et 4, il a ainsi été possible de modifier certains modèles existant pour les adapter au cadre intermittent et de proposer que pour une gamme d'intensités de turbulence représentative des conditions rencontrées *in situ* (*i.e.* $10^{-10} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ - $10^{-2} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$) :

- les flux passifs de sels nutritifs autour d'une cellule phytoplanctonique augmente de 6 à 62 % (Seuront, 2001)
- le taux de rencontre entre proie et prédateur diminue de 25 à 50 % (Seuront, 2001 ; Seuront *et al.*, 2001)
- les processus de coagulation physique diminuent de 25 à 48 % (Seuront, 2001)
- le volume des agrégats formés par coagulation diminue de 25 à 50 % (Seuront, 2001)

Ces résultats théoriques suggèrent que la prise en compte de la moyenne du taux de dissipation de l'énergie cinétique plutôt que sa structure inhomogène conduit à une sur-estimation ou à une sous-estimation systématique des processus clés affectés par la turbulence.

Ce travail théorique pouvant s'avérer d'une importance capitale à une époque où les estimations des flux de matière, notamment de carbone et d'azote, sont encore largement débattues dans la littérature, il est nécessaire de développer des protocoles qui permettent d'en tester la robustesse au laboratoire.

8.2. Approche empirique

Une des limitations majeures des travaux de laboratoire portant sur la turbulence est relative aux niveaux de turbulence générés qui sont très nettement supérieurs à ceux rencontrés *in situ* (Peters & Redondo, 1997). En outre, l'intermittence, propriété fondamentale de tout écoulement turbulent n'a jamais été pris en compte dans une quelconque approche expérimentale. Sur la base du travail réalisé dans le canal hydrodynamique de la Station Marine de Wimereux qui a montré que les propriétés intermittentes de la turbulence étaient parfaitement reproductibles au laboratoire (section 2.1 ; Seuront *et al.*, 2004a), les résultats théoriques présentés ci-avant ont été testés *via* une série d'expériences de broutage.

Toutefois pour que des résultats expérimentaux basés sur des mesures de taux d'ingestion puissent être comparés à des estimations théoriques de taux de rencontre, un certain nombre de conditions doivent être remplies :

- (i) les mesures d'ingestion doivent être réalisées dans des conditions de concentration en nourriture très inférieures aux concentrations saturantes pour une espèce et une nourriture données,
- (ii) les incubations doivent être de courte durée de manière à éviter tout artefact associé aux effets de la satiété.

Dans un premier temps, les réponses fonctionnelles des copépodes calanoides *Temora longicornis* et *Acartia clausi* ont été estimées pour deux espèces phytoplanctoniques, les diatomées *Thalassiosira pseudonana* et *T. weissflogii*. Une fois les concentrations expérimentales des deux algues choisies, des incubations de différentes durées ont été réalisées de manière à déterminer le temps nécessaire pour arriver à satiété. La durée des incubations en conditions turbulentes a été fixée à 15 mn. Chaque incubation turbulente a été réalisé sur 10 copépodes et répétée 5 fois ; 9 niveaux de turbulence ont été testés, de $5 \times 10^{-10} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ à $4 \times 10^{-10} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$. Les résultats ont ensuite été exprimés comme le rapport entre l'ingestion mesurée en conditions turbulentes et l'ingestion mesurée dans un témoin non-turbulent, et comparés aux prédictions des modèles non-intermittents et intermittents (exprimées comme le rapport entre taux de rencontre en conditions turbulentes et non-turbulentes). Dans tous les cas, les prédictions du modèle non-intermittent surestiment les

résultats expérimentaux, et le modèle intermittent est beaucoup plus proche des données empiriques (Fig. 44).

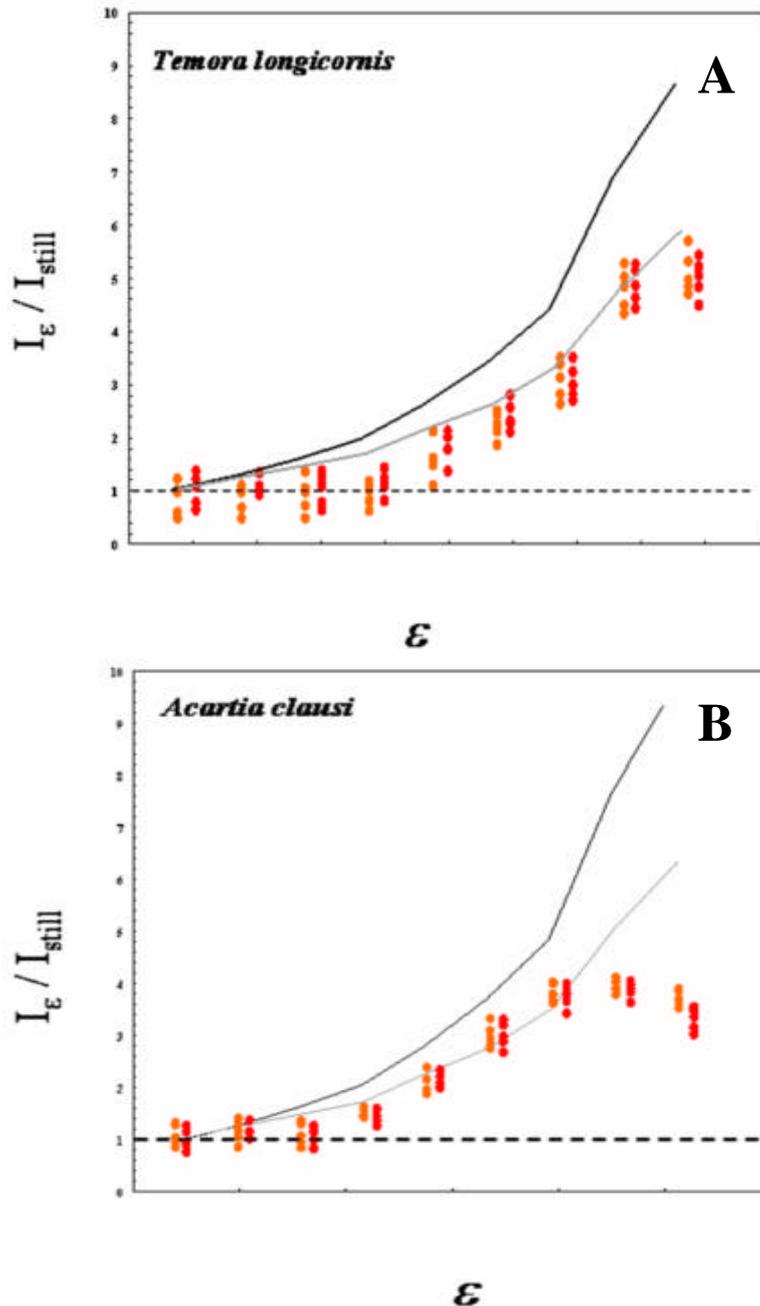


Fig. 44. Comparaison entre les prédictions théoriques des modèles intermittent (courbe grise) et non-intermittent (courbe noire) et les résultats expérimentaux obtenus pour *Temora longicornis* et *Acartia clausi* broutant les diatomées *Thalassiosira pseudonana* (points rouges) et *Thalassiosira weissflogii* (points oranges) dans 9 conditions turbulentes d'intensités croissantes (exprimées en coordonnées logarithmiques) ; d'après Seuront (en préparation).

Ces résultats représentent la première évidence expérimentale de l'importance de l'intermittence de la turbulence dans un processus écologique, ici la trophodynamique du zooplancton. En outre, ils suggèrent que le rôle de la turbulence est significativement moins important dans la dynamique trophique du zooplancton que ce qui a été envisagé jusqu'alors, tout particulièrement dans des conditions de turbulence élevées (Fig. 44).

9. PERSPECTIVES DE RECHERCHE : APPROCHE TOPOLOGIQUE DES MICRO-ECOSYSTEMES

Cette étude se veut une contribution à la compréhension de la structure et le fonctionnement des écosystèmes marins qui est une nécessité absolue, en particulier dans les zones côtières fortement anthropisées telles que la Manche Orientale et le Sud de la Mer du Nord. L'objectif de ce travail est ainsi de comprendre la dynamique propre et les relations de causalité existant (ou pas) entre virioplancton, bactérioplancton, phytoplancton, protozooplancton et mésozooplancton *via* une approche interdisciplinaire basée sur une interaction constante entre travail *in situ* et travail de laboratoire, analyse numérique et modélisation, et pleinement adaptée à la micro-échelle (mm-cm). Une attention toute particulière sera apportée à la dynamique de ces compartiments clés en relation avec les efflorescences printanières de la Prymnésiophycée *Phaeocystis globosa* en Manche Orientale et dans l'Océan Austral.

9.1. Motilité planctonique et interactions biotiques/abiotiques

La motilité est une caractéristique commune à la plupart des classes de bactéries, phytoplanctontes, protozooplanctontes et mésozooplanctontes marins. Elle n'a pourtant été que relativement peu étudiée et ce toujours de manière ponctuelle. Le travail de recherche proposé ici a été conçu dans un cadre synoptique visant à mettre en place une topologie comportementale du bactério-, phyto-, protozoo- et mésozooplancton sur la base des techniques décrites à la section 4.3 dans différentes conditions de forçages biotiques (*e.g.* qualité/quantité de nourriture, présence de conspécifiques, de prédateurs) et abiotiques (*e.g.* température, salinité, turbulence, viscosité). Le contexte de modélisation stochastique proposé par Schmitt & Seuront (2001) sera implémenté sur la base des différentes topologies obtenues dans le cadre multifractal (*cf.* section 4.3). Enfin, ce travail pourra à terme servir de base de données qui permettra de tester la robustesse de toute approche de modélisation comportementale en confrontant la topologie des comportements natatoires émergents d'un modèle à celle des trajectoires obtenues empiriquement. Une telle approche permettra *de facto* de valider, ou d'invalider, les hypothèses à la base du fonctionnement du modèle.

a. Bactérioplancton, phytoplancton et protozooplankton

La motilité est une caractéristique comportementale commune à la plupart des classes de bactéries, de phytoplancton et de protozooplancton marins, et généralement considérée comme un avantage adaptatif écologique permettant d'augmenter l'absorption de sels

nutritifs, d'explorer un environnement fluctuant, d'augmenter le succès de reproduction et d'éviter les prédateurs. Les travaux réalisés sur la motilité bactérienne restent relativement rares. Toutefois, des résultats récents ont montré que les bactéries étaient capables de localiser des points sources d'acides aminés et de s'y agréger (Barbara & Mitchell, 2003a) mais aussi de localiser et de poursuivre des cellules phytoplanctoniques (Barbara & Mitchell, 2003b). En outre, des travaux récents (Seuront, Mitchell & Tanaka, non publiés) ont montré que des souches bactériennes marines étaient capables d'atteindre des vitesses supérieures à 1 mm s^{-1} , et présentaient un comportement natatoire significativement différent d'un mouvement Brownien. D'autres travaux empiriques et théoriques ont pu montrer une modification des caractéristiques du comportement natatoire du phytoplancton et du protozooplancton (*e.g.* vitesse de translation, orientation et complexité des trajectoires) en fonction de la taille des cellules (Kamykowski *et al.*, 1992), d'un éventuel phototactisme et/ou géotactisme (Eggersdorfer & Hader, 1991a,b ; Kessler *et al.*, 1992), du statut métabolique et des stimuli internes (Yamazaki & Kamykowski, 2000), de la turbulence (Kamykowski & Yamazaki 1997 ; Fig. 45) et des interactions entre gravité et cisaillement à micro-échelle (Karp-Boss *et al.*, 2000).

L'hypothèse sous-jacente à tous ces travaux, au-delà de la reconnaissance du fait que ces organismes, à cause de leur petite taille, évoluent dans un habitat caractérisé par un nombre de Reynolds faible ($Re < 1$) où la viscosité domine et les forces inertielles sont négligeables. A ce jour, l'influence des fluctuations de viscosité sur la motilité n'a ainsi jamais été considérée. Une modification de la vitesse de nage des dinoflagellés induite par la température a été reportée (Kamykowski & McCollum, 1986) mais elle a été attribuée à des effets métaboliques plutôt qu'à une modification de viscosité (Kamykowski, 1995).

L'objectif général de ce travail est de déterminer si des modifications des propriétés rhéologiques de l'eau de mer (*i.e.* viscosité) induites par les efflorescences de la Prymnésiophycée *Phaeocystis* sont susceptibles de modifier le comportement natatoire du bactérioplancton, du phytoplancton motile et du protozooplancton. En outre, de manière à identifier les effets purement biologiques dus aux excréments de mucus polysaccharidique par les cellules de *Phaeocystis* des effets physiques dus à la température, ce travail sera réalisé en Manche orientale et dans l'océan Austral. Cette comparaison est rendue possible par mon implication dans les travaux de l'Australian Antarctic Division *via* un projet financé jusqu'en 2006 et intitulé "*Impact of viscosity on the morphology and swimming behaviour of motile bacterioplankton, phytoplankton and protozooplankton*".

