

50376
1988
65



50376
1988
65

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES
DE LILLE FLANDRES ARTOIS

STATION MARINE DE WIMEREUX

THESE PRESENTEE POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LILLE
EN
BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES

ENVIRONNEMENT PHYSIQUE ET CHIMIQUE,
PRODUCTIVITE PRIMAIRE PHYTOPLANCTONIQUE
ET BACTERIENNE DANS LE DETROIT
DU PAS-DE-CALAIS

Chantal MAILLARD-QUISTHOUDT

Soutenu le 11 mai 1988 devant la commission composée de :

Mr. M. PORCHET,	Président
Mme C. LANCELOT,	Rapporteur
Mr. G. JACQUES,	Rapporteur
Mr. A. RICHARD,	Directeur de Thèse
Mr. S. FRONTIER,	Examineur
Mr. M. WARTEL,	Examineur

ENVIRONNEMENT PHYSIQUE ET CHIMIQUE, PRODUCTIVITE PRIMAIRE
PHYTOPLANKTONIQUE ET BACTERIENNE DANS LE DETROIT DU PAS-DE-CALAIS

Mots-clés :

détroit du Pas-de-Calais carbone organique dissous hydrologie
matières en suspension production primaire biomasse
fraction particulaire bacterioplancton

RESUME

Le thème principal de ces recherches a été consacré aux suspensions marines, constituées de particules très diverses par leur nature et leur origine : l'une terrestre, l'autre biologique. Des transects côte/large, dans le détroit du Pas-de-Calais, ont confirmé l'individualisation de la masse d'eau côtière vis à vis des eaux du large. Cette masse d'eau littorale dérivant vers la Mer du Nord, présente des caractéristiques qui lui sont propres et participe ainsi à la dispersion des particules, larves planctoniques et polluants. La charge en matière organique est telle qu'elle induit une séquence alimentaire directe dont il faut apprécier l'importance : il apparaît indispensable de différencier les maillons trophiques, de les quantifier et d'estimer leur production. Ceci a été réalisé sur trois sites localisés dans le détroit du Pas-de-Calais. Nous avons, d'une part, analysé les caractéristiques hydrologiques des masses d'eau, étudié la matière organique particulaire et dissoute existante en tant que maillon trophique dans l'écosystème marin. D'autre part, nous nous sommes consacrés à l'étude de deux maillons trophiques essentiels en terme de carbone :

- le maillon phytoplanctonique, par le biais de mesures de biomasses, de productions et de productivités primaires photosynthétiques,

- le maillon bactérien, analysé par l'