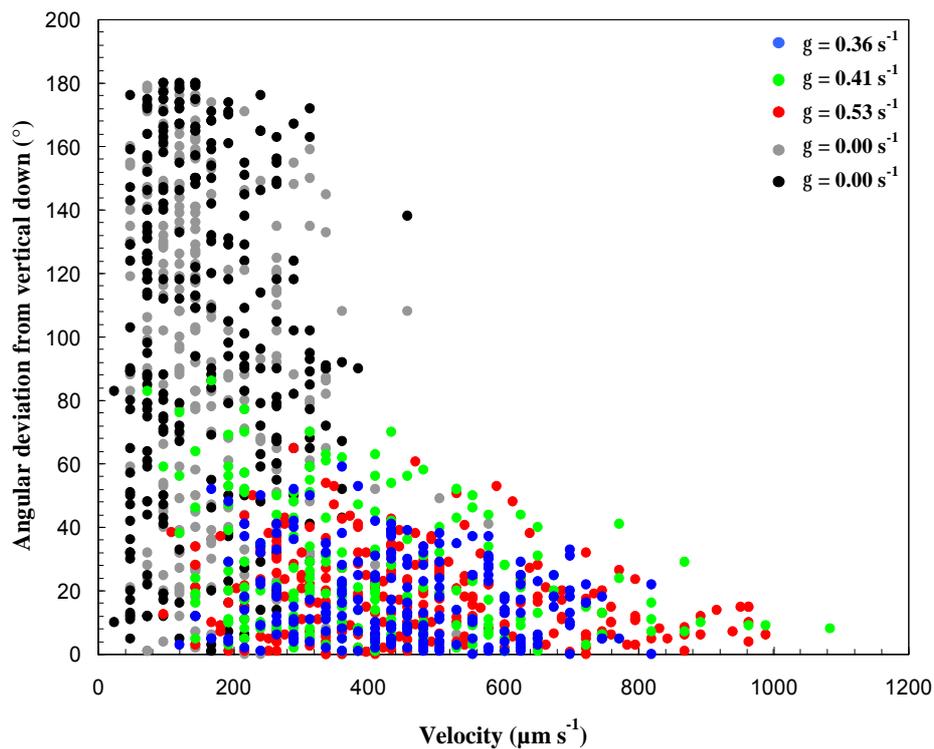


Fig. 45. Comportement natatoire différentiel de *Prorocentrum micans*, exprimé en termes de vitesse de nage et d'orientation par rapport à la verticale, en l'absence et en présence de cisaillement turbulent. Les différences observées entre conditions turbulentes et non-turbulentes démontrent l'adaptivité du phytoplancton motile en réponse à un stimulus physique (d'après Waters, Seuront & Mitchell, en préparation).

Ce travail sera réalisé en collaboration avec le Dr. Raechel Waters qui a obtenu un financement post-doctoral de l'Australian Research Council pour travailler avec moi sur cette thématique sur la base de mesures de viscosité réalisées au cours de l'efflorescence printanière en Manche orientale et dans l'océan Austral. Ces mesures seront ensuite comparées à la structure géométrique et stochastique du comportement natatoire des organismes considérés (*via* les techniques décrites à la section 4) dans des conditions de viscosité contrôlées. En particulier, il conviendra (i) de quantifier et distinguer les changements de viscosité associés à la température et la salinité (contrôle physique) de ceux associés à la matrice muqueuse de *Phaeocystis* (contrôle biologique), (ii) caractériser le comportement natatoire du phytoplancton motile dans des conditions de viscosité contrôlée, (iii) séparer les effets physiologiques contrôlés par la température des effets de la viscosité sur la motilité, (iv) développer un modèle prédictif destiné à estimer les effets de changement de viscosité sur la trophodynamique du zooplancton *via* les modifications de la motilité des proies phytoplanctoniques par la viscosité. Les implications de ces travaux sont considérables

car une paramétrisation appropriée du comportement natatoire de cellules phytoplanctoniques motiles dans différentes conditions de viscosité est à la base même de tous les modèles destinés à estimer *e.g.* l'absorption de sels nutritifs par le phytoplancton comme le taux de prédation dudit phytoplancton par le zooplancton, et de fait, les flux d'énergie et de matières au sein des écosystèmes marins dans leur ensemble.

b. Zooplancton

Suite aux premiers travaux démontrant le caractère adaptif (*cf.* Figs. 42-43) du zooplancton à différents forçages biotiques et abiotiques (*e.g.* Seuront *et al.*, 2004d), comme des travaux préliminaires réalisés sur les interactions mâle-femelle (Figs. 46-47), il apparaît aujourd'hui nécessaire de développer une approche synoptique des réponses comportementales du zooplancton aux fluctuations des paramètres environnementaux. Ainsi, à partir de deux espèces cibles, les copépodes calanoides *Temora longicornis* et *Eurytemora affinis* qui sont les espèces dominantes dans les eaux côtières et estuariennes de l'hémisphère Nord, nous nous proposons d'étudier de manière systématique, sur des individus adultes comme les différents stades de développement, à différents moments du cycle saisonnier, dans de l'eau prélevée *in situ* et de l'eau filtrée :

- l'effet de la concentration et de la qualité de la nourriture
- l'effet de la température et de la salinité
- l'effet de la turbulence
- l'effet de la présence d'un prédateur
- l'effet de la présence d'un conspécifique de même sexe ou de sexe opposé

à l'aide des différents dispositifs expérimentaux (canal hydrodynamique, "ZooTurbularium") décrits dans ce document.

L'identification des stratégies de nage des mâles et femelles du copépode *Eurytemora affinis*, comme l'adaptivité de *Temora longicornis* (*cf.* Fig. 43), permet de suggérer que ces espèces sont extrêmement sensibles aux substances dissoutes telles que les phéromones, et de fait, pourraient contribuer efficacement au développement d'un indice biologique de l'état de pollution des eaux côtières et estuariennes. De plus, le comportement essentiellement passif des femelles ovigères d'*E. affinis* peut être considéré comme une adaptation comportementale

pour maintenir la population dans la zone de turbidité maximum en sédimentant et en restant dans les couches les plus profondes de l'estuaire une fois que l'accouplement a eu lieu.

L'analyse du comportement du zooplancton en réponse à différents forçages biotiques et/ou abiotiques peut donc être considérée comme très prometteuse en terme de mise au point d'indice biologique de l'état de santé des écosystèmes pélagiques. Ainsi, la comparaison du comportement natatoire d'un individu soumis à *e.g.* un contaminant chimique avec celui d'un individu de la même espèce en l'absence du contaminant pourrait permettre de mettre en place un critère comportemental d'identification de la présence et/ou de l'effet d'une pollution sur le compartiment biologique.

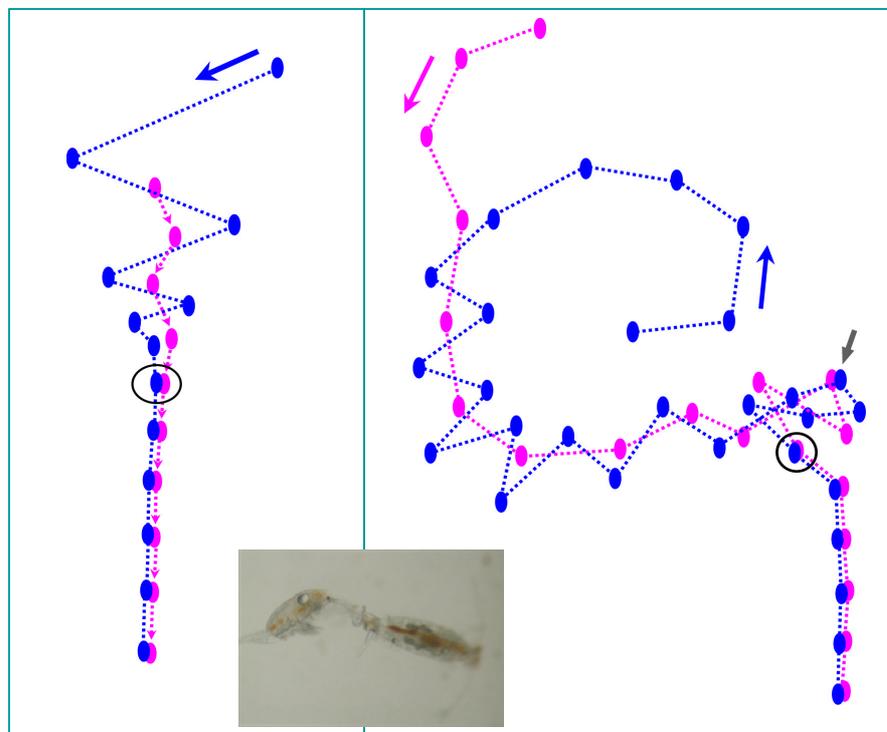


Fig. 46. Séquences comportementales entre un mâle (en bleu) et une femelle non-ovigère (en rose) d'*Eurytemora affinis*. Quelle que soit la stratégie de nage de la femelle, rectilinéaire (A) ou curvilinéaire (B), le mâle est capable de la localiser, la poursuivre, la rencontrer (flèche grise) et s'accoupler avec elle (cercle noir). Une fois l'accouplement réalisé, ils cessent de nager et sédimentent ensemble (d'après Seuront, en préparation).

Dans un deuxième temps, il conviendra d'élaborer un modèle individu-centré, sur la base de la plate-forme « Mobidyc » (Houssin *et al.*, 2002 ; Ginot *et al.*, 2002 ; Souissi *et al.*, 2004, 2005) disponible à la Station Marine de Wimereux. « Mobidyc », acronyme de 'MODélisation Basée sur les Individus pour la DYnamique des Communautés', est un projet informatique qui vise à promouvoir l'usage des Modèles Individus-Centrés (MIC) comme outil d'accompagnement de la recherche dans le domaine de l'écologie, de la biologie et de

l'environnement. La plate-forme actuelle de “ *MobidyC*” a été développée sous l'environnement VisualWorks 5.i en utilisant le langage de programmation orienté objet

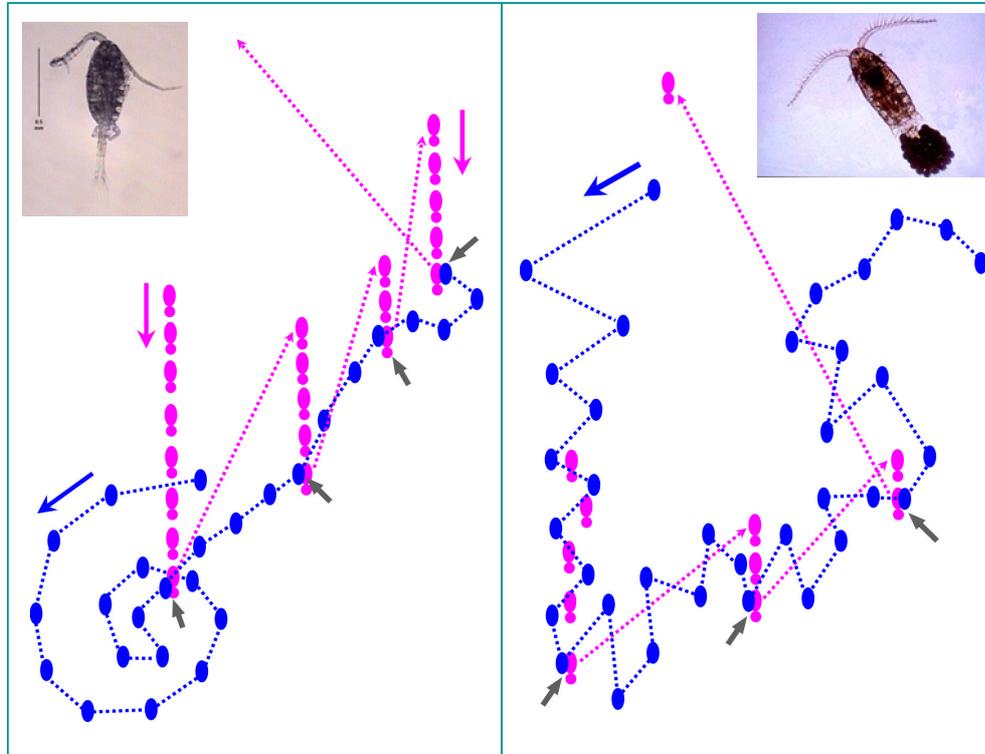


Fig. 47. Séquences comportementales entre un mâle (en bleu) et une femelle ovigère (en rose) *Eurytemora affinis*. Une fois la femelle localisée et atteinte (flèches grises), elle s'échappe jusqu'à ce que le mâle perde sa trace (d'après Seuront, en préparation).

Smalltalk. Bien qu'elle soit très adaptée aux systèmes à deux dimensions spatiales, la plate-forme actuelle propose une multitude de solutions pour modéliser les systèmes biologiques avec un degré de complexité croissant. Les solutions proposées actuellement (sur le plan algorithmique et informatique) peuvent être facilement transposables à l'environnement tridimensionnel des copépodes ou de tout autre organisme planctonique. La modélisation individu-centré basée sur les concepts de “*Vie Artificielle*” et de “*Systèmes Multi-Agents*” (SMA), souvent indissociables, a été développée avec grand succès dans le domaine de la biologie des populations (Judson, 1994). Uchmanski & Grimm (1996) ont montré les avantages de cette nouvelle approche de modélisation pour les systèmes biologiques. La plupart des applications développées avec cette nouvelle approche concernent la dynamique des populations. Nous proposons donc d'utiliser les systèmes multi-agents comme démarche novatrice et originale pour modéliser le comportement des copépodes et évaluer ses effets sur

le bilan individuel et les conséquences à l'échelle de la population. Contrairement à l'approche plus standard qui consiste à se faire une image du système puis à la traduire sous une forme numériquement soluble par un ordinateur, le plus souvent sous forme d'équations différentielles, l'approche objet en général, et multi-agents en particulier, est plus adéquate à la problématique scientifique de notre projet. L'approche agent, fondamentalement "individuo-centrée", permet d'introduire la diversité de comportement des individus ou des groupes d'individus d'une même population. On ne simule plus un comportement moyen mais celui d'une collection d'individus ou de groupes d'individus différenciés selon le niveau de détail que l'on a donné à ses agents. De même, il devient plus facile de décrire un environnement spatial complexe et fluctuant dans lequel seront plongés les agents. Avec cette approche un problème fondamental de représentation de plusieurs échelles spatio-temporelles sera résolu, puisque l'émergence de propriétés à une plus grande échelle intègre les interactions complexes qui seront gérées directement par les agents. Cette modélisation innovante, qui sera réalisée en collaboration avec S. Souissi (MCU USTL, UMR 8013 ELICO) sur la base d'une collaboration d'ores et déjà efficiente (Souissi *et al.*, 2004, 2005), permettra de prendre en compte :

- (i) les capacités sensorielles d'un copépode, associées au nombre de récepteurs antennaires disponibles, de leur sensibilité et de leur spécificité, ces trois paramètres présentant une variabilité spécifique et saisonnière,
- (ii) la concentration et la durée de vie de la « trace » laissée par la trajectoire d'une femelle. La concentration en substance attractive laissée par une femelle sur son passage présente une variabilité saisonnière, et « nuptiale » (une femelle gravide est moins attractive qu'une femelle non-gravide). Après le passage de la femelle, la concentration de cette substance est soumise aux lois de la diffusion moléculaire,
- (iii) la même approche sera envisagée dans le cadre d'une ressource nutritive distribuée de manière homogène ou présentant différents degrés d'agrégation tels que décrits dans Seuront & Schmitt (2001). Il s'agira de paramétrer les sens des prédateurs en fonction des informations obtenues *via* les analyses topologiques de leurs comportements natatoires et les différentes susceptibilités des proies à la prédation en fonction de leur concentration, leur distribution et leur qualité nutritive. Comme précédemment, la qualité de

l'attraction générée par des proies sera contrôlée par les lois de la diffusion moléculaire.

Parallèlement, le contexte de modélisation stochastique proposé par Schmitt & Seuront (2001) sera implémenté sur la base des différentes topologies obtenues dans le cadre multifractal, *i.e.* pour chaque stade de développement et chaque sexe au sein de chacune des espèces de copépodes envisagées. La topologie des comportements natatoires émergents du modèle individu-centré sera ensuite confrontée à celle des trajectoires obtenues empiriquement et permettra *de facto* de valider, ou d'invalider, les hypothèses sensorielles émises initialement.

La mise au point d'un tel modèle devrait permettre en retour une meilleure compréhension des processus à l'origine des disparités dans les observations de fécondité des copépodes planctoniques (Kjørboe & Sabatini, 1995). A terme, ce modèle pourrait servir de base réaliste, *i.e.* sans hypothèse réductrice, à une modélisation de dynamique de populations qui pourra être réalisée sur notre plate-forme de simulation individu-centré. L'intégration des résultats de simulations à petite échelle dans une démarche de modélisation à plus grande échelle représente une activité transversale que je souhaite développer l'auteur de ce projet. En plus des travaux de paramétrisation du développement des copépodes utilisant une loi de probabilité (Souissi *et al.*, 1997) ; l'analyse de données expérimentales à base individuelle (Souissi & Ban, 2001), la comparaison entre l'approche système dynamique et système multi-agents pour modéliser la dynamique de populations a été récemment proposée (Souissi *et al.*, 2004, 2005). La combinaison des outils numériques et statistiques non-linéaires et la modélisation individu-centré de ce projet permettra sans aucun doute l'émergence de nouvelles techniques de représentation et de paramétrisation du comportement des copépodes.

9.2. 'Micro-écosystèmes' et 'micro-niche écologique' : structures et fonctions chez les microbes

Cette thématique s'insère dans la continuité des travaux initiés par le développement des deux échantillonneurs tridimensionnels, "3DMapper" et "Micro3DMapper", et consistera à généraliser les travaux entrepris jusqu'alors en Manche orientale à différents écosystèmes de manière à obtenir des informations sur la biodiversité, et les liens entre les différents compartiments de ses écosystèmes et leur productivité.

a. Cartographie tri-dimensionnelle des populations microbiennes et interactions physique-biologie : approche systémique

Approche in situ

Cette approche est basée sur un suivi saisonnier de la structure et des relations de causalité des compartiments virio-, bacterio- et phytoplanctonique en trois dimensions et à micro-échelle au sein d'une variété d'environnements distincts d'un point de vue structurel comme fonctionnel:

- (i) dans deux écosystèmes caractérisés par l'intensité de leurs efflorescences printanières de la Prymnésiophycée *Phaeocystis* mais fortement contrastés en terme de température (*i.e.* La Manche Orientale et l'Océan Austral). Ce projet est rendu pleinement réalisable grâce à un projet financé par l'Australian Antarctic Division (2005-2008) dont je suis porteur et intitulé "*Three-dimensional microscale distribution and production of plankton populations*",
- (ii) à l'interface pélago-benthique dans trois écosystèmes contrastés en terme de structure et de fonctionnement (mangroves, récifs, herbiers) qui seront considérés dans trois environnements distincts en termes de régimes climatiques (Australie du Sud, Queensland, et Australie de l'Ouest). Ce projet sera réalisé dans le cadre de collaborations d'ores et déjà actives avec la Flinders University (Australie du Sud), Griffith University (Queensland) et University of Western Australia (Australie de l'Ouest). En outre, ce travail a d'ores et déjà bénéficié d'un financement de l'Australian Research Council (2005-2008) relatif à un projet dont je suis co-investigateur intitulé "*Heterogeneity and ecosystem function: the role of microphytobenthos and macrofauna in inducing spatial variability in biogeochemical processes and fluxes*" et pourrait également être soutenu par un financement de l'Australian Research Council (2006-2009) intitulé "*High-resolution three-dimensional mapping and biophysical coupling in the plankton microenvironment*" dont je suis porteur et qui est actuellement en cours d'évaluation.

Approche expérimentale

Il s'agira de créer un mésocosme parfaitement contrôlé en terme de turbulence, de ressources nutritives (sels nutritifs) et de température de manière à 'simuler' les conditions rencontrées dans les différents environnements échantillonnés. Le mésocosme sera ensuite inséminé avec

les populations échantillonnées *in situ*, populations qui seront ensuite ré-échantillonnées à l'aide du “*Micro3DMapper*” pour différentes combinaisons turbulence-nutriments-température. Les distributions et les interactions ainsi mises en évidence seront ensuite comparées à celles obtenues *in situ* (cf. section 2.1.a). Une procédure inférentielle permettra alors de statuer sur les paramètres les plus déterminants à l'émergence d'une structure, et le cas échéant sur le réalisme de telles approches pour étudier au laboratoire les interactions entre les compartiments viral, bactérien et phytoplanctonique.

Approche numérique

Sur la base des techniques d'analyse numérique développées spécifiquement dans le cadre tridimensionnel du “*3DMapper*” et du “*Micro3DMapper*”, il s'agira de décrire qualitativement et quantitativement chacune des distributions obtenues, puis d'établir l'existence et la nature des relations de causalité existant entre elles (cf. Sections 2.3 & 3.2). Les différents paramètres issus de ces analyses pourront ensuite être introduits dans une analyse de type spatio-temporelle (cf. Seuront & Lagadeuc, 1998) permettant de déterminer les facteurs caractéristiques de la grande échelle (*i.e.* des macro-écosystèmes étudiés) déterminants sur la dynamique observée à micro-échelle.

b. Infection virale des communautés bactériennes et phytoplanctoniques : dynamique spatio-temporelle et catalogue

Le rôle des bactéries dans la reminéralisation de la matière organique en général et de la matière organique relarguée dans la colonne d'eau lors du déclin de l'efflorescence printanière de *Phaeocystis globosa* en Manche Orientale et *P. antarctica* dans l'Océan Austral est aujourd'hui indiscutable. Le rôle des virus est quant à lui beaucoup moins clair. Des travaux récents ont suggéré que les virus à forte et faible teneur en ADN infectaient respectivement les bactéries et le phytoplancton (Marie *et al.*, 1999a, b ; Jacquet *et al.*, 2002). Le suivi d'un bloom de *Phaeocystis pouchetii* dans les eaux norvégiennes a même mis en évidence une augmentation de l'abondance de virus à forte teneur en ADN lors du déclin du bloom, ce qui semble confirmer les hypothèses précédentes (Larsen *et al.*, 2004), même si l'infection de *Phaeocystis* ne semble possible que via les cellules isolées, la forme coloniale semblant résistante (Verity & Medlin, 2003). Toutefois, à ma connaissance les virus à faible teneur en ADN sont toujours les plus abondants dans la communauté virale (Marie *et al.*, 1999a, b ; Jacquet *et al.*, 2002 ; Seymour *et al.*, 2005a).

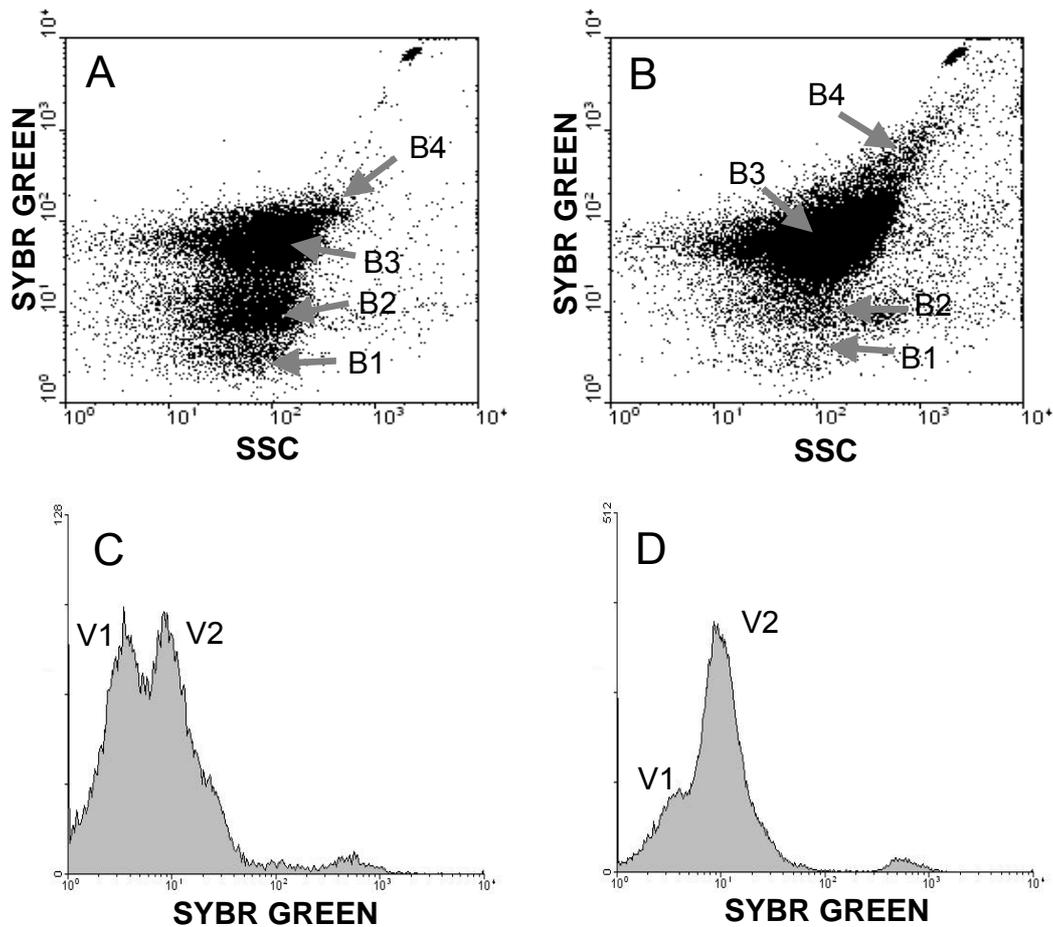


Fig. 48. Caractérisation des sous-populations bactériennes observées dans les eaux du large (A) et les eaux côtières (B) de la Manche orientale en fonction de leur taille (SSC) et de la fluorescence de leur ADN (SYBR Green). Les sous-populations virales sont identifiées par les pics d'abondance associés à différents niveaux de fluorescence de leur ADN dans les eaux du large (C) et les eaux côtières (D) ; modifié d'après Seuront, Seymour & Mitchell, soumis).

Sur la base d'un échantillonnage dans les eaux côtières et du large de la Manche orientale juste au début du déclin de l'efflorescence de *P. globosa*, j'ai ainsi pu isoler 4 populations de bactéries et 2 populations de virus via une approche en cytométrie en flux (Fig. 48). Toutefois, même si ces populations sont présentes au large et à la côte, il apparaît que les bactéries à fortes teneurs en ADN (*i.e.* bactéries actives) dominent largement la population bactérienne à la côte, *i.e.* 97,6 % contre 64,4 % au large et sont 6 fois plus abondantes à la côte qu'au large. Par contre, les bactéries à faible teneur en ADN (*i.e.* bactéries mortes ou inactives) sont 25 fois plus abondantes au large qu'à la côte. En particulier j'ai montré, et ce pour la première fois que les virus à forte teneur en ADN dominaient très nettement la communauté virale dans les eaux côtières (72% de l'abondance virale totale) alors qu'ils sont aussi abondants que les virus à faible teneur en ADN au large.

Si ces résultats suggèrent (i) une activité bactérienne beaucoup plus élevée à la côte qu'au large, et (ii) une infection virale du phytoplancton considérable dans les eaux côtières, ils ne représentent néanmoins qu'une étape préliminaire dans la compréhension des effets de la dynamique virale sur l'efflorescence de *P. globosa* en Manche orientale.

L'objectif de ce travail est donc triple :

- dans un premier temps, sur la base des échantillonnages réalisés dans le cadre des travaux de cartographie décrits dans la section 6.2.a, il s'agira de considérer les masses d'eaux de propriétés physico-chimiques et biologiques contrastées relatives aux mangroves, récifs et herbiers. Dans le cadre des efflorescences de *P. globosa* et *P. antarctica*, un échantillonnage bi-mensuel sera réalisé dans les eaux intertidales, côtières et les eaux du large de la Manche orientale et de Prydz Bay (Océan Austral), avant, pendant et après l'efflorescence printanière de *P. globosa* et *P. antarctica*, de manière à envisager le caractère spatial et temporel de la dynamique infectieuse virale,
- dans un second temps, une nouvelle approche pour l'identification et l'énumération de groupes viraux distincts sera développée. En effet, jusqu'alors l'identification et l'énumération par cytométrie en flux a été basée sur l'utilisation de marqueur de l'ADN ou de marqueurs mixtes ADN/ARN (Noble & Fuhrman, 1998). Toutefois, une petite (mais écologiquement significative) proportion de la population virale est constituée de petits virus à ARN (Fuhrman, 1999) qui, *de facto*, ont été complètement négligés par les approches précédentes (Noble & Fuhrman, 1998). Les virus à ADN et à ARN représentant des sous-populations distinctes (Fuhrman, 1999), la compréhension de toute dynamique infectieuse se doit de les identifier et de les quantifier. Les techniques de cytométrie en flux utilisées précédemment (Seymour *et al.*, 2004, 2005a, b) seront donc modifiées de manière à incorporer une série de sondes nucléiques spécifiques à l'ADN et à l'ARN. Cette approche, combinée à l'identification et à l'énumération des populations bactériennes via le marquage de leur ADN et des populations phytoplanctoniques, permettra en outre, de franchir un pas supplémentaire dans la compréhension de la dynamique des assemblages viraux et fournira un nouveau critère pour la comparaison de communautés virales provenant de différents environnements.

- enfin, à l'inverse des bactéries, les virus présentent généralement des différences morphologiques nettes qui pourraient être en rapport avec l'environnement considéré et/ou le type d'organismes infectés (Bergh *et al.*, 1989). Dans ce cadre, les différents groupes viraux identifiés seront triés par cytométrie en flux, puis leur morphologie sera étudiée par microscopie électronique à transmission. L'objectif final de ce travail est d'identifier si certaines morphologies sont spécifiques à une niche écologique ou à un type de virus en particulier. Il s'agira ainsi de réaliser un catalogue des différentes morphologies virales et de les associer, pour chacune des masses d'eau considérées, aux propriétés physiques (température, salinité, lumière, turbulence), chimiques (sels nutritifs, oxygène dissout) et biologiques (qualité et quantité des populations bactériennes et phytoplanctoniques, présence/absence de *Phaeocystis*) caractéristiques de la dynamique temporelle l'efflorescence printanière.

Ces différents projets permettront ainsi d'intégrer les concepts de 'micro-écosystème' et de 'micro-niche écologique' dans le cadre plus général de macro-écosystèmes définis au travers d'un gradient latitudinal et/ou climatique. Il deviendra donc possible, *de facto*, d'estimer la part de la variabilité à micro-échelle dans la variabilité observée à macro-échelle mais aussi et surtout de comparer la structure et le fonctionnement de ces micro-écosystèmes d'un environnement à l'autre.

9.3. Des micro-écosystèmes aux macro-écosystèmes : vers une approche systémique intégrée

L'identification de structures planctoniques à micro-échelle (Azam *et al.*, 1983; Young *et al.*, 2001) comme l'adaptivité comportementale du protozooplancton (ciliés et nanoflagellés hétérotrophes) et du mésozooplancton (copépodes) aux fluctuations biotiques/abiotiques de leur environnement (Jonsson & Johansson, 1997; Karp-Boss *et al.*, 2000) questionnent le bien-fondé de toute approche de modélisation déterministe (Levin *et al.*, 1997). Le futur de la modélisation en écologie marine semble donc passer par l'introduction de techniques qui soient à même de tenir compte de manière explicite de l'environnement et du comportement des organismes. Dans ce cadre, les travaux réalisés dans le cadre des sections 6.1 et 6.2 peuvent être considérés comme les clés de voûte de modèles de la dynamique trophique du protozooplancton et du mésozooplancton.

a. Dynamique trophique du protozooplancton

Les interactions entre protozooplancton et bactéries jouent un rôle essentiel dans les flux de matières au sein de la boucle microbienne (Azam *et al.*, 1983), et à terme dans le cycle du carbone à l'échelle de l'océan (Azam & Long, 2001). Le travail proposé ici consiste à estimer les effets des distributions tridimensionnelles des bactéries sur la dynamique trophique du protozooplancton. Cette approche se fera *via* la plateforme de simulation "Mobidyc" décrite ci-avant (Section 9.1) qui utilisera les distributions bactériennes estimées *in situ* (Section 9.2a) et les règles comportementales du protozooplancton identifiées au laboratoire (Section 9.1a). La mortalité sera représentée par une variable stochastique forçante (Young *et al.*, 2001).

b. Dynamique trophique du mesozooplancton

Dans les écosystèmes marins, la production secondaire des copépodes est à la base de la plupart des réseaux trophiques, affecte directement les réseaux trophiques supérieurs (y compris les populations de poissons pélagiques) et la pompe biologique de carbone vers l'océan profond (Ohman & Hirche, 2001). A ce jour, aucun modèle n'a considéré une distribution de proies réaliste à l'échelle du prédateur zooplanctonique, et les approches précédentes ont utilisé des stratégies natatoires peu réalistes et des systèmes multi-agents approximatifs (Leising & Franks, 2000; Leising, 2001). Le modèle proposé, basé sur la plateforme de simulation "Mobidyc" (Section 9.1), utilisera les distributions phytoplanctoniques estimées *in situ* (Section 9.2a) et les bibliothèques comportementales zooplanctoniques issues des travaux relatifs à la Section 9.1b. Les deux espèces cibles sont les copépodes calanoides *Temora longicornis* et *Eurytemora affinis*. La mortalité sera représentée par une variable stochastique forçante (Young *et al.*, 2001).

c. Estimation des flux de carbone biogénique

Les travaux réalisés dans le cadre de la Section 9.2 fourniront la première quantification synoptique des stocks de carbone biogénique à des échelles caractéristiques des interactions planctoniques. La section 9.3 pourra dès lors servir de base à la première estimation des flux de carbone biogénique depuis la micro-échelle vers les niveaux trophiques supérieurs, et à terme vers l'écosystème dans son ensemble.

10. CONCLUSIONS

La synthèse des travaux comme les perspectives de recherche présentées ci-avant dévoilent le caractère unique, du moins à ma connaissance, de considérer de manière simultanée tous les compartiments biotiques et abiotiques à la base du fonctionnement des réseaux trophiques microbiens et herbivores, qui eux même conditionnent l'amplitude des flux bio-géochimiques à l'échelle de l'Océan mondial. De plus, ces compartiments sont spécifiquement considérés aux échelles (*i.e.* du mm au cm) qui leurs sont caractéristiques, tout en tenant compte de la nature intrinsèquement tri-dimensionnelle de leurs distributions.

Dans ce cadre, l'application de cette approche à des écosystèmes aussi différents que les estuaires, les mangroves, les herbiers, les récifs rocheux et coralliens (comme à leurs interfaces pélagobenthiques) et considérés pour certains d'entre-eux depuis les mers polaires jusqu'aux mers équatoriales permettra d'envisager leur fonctionnement, et ce pour la première fois, sur les bases réalistes de leurs distributions/interactions à des échelles compatibles avec leur dynamique biotique/abiotique. Les approches de modélisation proposées ci-avant (*cf.* Section 9.3) devraient ainsi permettre d'estimer la dynamique des flux de carbone biogénique associés à chacun de ces écosystèmes. Il deviendra dès lors possible de proposer une estimation des flux à l'échelle de l'Océan mondial qui, loin des approximations parfois grossières issues des relations de causalité et/ou des modèles basés sur des informations collectées à des échelles d'espace et de temps incompatibles avec la biologie/écologie des organismes considérés, sera basée sur la réalité des patrons de variabilité et des processus à la base du fonctionnement de tout écosystème marin en particulier, et de tout écosystème aquatique en général.

De fait, la diversité des compartiments biotiques/abiotiques envisagés dans le détail de leurs distributions et de leurs interactions représente la première intrusion de la systémique dans le domaine de la micro-échelle. De plus, les approches de modélisation proposées en aval devraient permettre, via la diversité des environnements et des écosystèmes considérés, d'envisager le concept d'écosystème de manière synoptique depuis l'échelle individuelle de l'organisme jusqu'à l'échelle de l'écosystème, voire de l'Océan mondial.

11. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abraham ER (1998) *Nature*, **391**, 577
- Allredge AL *et al.* (2002) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **233**, 1
- Azam F & Long RA (2001) *Nature* **414**, 495
- Azam F *et al.* (1983) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10**, 257
- Azam F (1998) *Science*, **280**, 694
- Banas NS *et al.* (2004) In: Seuront, L & Strutton, PG (eds.), *Handbook of scaling methods in aquatic ecology: measurement, analysis, simulation*, CRC Press/Lewis, Boca Raton, 161-182
- Barbara G & Mitchell JG (2003a) *FEMS Microbiol. Ecol.*, **43**, 99
- Barbara G & Mitchell JG (2003b) *FEMS Microbiol. Ecol.*, **44**, 79
- Bascompte J & Solé RV (1995) *Trends Ecol. Evol.*, **10**, 361
- Berger WH *et al.* (1989) In: Berger WH, Smetacek VS & Wefer G (eds.), *Productivity of the Ocean: present and past*. Wiley, **1**, 34
- Bergh O *et al.* (1989) *Nature*, **240**, 467
- Blackburn *et al.* (1998) *Science*, **282**, 2254
- Blanchard D & Bourget E (1999) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **179**, 163
- Blumenshine SC *et al.* (1997) *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **46**, 479
- Broglio E *et al.* (2001) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **220**, 179
- Bundy MH *et al.* (1993) *Bull. Mar. Sci.*, **53**, 15
- Cassie RM (1963) *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **1**, 223
- Cloern DJ (2001) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **210**, 223
- Coughlin DJ *et al.* (1992) *Anim. Behav.*, **44**, 427
- Cowles TJ *et al.* (1998) *Oceanography*, **11**, 4
- Cowles TJ *et al.* (1993) *Mar. Biol.*, **115**, 217
- Denman KL & Platt T (1976) *J. Mar. Res.*, **34**, 593
- Denman KL & Abbott MA (1994) *J. Geophys. Res.*, **99**, 7433
- Deutschmann DH *et al.* (1993) In: Levin S, Powell T & Steele J (eds.), *Patch Dynamics*, Springer, Berlin, p 184-209
- Doal MH *et al.* (1998) *Phil. Trans. Roy. Soc. B*, **353**, 681
- Dowling NA *et al.* (2000) *J. Fish Biol.*, **57**, 327
- Eggersdorfer B & Häder DP (1991a). *FEMS Microbiol. Ecol.*, **85**, 319
- Eggersdorfer B & Häder DP (1991b) *Acta Protozool.*, **30**, 63
- Fasham MJR (1978) *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **16**, 43
- Fasham MJR & Pugh PR (1976) *Deep-Sea Res.*, **23**, 527
- Franks PJS & Jaffe JS (2001) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **220**, 59
- Frisch U (1995) *Turbulence*. Cambridge University Press
- Frontier S & Pichod-Viale D (1993) *Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution*. Masson, Paris
- Frontier S *et al.* (1992) In : Auger P, Baudry J & Fournier F (eds.), *Hiérarchies et échelles en écologie*. Naturalia Publications, pp. 187-223
- Furhman JA (1999) *Nature*, **399**, 541
- Gerritsen J & Strickler JR (1977) *J. Fish. Res. Board Can.*, **34**, 73
- Ginot V *et al.* (2002) *Ecol. Model.*, **157**, 23
- Hasegawa D *et al.* (2004) *Geophys. Res. Lett.*, **31**, L16303
- He F *et al.* (1994) *Environ. Ecol. Stat.*, **1**, 265
- Houssin D *et al.* (2002) *Technique et Science Informatiques*, **21**, 525
- Howlett R (1998) *Nature*, **394**, 423
- Hwang JS & Strickler JR (1994) *Bull. Plankton Soc. Japan*, **41**, 117
- Jacquet S *et al.* (2002) *Aquat. Microb. Ecol.*, **27**, 111

- Jonsson PR & Johansson M (1997) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **215**, 135
- Judson OP (1994) *TREE*, **9**, 9
- Kamykowski D (1995) *J. Phycol.*, **31**, 200
- Kamykowski D & McCollum SA (1986) *J. Plankton Res.*, **8**, 275
- Kamykowski D & Yamazaki H (1997) *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 1189
- Kamykowski D *et al.* (1992) *Mar. Biol.*, **113**, 319
- Karp-Boss L *et al.* (1996) *Oceanogr. Mar. Biol.: An. Rev.*, **34**, 71
- Karp-Boss L *et al.* (2000) *Limnol. Oceanogr.*, **45**, 1594
- Kessler JO *et al.* (1992) *J. Phycol.*, **28**, 816
- Kjørboe T (2001) *Sci. Mar.*, **65**, 57
- Kjørboe T & Visser AW (1999) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **179**, 81
- Kjørboe T & Sabatini M (1995) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **120**, 285
- Kjørboe T & Saiz E (1995) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **122**, 135
- Kirk JTO (1994) Light and photosynthesis in aquatic systems. Cambridge University Press
- Kolmogorov AN (1941) *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, **30**, 299
- Kolmogorov AN (1962) *J. Fluid Mech.*, **13**, 82
- Lancelot C *et al.* (1987) *Ambio*, **16**, 38
- Larsen A *et al.* (2004) *Limnol. Oceanogr.*, **49**, 180
- Lebaron P *et al.* (2001) *Appl. Environ. Microbiol.*, **67**, 1775
- Legendre P (1993) *Ecology*, **74**, 1659
- Legendre L & Le Fèvre J (1991) In: Demers S. (ed.), *Particle Analysis in Oceanography*. Springer-Verlag, New York, 261-300
- Leising AW (2001) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **216**, 167
- Leising AW & Franks PJS (2000) *J. Plankton Res.*, **22**, 999
- Levin SA (1992) *Ecology*, **73**, 1943
- Levin *et al.* (1997) *Science*, **275**, 334
- Lévy M & Klein P (2004) *Proc. R. Soc. Lond. A*, **460**, 1673
- MacIntyre HL & Cullen JJ (1996) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **145**, 269
- Mackas DL *et al.* (1985) *Bull. Mar. Sci.*, **37**, 652
- McAlice BJ (1970) *Mar. Biol.*, **7**, 100
- McManus MA *et al.* (2003) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **261**, 1
- Mantoura RFC *et al.* (1991) Ocean margin processes in global changes. Wiley & Sons, Chichester
- Marie D *et al.* (1997) *Appl. Environ. Microbiol.*, **63**, 186
- Marie D *et al.* (1999a) *Curr. Prot. Cytom.*, **11**, 1
- Marie D *et al.* (1999b) *Appl. Environ. Microbiol.*, **65**, 45
- Marrasé C *et al.* (1997) Lectures on plankton and turbulence. *Sci. Mar.*, **61**, sup. 1
- Martin AP (2000) *J. Plankton Res.*, **22**, 597
- Martin AP (2003) *Prog. Oceanogr.*, **57**, 125
- Mitchell JG & Fuhrman JA (1989) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **54**, 141
- Noble RT & Furhman JA (1998) *Aquat. Microb. Ecol.*, **14**, 113
- O'Neill RV (1989) In: Roughgarden J, May RM & Levin SA (eds.), *Perspectives in ecological theory*. Princeton University Press, 140-156
- Ohman MD & Hirche HJ (2001) *Nature*, **412**, 638
- Owen RW (1989) *J. Mar. Res.*, **47**, 197
- Pascual M & Caswell H (1997) *J. Theor. Biol.*, **185**, 1
- Pauly D & Christensen V (1995) *Nature*, **374**, 255
- Pernetta JC & Milliman JD (1995) *IGBP Rep.*, **33**, 1
- Pesant S *et al.* (1998) *J. Plankton Res.*, **20**, 1267
- Peters F & Redondo JM (1997) *Ciencia Marina*, **61**, 57

- Platt T (1972) *Deep-Sea Res.*, **19**, 183
- Platt T *et al.* (1989) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **52**, 77
- Rivkin RB & Legendre L (2001) *Science*, **291**, 2398
- Rothschild BJ & Osborn TR (1988) *J. Plankton Res.*, **10**, 465
- Schmitt FG & Seuront L (2001) *Physica A*, **301**, 375
- Schmitt FG & Seuront L (2002) In : Pomeau Y & Ribotta R (eds.), Actes de la 5^{ème} Rencontre du Non-linéaire, Paris, Institut Poincaré. Non-linéaire publications, Paris, 237-242
- Seuront L (2001) *La Mer*, **39**, 1
- Seuront L (2004) *Physica A*, **341**, 495
- Seuront L & Lagadeuc Y (1998) *J. Plankton Res.*, **20**, 1387
- Seuront L & Lagadeuc Y (2001) *J. Plankton Res.*, **23**, 1137
- Seuront L & Spilmont N (2002) *Physica A*, **313**, 513
- Seuront L & Schmitt FG (2001) In: Muller P & Garrett C (eds) *Stirring and mixing in a stratified ocean, Proceedings of 'Aha Huliko'a Hawaiian Winter Workshop*, SOEST, University of Hawaii, p.129-144
- Seuront L & Schmitt FG (2003) *International Commission for the Scientific Exploration of the Mediterranean Sea*, 43
- Seuront L & Schmitt FG (2005a) *Deep-Sea Res. II*, sous presse
- Seuront L & Schmitt FG (2005b) *Deep-Sea Res. II*, sous presse
- Seuront L & Leterme C (2005) In: Kromkamp, J.C., de Brouwer, J, Forster, R.M. & Créach, V. (eds.), *Functioning of microphytobenthos in estuaries*. The Academy of Arts and Sciences, Amsterdam (sous presse)
- Seuront L *et al.* (1996a) *Geophys. Res. Lett.*, **23**, 3591
- Seuront L *et al.* (1996b) *Nonlin. Proc. Geophys.*, **3**, 236
- Seuront L *et al.* (1999) *J. Plankton Res.*, **21**, 877
- Seuront L *et al.* (2001) *Deep-Sea Res. I*, **48**, 1199
- Seuront L *et al.* (2002) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **232**, 29
- Seuront L *et al.* (2004a) In: Baumert H, Simpson J, Sündermann J (eds), *Marine Turbulences: Theories, Observations and Models*. Springer-Verlag, Berlin, 97-118
- Seuront L *et al.* (2004b) In: Seuront L & Strutton PG (eds.), *Handbook of scaling methods in aquatic ecology: measurement, analysis, simulation*. CRC Press, Boca Raton, 333-359
- Seuront L *et al.* (2004c) *Zool. Stud.*, **43**, 8
- Seuront L *et al.* (2004d) *Zool. Stud.*, **43**, 377
- Seymour JR *et al.* (2000) *Aquat. Microbial Ecol.*, **22**, 143
- Seymour JR *et al.* (2004) *Aquat. Microbial Ecol.*, **35**, 1
- Seymour JR *et al.* (2005a) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **288**, 1
- Seymour JR *et al.* (2005b) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, sous presse
- Sornette D (2003) *Critical phenomena in natural sciences*. Springer, New York.
- Siegel DA (1998) *Limnol. Oceanogr.*, **43**, 1133
- Souissi S & Ban S (2001) *J. Plankton Res.*, **23**, 1279
- Souissi *et al.* (1997) *J. Plankton Res.*, **19**, 1331
- Souissi *et al.* (2004) In: Seuront L & Strutton PG (eds.), *Handbook of scaling methods in aquatic ecosystems: measurement, analysis, simulations*. CRC Press, Boca Raton, 523-542
- Souissi *et al.* (2005) *Nonlinear Analysis : Real World Applications*, **6**, 705
- Strutton PG *et al.* (1997) *J. Plankton Res.*, **19**, 1265
- The Oceanography Society Editor (1998) Focus on thin layers. *Oceanography*, **11**, 1
- Tremblay JE & Legendre L (1994) *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 2004
- Uchmanski J. & Grimm V (1996) *TREE*, **11**, 437
- Verity PG & Medlin LK (2003) *J. Mar. Syst.*, **43**, 153
- Visser AW (2001) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **222**, 1

- Waters RL & Mitchell JG (2002) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **237**, 51
- Waters RL *et al.* (2003) *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **251**, 49
- Weber LH *et al.* (1986) *Deep-Sea Res.*, **33**, 1327
- Wolk F *et al.* (2001) *Tokyo University of Fisheries Journal*, **87**, 13
- Wolk F *et al.* (2002) *J. Atm. Ocean. Tech.*, **19**, 780
- Wolk F *et al.* (2004a) In: Baumert H, Simpson J, Sündermann J (eds), *Marine Turbulences: Theories, Observations and Models*. Springer-Verlag, Berlin, 163-170
- Wolk F *et al.* (2004b) In: Seuront L & Strutton PG (eds), *Scales in aquatic ecosystems: measurement, analysis, simulations*. CRC Press, Boca Raton, 3-15
- Yamazaki H (1993) *Bull. Mar. Sci.*, **53**, 265
- Yamazaki H & Okubo A (1995) *Ecol. Model.*, **79**, 159
- Yamazaki H & Kamykowski D (2000) *Ecol. Model.*, **134**, 59
- Young WR *et al.* (2001) *Nature*, **412**, 328
- Zipf GK (1949) *Human behavior and the principle of least effort*. Hafner, New York

ANNEXE 1. Production scientifique

A1.1. Liste des publications

a. Revues internationales à comité de lecture

1. **Seuront L**, Schmitt FG, Lagadeuc Y, Schertzer D, Lovejoy S & Frontier S (1996) Multifractal structure of phytoplankton biomass and temperature in the ocean. *Geophysical Research Letters*, 23: 3591-3594.
2. **Seuront L**, Schmitt FG, Schertzer S, Lagadeuc Y & Lovejoy S (1996) Multifractal intermittency of Eulerian and Lagrangian turbulence of ocean temperature and plankton fields. *Nonlinear Processes in Geophysics*, 3: 236-246.
3. **Seuront L** & Lagadeuc Y (1997) Characterisation of space-time variability in stratified and mixed coastal waters (Baie des Chaleurs, Québec, Canada): application of fractal theory. *Marine Ecology Progress Series*, 159:81-95.
4. **Seuront L** & Lagadeuc Y (1998) Spatio-temporal structure of tidally mixed coastal waters: variability and heterogeneity. *Journal of Plankton Research*, 20: 1387-1401.
5. Lizon F, **Seuront L** & Lagadeuc Y (1998) A Lagrangian model of primary production in tidally mixed coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, 169: 43-54.
6. **Seuront L**, Schmitt FG, Lagadeuc Y, Schertzer D & Lovejoy S (1999) Multifractal analysis as a tool to characterize multiscale inhomogeneous patterns. Example of phytoplankton distribution in turbulent coastal waters. *Journal of Plankton Research*, 21, 877-922.
7. **Seuront L** (2001) Microscale processes in the ocean: why are they so important for ecosystem functioning ? *La Mer*, 39, 1-8.
8. Wolk F, **Seuront L** & Yamazaki H (2001) Spatial resolution of a new micro-optical probe for chlorophyll and turbidity. *Tokyo University of Fisheries Journal*, 87, 13-21.
9. **Seuront L**, Schmitt FG & Lagadeuc Y (2001) Turbulence intermittency, small-scale phytoplankton patchiness and encounter rates in plankton: where do we go from here? *Deep-Sea Research I*, 48, 1199-1215.
10. **Seuront L** & Lagadeuc Y (2001) Multiscale patchiness of the calanoid copepod *Temora longicornis* in a turbulent coastal sea. *Journal of Plankton Research*, 23, 1137-1145.
11. **Seuront L** & Lagadeuc Y (2001) Towards a terminological consensus in ecology: variability, inhomogeneity and heterogeneity. *Journal of Biological Systems*, 9, 81-87.
12. Schmitt FG & **Seuront L** (2001) Multifractal random walk in copepod behavior. *Physica A*, 301, 375-396.
13. Gevaert F, Davoult D, Creach A, Kling R, Janquin MA, **Seuront L** & Lemoine Y (2001) Carbon and nitrogen content of *Laminaria saccharina* in the eastern English Channel: biometrics and seasonal variations. *Journal of the Marine Biological Association*, 81, 727-734.
14. Wolk F, Yamazaki H, **Seuront L** & Lueck RG (2002) A new free-fall profiler for measuring biophysical microstructure. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 19, 780-793.

15. **Seuront L**, Gentilhomme V & Lagadeuc Y (2002) Small-scale nutrient patches in tidally mixed coastal waters. *Marine Ecology Progress Series*, 232, 29-44.
16. **Seuront L** & Souissi S (2002) Evidence for climatic control of *Phaeocystis* sp. bloom in the Eastern English Channel. *La Mer*, 40, 41-51.
17. Gevaert F, Creach A, Davoult D, Holl A.C., **Seuront L** & Lemoine Y. Photosynthesis and seasonal photosynthetic performance of the marine macroalgae *Laminaria saccharina* during a simulated tidal cycle: chlorophyll fluorescence measurements and pigment analysis. *Plant, Cell and Environment*, 25, 859-872.
18. **Seuront L** & Spilmont N (2002) Self-organized criticality in intertidal microphytobenthos patch patterns. *Physica A*, 313, 513-539.
19. Cotonnec 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.
20. **Seuront L** & Schmitt FG (2004) Eulerian and Lagrangian properties of biophysical intermittency in the ocean. *Geophysical Research Letters*, 31, L03306.
21. Seymour JR, Mitchell JG & **Seuront L** (2004) Microscale heterogeneity in the activity of coastal bacterioplankton communities. *Aquatic Microbial Ecology*, 35, 1-16.
22. **Seuront L**, Schmitt FG, Brewer MC, Strickler JR & Souissi S (2004) From random walk to multifractal random walk in zooplankton swimming behavior. *Zoological Studies*, 43, 8-19.
23. **Seuront L**, Yamazaki H & Souissi S (2004) Hydrodynamic disturbance and zooplankton swimming behavior. *Zoological Studies*, 43, 377-388.
24. Devreker D, Souissi S & **Seuront L** (2004) Effects of individual variability on the development and mortality of naupliar stages of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) under different conditions of salinity and temperature. *Experimental Marine Biology and Ecology*, 303, 31-46.
25. **Seuront L** (2004) Small-scale turbulence in the plankton: low-order deterministic chaos or high-order stochasticity? *Physica A*, 341, 495-525.
26. Hasegawa D., Yamazaki H, Lueck R. & **Seuront L** (2004) How islands stir and cultivate the ocean. *Geophysical Research Letters*, 31, L16303, doi:10.1029/2004GL020143.
27. **Seuront L**, Hwang JS, Tseng LC, Schmitt FG, Souissi S, Shih CT & Wong CK (2004) Individual variability in the swimming behavior of the tropical copepod *Oncaea venusta* (Copepoda: Poecilostomatoida). *Marine Ecology Progress Series*, 283, 199-217.
28. Devreker D, Souissi S & **Seuront L** (2004) Effects of chlorophyll concentration and temperature variations on the reproduction and survival of *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida) in the Eastern English Channel. *Experimental Marine Biology and Ecology*, sous presse
29. Souissi S, **Seuront L**, Schmitt FG & Ginot V (2005) Describing space-time patterns in aquatic ecology using IBMs and scaling and multiscaling approaches. *Nonlinear Analysis : Real World Applications*, 6, 705-730.

30. **Seuront L** (2005) Hydrodynamical and tidal controls of small-scale phytoplankton patchiness. *Marine Ecology Progress Series*, sous presse.
31. **Seuront L** & Schmitt FG (2005) Multiscaling statistical procedures for the exploration of biophysical couplings in intermittent turbulence. Part I. Theory. *Deep-Sea Research II*, sous presse.
32. **Seuront L** & Schmitt FG (2005) Multiscaling statistical procedures for the exploration of biophysical couplings in intermittent turbulence. Part II. Applications. *Deep-Sea Research II*, sous presse.
33. Leterme, SC, Edwards M, **Seuront L**, Attrill MJ & Reid PC. Basin-scale decadal changes of diatoms, dinoflagellates and phytoplankton colour in the North Atlantic. *Limnology & Oceanography*, sous presse.
34. **Seuront L**, Prinzivalli P (2005) Dramatic decline of a Dover Strait harbour seal (*Phoca vitulina*) population exposed to transient industrial disturbance. *Global Marine Environment*, sous presse.
35. **Seuront L**, Vincent D & Mitchell JG (2005) Biologically-induced modification of seawater viscosity in the Eastern English Channel during a *Phaeocystis globosa* spring bloom. *Journal of Marine Systems*, sous presse
36. Seymour J, **Seuront L** & Mitchell JG (2005) Microscale and small-scale temporal dynamics of a coastal planktonic microbial community. *Marine Ecology Progress Series*, sous presse.
37. **Seuront L** & Prinzivalli P (2005) Changes in haul out patterns of harbour seals, *Phoca vitulina*, in the Strait of Dover. *Journal of the Marine Biological Association*, sous presse.

b. Revues nationales à comité de lecture

1. Geistdoerfer P & **Seuront L** (1995) Redescription et étude de la biologie de *Thermarces cerberus*, poisson Zoarcidae des zones hydrothermales actives de la dorsale du Pacifique oriental. *Cybium*, 19, 167-178.
2. **Seuront L** (1997) Distribution inhomogène multi-échelle de la biomasse phytoplanctonique en milieu turbulent. *Journal de Recherche Océanographique*, 22, 9-16.
3. **Seuront L** (1998) Fractals et multifractals: nouveaux outils de caractérisation de l'hétérogénéité spatio-temporelle en écologie marine. *Océanis*, 24, 123-158.

c. Actes de colloques

1. Ramat E, Preux P, **Seuront L** & Lagadeuc Y (1998) Individual based modelling of natural systems. General concepts and application to marine biology. *SMAGET'98 Proceedings*, 35-49.

2. Wolk F, Yamazaki H, Lueck R & **Seuront L** (2001) Evaluation of a new instrument for measuring bio-physical turbulent microstructures. *Oceanology International Americas*, Miami, FL, PGI Spearhead.
3. **Seuront L** & Schmitt FG (2001) Describing intermittent processes in the ocean—Univariate and bivariate multiscaling procedures. In: Muller P & Garrett C (eds) *Stirring and mixing in a stratified ocean, Proceedings of 'Aha Huliko'a Hawaiian Winter Workshop*, SOEST, University of Hawaii, p.129-144.
4. Schmitt FG & **Seuront L** (2002) Diffusion anormale multifractale dans le comportement natatoire d'organismes marins. In : Pomeau Y & Ribotta (eds.), Actes de la 5^{ème} Rencontre du Non-linéaire, Paris, Institut Poincaré. Non-linéaire publications, Paris, 237-242.
5. **Seuront L** & Schmitt FG (2003) Propriétés eulériennes et lagrangiennes de l'intermittence de séries temporelles océaniques. *Actes du 16^e Congrès Français de Mécanique*, Nice 1-5 Septembre 2003, 6pp.
6. **Seuront L** & Schmitt FG (2003) A unifying topological framework to deal with scales, intensity and unusual extreme events in biological time series. *Report of the International Commission for the Scientific Exploration of the Mediterranean Sea*, 43-48.
7. Schmitt FG, **Seuront L** & Souissi S (2003) Modélisation stochastique du comportement des copépodes. In : Letellier *et al.* (eds.), Proceedings of the 4th Workshop on Spatio-Temporal Chaos. Université de Rouen et Université du Havre, 6pp.
8. Souissi S, **Seuront L** & Schmitt FG (2003) Analyses multi-échelles de séries de données spatio-temporelles générées par un modèle individu-centré de la dynamique de population. In : Letellier *et al.* (eds.), Proceedings of the 4th Workshop on Spatio-Temporal Chaos. Université de Rouen et Université du Havre, 6pp.
9. Schmitt FG & **Seuront L** (2004) Approches multifractales pour des séries temporelles en biologie. In: Pomeau Y & Ribotta R (eds.), Compte-rendus de la 7^{ème} Rencontre du Non-linéaire, Paris, Institut Poincaré. Non-linéaire publications, Paris, 263-268.
10. Schmitt FG & **Seuront L** (2004) Scaling analysis of vectorial intermittency in geophysical turbulence. In: Anderson HI & Krogstad PA (eds.), Advances in Turbulence X, Proceedings of the Tenth European Turbulence Conference, 193-196.

d. Chapitres dans des ouvrages

1. Wolk F, **Seuront L** & Yamazaki H (2004) Comparison of biological scale resolution from CTD and microstructure measurements. In: Seuront L & Strutton PG (eds), *Scales in aquatic ecosystems: measurement, analysis, simulations*. CRC Press, Boca Raton, 3-15.
2. **Seuront L**, Brewer M & Strickler JR (2004). Quantifying zooplankton swimming behavior: the question of scale. In: Seuront L & Strutton PG (eds.), *Handbook of scaling methods in aquatic ecology: measurement, analysis, simulation*. CRC Press, Boca Raton, 333-359.

3. Souissi S, Ginot V, **Seuront L** & Uye SI (2004) Using multi-agent systems to develop individual based models for copepods: consequences of individual behaviour and spatial heterogeneity on the emerging properties at the population scale. *In*: Seuront L & Strutton PG (eds), *Scales in aquatic ecosystems: measurement, analysis, simulations*. CRC Press, Boca Raton, 523-542.
4. Wolk F, Yamazaki H & **Seuront L** (2004) Simultaneous observations of biological and physical microstructures in the ocean. *In*: Baumert H, Simpson J, Sündermann J (eds), *Marine Turbulences: Theories, Observations and Models*. Springer-Verlag, Berlin, 163-170.
5. **Seuront L**, Yamazaki H & Schmitt FG (2004) Intermittency. *In*: Baumert H, Simpson J, Sündermann J (eds), *Marine Turbulences: Theories, Observations and Models*. Springer-Verlag, Berlin, 97-118.
6. **Seuront L** & Leterme C (2005) Microscale patchiness in microphytobenthos distributions: evidence for a critical state. *In*: Kromkamp, J.C., de Brouwer, J, Forster, R.M. & Créach, V. (eds.), *Functioning of microphytobenthos in estuaries*. The Academy of Arts and Sciences, Amsterdam, accepté.

e. Livres et ouvrages

1. **Seuront L** & Strutton PG, eds. (2004) *Handbook of scaling methods in aquatic ecology: measurements, analysis, simulation*. CRC Press, Boca Raton.
2. **Seuront L** & Schmitt FG (2006) *Fractals and multifractals in ecology and aquatic science*. CRC Press, Boca Raton, sous presse.

f. Vulgarisation scientifique

1. **Seuront L** (2000) Les tribulations d'un chercheur au Japon: un héros pas comme les autres. *Journal de Wimereux*, 43, 11.
2. **Seuront L** (2001) Les tribulations d'un chercheur au Japon: Opinion sur le financement de la recherche. *Les Nouvelles d'Archimède*, 26, 12-14.
3. **Seuront L** (2003) Et si nous ouvrons les yeux et portons notre regard vers la mer !. *Bulletin de la Coordination Mammologique du Nord de la France*, 10, 4-7.
4. **Seuront L**, Devreker D & Flamme G (2003) Un poisson lune en Manche orientale. *Bulletin de la Coordination Mammologique du Nord de la France*, 10, 8.
5. Mélis B & **Seuront L** (2003) Requins : le paradoxe sénégalais. *Bulletin de la Coordination Mammologique du Nord de la France*, 10, 9-10.
6. Mélis B & **Seuront L** (2003) Cinq dauphins : quatre morts, un orphelin. *Bulletin de la Coordination Mammologique du Nord de la France*, 10, 11-13.
7. Mélis B & **Seuront L** (2003) Cinq dauphins : huit morts. *Bulletin de la Coordination Mammologique du Nord de la France*, 10, 14.

A1.2. Communications

a. Communications orales

(le nom de la personne ayant présentée la communication est souligné)

1. **Seuront L** (1996) Structuration inhomogène multi-échelle de la biomasse phytoplanctonique en milieu turbulent. 13^{ème} forum des Jeunes Océanographes. 3 mai 1996, Paris, France. **Lauréat du prix de l'Institut Océanographique.**
2. **Seuront L**, Schmitt FG, Lagadeuc Y & Schertzer D (1996) Multifractal parametrisation of phytoplankton distribution in turbulent flows. "Modelling hydrodynamically dominated marine ecosystems", 28th International Liège Colloquium on Ocean Hydrodynamics. 6-10 mai 1996, Liège, Belgique.
3. **Seuront L**, Schmitt FG, Lagadeuc Y & Schertzer D (1996) Multifractal analysis of temperature and phytoplankton biomass variability. "Scaling, multifractals and nonlinearity in Geophysics", 21th European Geophysical Society General Assembly. 6-10 mai 1996, The Hague, Pays-Bas.
4. **Seuront L** (1997) Hétérogénéité de la distribution du phytoplancton en Manche. "Hétérogénéité", workshop du GdR Manche. 25-26 novembre 1997, Wimereux, France.
5. **Seuront L**, Schmitt FG, Gentilhomme V, Lagadeuc Y & Schertzer D (1998) Tidally induced heterogeneity in different hydrodynamic conditions: a multifractal analysis. "Scaling, multifractals and nonlinearity in Geophysics", 23th European Geophysical Society General Assembly. 20-24 avril 1998, Nice, France.
6. **Seuront L**, Lizon F, Lagadeuc Y & Gentilhomme V (1998) Multiscale sources of phytoplankton biomass variability in tidally mixed coastal waters. First Symposium of European Marine Societies. 19-24 avril 1998, Boulogne-sur-Mer, France.
7. **Seuront L**, Schmitt FG & Lagadeuc Y (1999) Space-time structure of a turbulent coastal ecosystem: a multifractal approach. "Scaling, multifractals and nonlinear variability in atmospheric and oceanographic fields and energy fluxes", 24th European Geophysical Society General Assembly. 19-23 avril 1999, The Hague, Pays-Bas.
8. **Seuront L**, Schmitt FG & Lagadeuc Y (1999) Multifractals and intermittency: towards a proper parametrization of marine turbulence. "Turbulence, diffusion, transport and mixing", 24th European Geophysical Society General Assembly. 19-23 avril 1999, The Hague, Pays-Bas.
9. **Seuront L**, Schmitt FG & Lagadeuc Y (1999) Turbulence intermittency and small-scale patchiness: effects on plankton trophodynamics. "The role of physical processes in pelagic ecosystems", 24th European Geophysical Society General Assembly. 19-23 avril 1999, The Hague, Pays-Bas.
10. **Seuront L** (1999) Small-scale tidal mixing and plankton distributions: low order deterministic chaos versus high order stochasticity. "Nonlinear time series analysis", 24th European Geophysical Society General Assembly. 19-23 avril 1999, The Hague, Pays-Bas.
11. Preux P, Ramat E, Lagadeuc Y & **Seuront L** (1999) Modélisation à base d'agents en océanologie. "Valorisation de l'expertise scientifique Interrégionale et Européenne à la gestion des écosystèmes du littoral Manche-Mer du Nord". 23-24 avril 1999, Wimereux, France.

12. Davoult D, Lagadeuc Y, Dewarumez J-M, Gentilhomme V, Lefebvre A, Lizon F, Migné A & **Seuront L** (1999) Flux de matière et production dans le système côtier du Nord/Pas de Calais (Manche orientale): vers une estimation plus réaliste? “*Valorisation de l’expertise scientifique Interrégionale et Européenne à la gestion des écosystèmes du littoral Manche-Mer du Nord*”. 23-24 avril 1999, Wimereux, France.
13. **Seuront L** & Lagadeuc Y (1999) Variability, inhomogeneity and heterogeneity: dealing with scales in marine ecology. “*Mathematical methods in oceanology. Deterministic and stochastic approaches*”. 13-17 décembre 1999, Marseille, France.
14. **Seuront L**, Gentilhomme V & Lagadeuc Y (2000) Year-to-year differential microscale nutrient patchiness as revealed by a new continuous sampling procedure. Spring Meeting of the Japan Society of Oceanography. 28-30 mars 2000, Tokyo, Japon.
15. **Seuront L** & Lagadeuc Y (2000) Towards a terminological consensus in marine ecology : variability, inhomogeneity and heterogeneity. Spring Meeting of the Japan Society of Oceanography. 28-30 mars 2000, Tokyo, Japon.
16. Nihongi A, Yamazaki H & **Seuront L** (2000) Vertical microstructures of chlorophyll *a* and turbidity in mixed layers. Spring Meeting of the Japan Society of Oceanography. 28-30 mars 2000, Tokyo, Japon.
17. Lagadeuc Y, Gentilhomme V, Lizon F, **Seuront L**, Preux P, Ramat E & Poggiale JC (2000) Vers une étude des transferts d’échelles en écologie planctonique. “*Ressources aquatiques : modélisation, contrôle, effets physiques et océanographie*”, 2-7 mai 2000, Marrakech, Maroc.
18. **Seuront L**, Gentilhomme V & Lagadeuc Y (2000) Year-to-year differential control of microscale patchiness in nutrient and phytoplankton distributions. Annual Meeting of the American Society of Limnology and Oceanography. 4-9 juin 2000, Copenhagen, Danemark.
19. **Seuront L**, Ramat E, Preux P & Lagadeuc Y (2000) An individual-based approach of zooplankton behavior in microscale phytoplankton patches. Annual Meeting of the American Society of Limnology and Oceanography. 4-9 juin 2000, Copenhagen, Danemark.
20. **Seuront L** & Lagadeuc Y (2000) Multiscale phytoplankton patchiness in a turbulent coastal sea: three functioning hypotheses. Annual Meeting of the American Society of Limnology and Oceanography. 4-9 juin 2000, Copenhagen, Danemark.
21. **Seuront L** (2000) Microscale processes in the ocean: why are they so important for ecosystem functioning? Annual Meeting of the French-Japanese Society of Oceanography. 18 juin 2000, Tokyo, Japon.
22. **Seuront L**, Yamazaki H, Keiyu-Yamazaki A, Schmitt FG & Strutton PG (2001) Understanding nonlinear scaling and multiscaling properties of aquatic ecosystems: from direct to reverse cascade concepts. Annual Meeting of the American Society of Limnology and Oceanography. 12-16 février 2001, Albuquerque, New Mexico, Etats Unis.
23. Tanaka Y, **Seuront L** & Strickler JR (2001) To filter or not to filter: new insights into *Daphnia* feeding mechanisms. Annual Meeting of the American Society of Limnology and Oceanography. 12-16 février 2001, Albuquerque, New Mexico, Etats Unis.

24. Schmitt FG & **Seuront L** (2002) Diffusion anormale multifractale dans le comportement natatoire d'organismes marins. Journées de Physique Statistique 2002, ESPCI, 25 janvier 2002, Paris, France.
25. Schmitt FG & **Seuront L** (2002) Diffusion anormale multifractale dans le comportement natatoire d'organismes marins. 5^{ème} Rencontre du Non-Linéaire, Institut Henri Poincaré, 14-15 mars 2002, Paris, France.
26. Souissi S, **Seuront L**, Caparroy P and Ginot V (2002) New approaches in the development of individual based models for copepods. 8th International Conference on Copepoda. 21-26 juillet 2002, Taiwan, Chine.
27. Schapira M, Gentilhomme V & **Seuront L** (2003) Differential influence of microscale turbulence on two different marine phytoplanktonic species. Annual Meeting of the American Society of Limnology and Oceanography. 8-14 février 2003, Salt Lake City, Utah, Etats-Unis.
28. Schmitt FG, **Seuront L** & Souissi S (2003) Marine ecosystem complexity : scaling and nonlinear variability in plankton dynamics. 13th Annual International Conference of The Society of Chaos Theory in Psychology & Life Sciences. 8-10 août 2003, Boston, MA, Etats-Unis.
29. Souissi S, **Seuront L**, Ginot V, Schmitt FG (2003) Describing space-time multiscale patterns in aquatic ecology using stochastic approaches and IBM. ALCALA, 2nd International Conference on Mathematical Ecology. 5-9 septembre 2003, Madrid, Espagne.
30. **Seuront L** & Schmitt FG (2003) Propriétés eulériennes et lagrangiennes de l'intermittence de séries temporelles océaniques. 16^e Congrès Français de Mécanique, Nice 1-5 septembre 2003.
31. Yamazaki H, Mitchell JG, Hua L, **Seuront L** (2004) Phytoplankton spectra in turbulence field. 2003 Meeting of the Japanese Fisheries & Oceanography Society. 5-6 décembre 2003, Japon.
32. Schmitt FG, **Seuront L** & Souissi S (2003) Modélisation stochastique du comportement des copepodes. 4^{ème} colloque sur le chaos temporel et le chaos spatio-temporel, Rouen, 15 et 16 décembre 2003.
33. **Seuront L**, Leterme S, Seymour JR, Mitchell JG & Waters RL (2004) Sampling the sampling unit: a world in a bottle. ASLO/TOS Ocean Research Conference. 15-20 février 2004, Honolulu, Hawaii, Etats-Unis.
34. Mitchell JG, **Seuront L** & Patten NL (2004) Structure and complexity in microscale fluorescence profiles. ASLO/TOS Ocean Research Conference. 15-20 février 2004, Honolulu, Hawaii, Etats-Unis.
35. Waters RL, Mitchell JG & **Seuront L** (2004) Resolution of taxon-specific spatial partitioning in microscale phytoplankton distributions. ASLO/TOS Ocean Research Conference. 15-20 février 2004, Honolulu, Hawaii, Etats-Unis.
36. Souissi S, **Seuront L**, Ginot V & Schmitt FG (2004) Describing space-time multiscale patterns in aquatic ecology using stochastic approaches and IBMS. ASLO/TOS Ocean Research Conference. 15-20 février 2004, Honolulu, Hawaii, Etats-Unis.
37. Sentchev A, Korotenko KA & **Seuront L** (2004) Effects of tides and frontal scale processes on ichthyoplankton assemblages and phytoplankton dynamics in the Eastern

- English Channel: observations and modelling. ASLO/TOS Ocean Research Conference. 15-20 février 2004, Honolulu, Hawaii, Etats-Unis.
38. **Seuront L** & Schmitt FG (2004) Scaling analysis of vectorial intermittency in geophysical turbulence. 10th European Turbulence Conference. 29 juin–2 juillet 2004, Trondheim, Norvège.
 39. Souissi S, Devreker D, Dur G, **Seuront L** & Schmitt FG (2004) High frequency sampling of the population of the copepod *Eurytemora affinis* in the Seine Estuary during a tidal cycle: mechanisms of maintenance. 25-30 avril 2004, 1st General Assembly of the European Geosciences Union, Nice, France.
 40. Seuront L & Schmitt FG (2004) Predator-prey encounter rates in intermittent turbulence: theory and experimental validation. 25-30 avril 2004, 1st General Assembly of the European Geosciences Union, Nice, France.
 41. Schapira M, Gentilhomme V & **Seuront L** (2004) Influence of microscale turbulence on *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) cultures. 25-30 avril 2004, 1st General Assembly of the European Geosciences Union, Nice, France.
 42. Souissi S, Hwang JS, Tseng LC, Seuront L, Schmitt FG & Chen QC (2004) Use of the copepod *Calanus sinicus* as a tracer of cold-water intrusions in the northern Taiwan. 25-30 avril 2004, 1st General Assembly of the European Geosciences Union, Nice, France.
 43. Devreker D, Souissi S, **Seuront L**, Beaugrand G, Schmitt FG, Flamme G & Lacheze C (2004) Effect of *Phaeocystis* and temperature variation on the reproduction and survival of *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida) in the Eastern English Channel. 25-30 avril 2004, 1st General Assembly of the European Geosciences Union, Nice, France.
 44. Souissi S, Devreker D, Dur G, **Seuront L** & Schmitt FG (2004) Population dynamics the copepod *Eurytemora affinis* in the Seine Estuary: experimental and modelling study. *ECSA 38th Symposium, Changes in land uses : Consequences on estuaries and coastal zones*, Rouen, France, 13-17 septembre 2004.

b. Posters

(le nom de la personne ayant présentée le poster est souligné)

1. **Seuront L**, Schmitt FG, Schertzer S, Lagadeuc Y & Lovejoy S (1995) Universal multifractal analysis of Eulerian and Lagrangian variability of oceanic turbulence. “*Astrophysics and geophysics: the impact of data on turbulence theories*”, workshop du GdR MFGA (Mécanique des Fluides Géophysiques et Astrophysiques). 13-14 novembre 1995, Paris, France.
2. **Seuront L**, Lizon F, Gentilhomme V, Lagadeuc Y, Schmitt FG, Schertzer D & Esquerre N (1996) Seasonal and tidal effects of an intermittent turbulence on phytoplankton patchiness. *UK Oceanography'96*. 2-6 septembre 1996, Bangor, Pays de Galle.
3. Gentilhomme V, **Seuront L**, Lizon F, Lagadeuc Y & Esquerre N (1998) What are major generating processes for the variability of nitrate concentration in a coastal ecosystem? First Symposium of European Marine Society. 19-24 avril 1998, Boulogne-sur-Mer, France.

4. Lagadeuc Y, Lizon F, **Seuront L** & Gentilhomme V (1998) C:N ratio variability in a tidally mixed coastal water. First Symposium of European Marine Society. 19-24 avril 1998, Boulogne-sur-Mer, France.
5. Lagadeuc Y, **Seuront L**, Ramat E, Preux P, Denis V, Pitiot P & Falk L (1998) Effet de l'hétérogénéité de la turbulence sur la dynamique du zooplancton. GLOBEC France. 15-18 décembre 1998. Nantes, France.
6. **Seuront L**, Lizon F, Gentilhomme V & Lagadeuc Y (1998) Heterogeneity induced by mixing and turbulence. Small scale processes. "Coastal and Marginal Seas", TOS-IOC meeting. 1-4 juin 1998, UNESCO Headquarters, Paris, France.
7. **Seuront L**, Lizon F, Gentilhomme V & Lagadeuc Y (1998) Heterogeneity induced by mixing and turbulence. Medium scale processes. "Coastal and Marginal Seas", TOS-IOC meeting.. 1-4 juin 1998, UNESCO Headquarters, Paris, France.
8. Lizon F, **Seuront L**, Gentilhomme V & Lagadeuc Y, (1998) Heterogeneity induced by mixing and turbulence. Regional scale processes. "Coastal and Marginal Seas", TOS-IOC meeting. 1-4 juin 1998, UNESCO Headquarters, Paris, France.
9. **Seuront L**, Schmitt FG & Yamazaki H (2000) Coupling between physical and biological processes in the ocean: a new multiscale testing procedure. Annual Meeting of the American Society of Limnology and Oceanography. 4-9 juin 2000, Copenhagen, Danemark.
10. Nihongi A, **Seuront L** & Yamazaki H (2000) Vertical biological and physical microstructures observed from a new free-fall instrument. Annual Meeting of the American Society of Limnology and Oceanography. 4-9 juin 2000, Copenhagen, Danemark.
11. Nihongi A, **Seuront L** & Yamazaki H (2001) Vertical biophysical microstructures of phytoplankton and particles distributions in tidally mixed coastal waters. Annual Meeting of the American Society of Limnology and Oceanography. 12-16 février 2001, Albuquerque, New Mexico, Etats-Unis.
12. **Seuront L**, Schmitt FG, Brewer M, Strickler & Souissi S (2002) New statistical procedures for zooplankton behavioral studies. 8th International Conference on Copepoda. 21-26 juillet 2002, Taiwan, Chine.
13. Devreker D, Souissi S & **Seuront L** (2002) Effects of individual variability on the development and mortality of naupliar stages of two copepods *Acanthocyclos vernalis* and *Eurytemora affinis* under different experimental conditions. 8th International Conference on Copepoda. 21-26 juillet 2002, Taiwan, Chine.
14. **Seuront L**, Yamazaki H & Souissi S (2002) Hydrodynamic disturbance and zooplankton swimming behavior. 8th International Conference on Copepoda. 21-26 juillet 2002, Taiwan, Chine.
15. **Seuront L**, Schmitt FG, Brewer M, Strickler & Souissi S (2002) New statistical procedures for zooplankton behavioral studies. 8th International Conference on Copepoda. 21-26 juillet 2002, Taiwan, Chine.
16. Devreker D, Souissi S & **Seuront L** (2002) Effects of individual variability on the development and mortality of naupliar stages of two copepods *Acanthocyclos vernalis* and *Eurytemora affinis* under different experimental conditions. 8th International Conference on Copepoda. 21-26 juillet 2002, Taiwan, Chine.

17. **Seuront L**, Yamazaki H & Souissi S (2002) Hydrodynamic disturbance and zooplankton swimming behavior. 8th International Conference on Copepoda. 21-26 juillet 2002, Taiwan, Chine.
18. Schmitt FG, **Seuront L** & Souissi S (2003) Introducing microscale patterns and processes into global scales. OCEANS: Ocean Biogeochemistry and Ecosystems Analysis. International Open Science Conference. 7-10 janvier 2003, Paris, France.
19. Doubell M, **Seuront L**, Patten NL & Mitchell JG (2004) Investigating phytoplankton distributions at millimeter and centimeter scales. 25-30 avril 2004, 1st General Assembly of the European Geosciences Union, Nice, France.
20. Kesaulya I, Seuront L, Leterme S & Mitchell JG (2004) Phytoplankton biomass and seawater viscosity during a spring bloom of *Phaeocystis*. 25-30 avril 2004, 1st General Assembly of the European Geosciences Union, Nice, France.
21. Waters RL, Seuront L, Mitchell JG, Seuront JM & Seuront M (2004) Bioconvective shear and differential swimming behavior of motile phytoplankton. 25-30 avril 2004, 1st General Assembly of the European Geosciences Union, Nice, France.
22. Schmitt FG, **Seuront L** & Souissi S (2004) Multiscaling characteristics of turbulent velocity, temperature and fluorescence high-resolution measurements under various external conditions. 25-30 avril 2004, 1st General Assembly of the European Geosciences Union, Nice, France.

A1.3. Séminaires invités

(le nom de la personne ayant présentée le séminaire est souligné)

1. Seuront L (1998) Analyses multifractales: un nouvel outil de caractérisation de l'hétérogénéité spatio-temporelle en Ecologie. "*Méthodes statistiques de comparaison de tableaux d'images et de cartes en océanologie*", séminaire-atelier du Programme National d'Océanographie Côtière - thème Séries à Long Termes. 11-13 février 1998, Faculté des Sciences de Luminy, Marseille.
2. Seuront L (1999) Fractals et multifractals. Pourquoi, comment et applications écologiques. Séminaire du Laboratoire d'Informatique du Littoral. 6 mai 1999, Université du Littoral-Côte d'Opale, Calais.
3. Seuront L (1999) Hétérogénéité spatio-temporelle et couplage physique-biologie dans un écosystème côtier à fort hydrodynamisme. Séminaire du LODYC. 22 octobre 1999, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
4. Seuront L, Gentilhomme V, Lagadeuc, Y, Preux P, Ramat E & Schmitt FG (1999) The multiscale structure of plankton distributions and the reality of physical-biological coupling in turbulent environments. Seminars of the Department of Ocean Sciences, Tokyo University of Fisheries. 19 novembre 1999, Tokyo, Japon.
5. Seuront L (1999) Mixing, turbulence and intermittency: implications on structures and functions in marine ecosystems. 3 décembre 1999, Seminars of the Department of Ocean Sciences, Tokyo University of Fisheries, Tokyo, Japon.
6. Seuront L & Schmitt FG (2000) A new statistical testing procedure for multiscale coupling in the ocean. 21 mars 2000, Department of Ocean Sciences Seminar Series, Tokyo University of Fisheries, Tokyo, Japon.

7. **Seuront L** (2000) Drawing lessons from scaling and multiscaling fields properties: a new step into the reality of physical-biological coupling in marine environments. Monterey Bay Aquarium Research Institute Seminars Series. 19 avril 2000, Moss Landing, California, Etats-Unis.
8. **Seuront L**, Yamazaki H (2000) New insight into interactions between micro-scale physical and biological ocean processes using a new free-fall instrument and original statistical testing procedures. Biology Department Seminars, Woods Hole Oceanographic Institution. 15 juin 2000, Woods Hole, Etats-Unis.
9. **Seuront L** (2000) Microscale physical-biological processes in the ocean: potential effects on marine life, or *Can plankton organisms still be considered as "plankton"*. 14 décembre 2000, Department of Ocean Sciences Seminar Series, Tokyo University of Fisheries, Tokyo, Japon.
10. **Seuront L** & Schmitt FG (2001) Describing intermittent processes in the ocean—Univariate and bivariate multiscale procedures. 12th ‘Aha Huliko’a Hawaiian Winter Workshop, “From stirring to mixing in a stratified ocean”. 16-19 January 2001, School of Ocean and Earth Science and Technology, University of Hawaii at Manoa, Honolulu, Hawaii, Etats-Unis.
11. **Seuront L** (2001) On the role of rare events to understand marine systems structures and functions: measurement, analysis, simulation. Laboratoire d’Ecologie des Systèmes Aquatiques, Université Libre de Bruxelles. 25 avril 2001, Bruxelles, Belgique.
12. **Seuront L**, Yamazaki H & Schmitt FG (2001) Turbulence, intermittency and multifractals. CARTUM (Comparative Analysis and Rationalization of Second-Moment Turbulence Models) Workshop III, 30 mai-2 juin 2001, Eötvös Loránd University, Budapest, Hongrie.
13. **Seuront L** (2002) From “Bugology” to “Biological Oceanography”: starting at basic geometry going to stochasticity in zooplankton space-time pattern and behavior. 28 juin 2002, Station Zoologique, Villefranche-sur-Mer, France.
14. **Seuront L** (2002) There’s something happening here: can microscale processes rule the world ocean structures and functions? 18 octobre 2002, Seminar Series, Stazione Zoologica A. Dohrn, Naples, Italie.
15. **Seuront L** (2002) New statistical characterization of zooplankton swimming behaviour: the case of food distribution and hydrodynamic disturbance. 23 octobre 2002, Environmental and geophysical Seminar series, Department of Applied Mathematics and Theoretical Physics, University of Cambridge, Cambridge, Angleterre.
16. **Seuront L** (2002) Biophysical couplings in an intermittent ocean. 25 octobre 2002, Fluid Dynamics Seminar Series, Department of Applied Mathematics and Theoretical Physics, University of Cambridge, Cambridge, Angleterre.
17. **Seuront L** (2002) Microscale patchiness and biophysical couplings: towards a seascape topography. 29 octobre 2002, Danish Institute for Fisheries Research, Charlottenlund, Danemark.
18. **Seuront L** (2002) Living in a turbulent environment: new insights into the effects of microscale turbulence on zooplankton behavior and trophodynamics. 30 octobre 2002, Danish Institute for Fisheries Research, Charlottenlund, Danemark.

19. **Seuront L** (2002) Scales in aquatic ecology. How can we see the invisible? 5 décembre 2002, Port Lincoln Marine Science Center, Flinders University of South Australia, Port Lincoln, Australie.
20. **Seuront L** (2003) Zooplankton behavior, turbulence and phytoplankton patchiness. 29 janvier 2003, The Institute of Marine Engineering, Science and Technology Seminars Series. Institute of Engineers of Australia, North Adelaide, Australie.
21. **Seuront L** (2003) Homogeneity vs. heterogeneity in microscale processes: are unusual events unusual enough to be neglected in biological and ecological studies ?. 7 mars 2003, Biology Seminar Series, Flinders University, Adelaide, Australie.
22. **Seuront L** (2003) Turbulence intermittency, microscale phytoplankton patchiness and zooplankton trophodynamics: empirical and theoretical approaches. 17-18 juin 2003, workshop of the EU contract NTAP (Nutrient dynamics mediated through turbulence and plankton interactions), Department of Applied Mathematics and Theoretical Physics, University of Cambridge, Cambridge, Angleterre.
23. **Seymour JR, Seuront L & Mitchell JG** (2004) Using flow cytometry to assess microscale heterogeneity amongst marine microbial communities. 22 juin 2004, Atelier «outils cellulaires et moléculaires», UMR 6539/LEMAR/IUEM, Technopole Brest Iroise, Plouzané, France.
24. **Doubell MJ, Seuront L & Mitchell JG** (2004) A new instrument to investigate phytoplankton distributions at millimeter and centimeter scales. 22 juin 2004, Atelier «outils cellulaires et moléculaires», UMR 6539/LEMAR/IUEM, Technopole Brest Iroise, Plouzané, France.
25. **Seuront L, Waters RW, Seymour JR & Mitchell JG** (2004) Elucidating large-scale patterns and processes from understanding biophysical properties and interactions at micro-scale in the marine environment. 22 juin 2004, Atelier «outils cellulaires et moléculaires», UMR 6539/LEMAR/IUEM, Technopole Brest Iroise, Plouzané, France.
26. **Seuront L** (2005) Population dynamics and behavior of charismatic megafauna. 23 mars 2005, Biology Seminar Series, Flinders University, Adelaide, Australie.

ANNEXE 2. Evaluation et organisation de la recherche

A2.1. Evaluation de la recherche

Depuis 2000, j'ai été sollicité pour l'évaluation de 25 articles dans des revues internationales.

- *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (2)
- *Geophysical Research Letters* (2)
- *Journal of the Marine Biological Association* (2)
- *Journal of Plankton Research* (3)
- *Limnology and Oceanography* (1)
- *Marine Biology* (2)
- *Marine Ecology Progress Series* (12)
- *Hydrobiologia* (1)

Comme pour l'évaluation de projets de recherche soumis pour financement à :

- *National Environmental Research Council* (1)
- *US-Israel Binational Science Foundation* (1)

Je suis également membre du comité éditorial de *La Mer* (Société Franco-Japonaise d'Océanographie) depuis 2002, et ai été éditeur invité d'un numéro spécial de la revue *Nonlinear Processes in Geophysics* sur "*Biophysical couplings in aquatic ecosystems*" en 2004.

Je suis membre nommé de la Commission de Spécialistes 67-68^{ème} sections depuis 2004 et membre nommé du Conseil de Laboratoire de l'UMR ELICO depuis 2002.

A2.2 Organisation de la recherche

Depuis 2000, j'ai été amené à organiser et à animer 3 sessions spéciales dans des colloques internationaux

- "*Dealing with scales in aquatic ecology: structure and function in aquatic ecosystems*" du meeting annuel de l'American Society of Limnology and Oceanography, 12-16 février 2001, Albuquerque, New Mexico, Etats-Unis (co-chairman: PG Strutton)
- "*Biological Microscale Patterns and Processes in the Ocean: Towards a Seascape Topology*", de l'Ocean Research Conference de l'American Society for Limnology and Oceanography/The Oceanography Society, 15-20 février 2004, Honolulu, Hawaii, Etats-Unis (co-chairman: JG Mitchell).
- "*Biophysical couplings in aquatic ecosystems*" de la première assemblée générale de l'European Geophysical Union, 25-30 avril 2004, Nice, France (co-chairmen : FG Schmitt & S Souissi)

et à participer au comité d'organisation de la 9^{ème} Conférence de la World Association of Copepodologists. 11-15 juillet 2005, Hammamet, Tunisie.

ANNEXE 3. Encadrement de travaux de recherche

A3.1. Post-doctorat

1. Waters RL (2004-2005) “Effect of physically- and biologically-driven seawater viscosity on phytoplankton motility” Financement Post-Doctoral alloué par le Ministère Délégué à la Recherche et aux Nouvelles technologies.

A3.2. Thèse de Doctorat

1. Kesaulya I (2001-2005) “Effects of microscale phytoplankton distribution on seawater viscosity” Flinders University, Australie (co-encadrement avec JG Mitchell).
2. Seymour JR (2002-2004) “Microscale investigations of virio- and bacterioplankton abundance and activity” Flinders University, Australie (co-encadrement avec JG Mitchell).
3. Schapira M (2001-2004) “Absorption d’azote par le phytoplancton en Manche orientale : réponse à des apports sporadiques et effets de la turbulence à micro-échelle” Université des Sciences et Technologies de Lille (co-encadrement avec V Gentilhomme).
4. Doubell MJ (2003-2006) “Physical and biological controls of centimeter and millimeter scale phytoplankton patchiness” Flinders University, Australia (co-encadrement avec JG Mitchell).
5. Montauzé J (2004-2005) “Intoxication alimentaire à l’escolier dans un service de restauration collective” Thèse de Doctorat en Médecine, Université de Lille II, Faculté de Médecine, Lille (co-encadrement avec JC Neu)

A3.3. Thèse de Mastère

1. Nihongi A (1999-2000) “Fine-scale study of the vertical structure of a tidally mixed water column”. Master in Biological Sciences, Tokyo University of Fisheries, Japon.
2. Fugii H (1999-2000) “Development and calibration of a laboratory Particle Image Velocimetry (PIV) system against Acoustic Doppler Velocymetry”. Master in Physical Sciences, Tokyo University of Fisheries, Japon.

A3.4. DEA

1. Lacheze C (2003-2004) “Hétérogénéité tri-dimensionnelle de la biomasse phytoplanctonique à micro-échelle”. Université des Sciences et Technologies de Lille.
2. Thullier B (2003-2004) “Microdistribution du bacterioplancton”. Université du Littoral Côte d’Opale
3. Kiszka J (2003-2004) “Influence des variables environnementales dans la définition de l’habitat préférentiel des prédateurs supérieurs pélagiques : le cas des cétacés”. Université du Littoral Côte d’Opale

A3.5. DSR

1. Leterme S (2001-2002) "Etude de la variabilité à micro-échelle de la distribution de la biomasse phytoplanctonique dans un écosystème côtier à fort hydrodynamisme : la Manche Orientale". Université des Sciences et technologies de Lille.
2. Leterme C (2002-2003) "Microdistribution du microphytobenthos et des bactéries benthiques : approches méthodologiques". Université des Sciences et technologies de Lille.

A3.6. Maîtrise

1. Vignolle B (1996) "Etude expérimentale de l'influence de la turbulence sur l'écosystème pélagique". Université des Sciences et Technologies de Lille (avril-mai 1996).
2. Harlay J (1997) "Intermittence de la distribution du zooplancton en milieu turbulent". Université des Sciences et Technologies de Lille (avril-mai 1997).
3. Berreville F (1997) "Hétérogénéité de la distribution du copépode *Temora longicornis* en milieu turbulent". Université de Bretagne Occidentale (juillet 1997).
4. Denis V (1998) "Contribution à l'étude du comportement alimentaire de *Temora longicornis*". Université des Sciences et Technologies de Lille (avril-mai 1998).
5. Hedin S (2001) "Effets du vent sur les efflorescences de *Phaeocystis* sp. en Manche Orientale". Université des Sciences et Technologies de Lille (avril-mai 2001).
6. Prevost G (2002) "Etude expérimentale de l'influence de la turbulence sur le broutage du copépode calanoïde *Temora longicornis*". Université des Sciences et Technologies de Lille (avril-mai 2001).
7. Gavory A (2003) "Distribution spatio-temporelle du microphytobenthos à micro-échelle". University of Sciences and Technologies of Lille, France.

ANNEXE 4. Insertion dans les programmes

A4.1. Insertion dans les programmes régionaux

- CPER, Axe Ecosystèmes Perturbés du Littoral, '*Etude et observation de l'écosystème côtier de la Manche orientale : le bloom de Phaeocystis et ses effets sur l'écosystème*' (resp.: V. Gentilhomme)
- CPER Seine-Aval '*Modélisation du réseau trophique de l'estuaire de la Seine : développement d'outils de synthèse, de prédiction et de tests de scénarios*' (resp.: S. Souissi)
- CPER Seine-Aval '*Développement d'indices de qualité de l'estuaire de la Seine basés sur le modèle biologique Eurytemora affinis*' (resp.: S. Souissi)

A4.2. Insertion dans les programmes nationaux

- PNEC Chantier « Manche orientale-Sud de la Mer du Nord » '*Déterminisme du bloom de Phaeocystis et ses conséquences sur l'écosystème Manche orientale-Sud Mer du Nord*' (resp.: V. Gentilhomme)
- PNEC Art.4 « Influence des facteurs hydroclimatiques ou anthropiques sur la variabilité spatio-temporelle des populations et écosystèmes marins », '*Etude de la complexité de la structuration spatio-temporelle des écosystèmes côtiers : analyse multi-échelle*' (resp.: S. Souissi), financé en 2003 et reconduit en 2003 sous le titre '*Etude de la complexité de la structuration spatuoioi-temporelle des écosystèmes côtiers : outils d'analyse de longues séries de données réelles et simulées*'
- Action Concertée Incitative « Jeunes Chercheurs », '*Hétérogénéité spatio-temporelle et dynamique planctonique à micro-échelle*' (resp.: L. Seuront ; 2001-2003)
- Institut Français de la Biodiversité, '*Effets des changements globaux sur les écosystèmes aquatiques*' (resp.: S. Souissi ; 2003-2005)
- Action Concertée Incitative, '*Ecologie quantitative*' (resp.: J. Casas ; 2002-2004)
- Groupe de Recherche « Ecologie physique » du CNRS (resp.: J. Casas ; 2002-2004)
- Groupe de Recherche « Structure de la turbulence et mélange » du CNRS (resp.: P Petitjeans; 2004-2006)

A4.3. Insertion dans les programmes bilatéraux

- Coopération franco-taiwanaise '*Analyses of zooplankton diversity using new cinematographic technologies, behaviour analyses and numerical modelling*' (resp.: S. Souissi ; 2001-2003)
- Coopération franco-russe '*Modélisation des courants, du transport et de la dispersion des matières phytoplanctoniques en Manche orientale. Application à l'étude de la dynamique du bloom de Phaeocystis*' (resp.: A. Senchev ; 2001-2003)

A4.4. Insertion dans les programmes internationaux

- Australian Research Council, '*Microscale plankton and particle dynamics: comparing and contrasting Australian and international seas*' (resp.: JG Mitchell ; 2003-2005)

- Australian Antarctic Division, '*Impact of viscosity on the morphology and swimming behaviour of motile bacterioplankton, phytoplankton and protozooplankton*' (resp: JG Mitchell/L Seuront ; 2003-2005)
- Australian Antarctic Division, '*Three-dimensional microscale distribution and production of plankton populations*' (resp.: L. Seuront ; 2005-2008)
- Australian Research Council, '*Heterogeneity and ecosystem function: The role of microphytobenthos and macrofauna in inducing spatial variability in biogeochemical processes and fluxes*' (resp.: D. Welsh, Griffith University, Australie; 2005-2007)
- Australian Research Council, '*High-resolution three-dimensional mapping and biophysical coupling in the plankton microenvironment*' (resp.: L. Seuront ; en cours d'évaluation; 2006-2008)
- Australian Research Council, '*The Physical and Ecological Structure at the Base of Ocean Food Webs*' (resp.: JG Mitchell/L. Seuront ; en cours d'évaluation; 2006-2010)
- Hermon Slade Foundation, '*Tracking viruses in coral reef ecosystems*' (resp.: JG Mitchell; en cours d'évaluation; 2006-2008)
- Hermon Slade Foundation, '*Uncovering unseen ecological epidemics: finding and characterising the role of viruses in Australian aquatic habitats*' (resp.: JG Mitchell; en cours d'évaluation; 2006-2008)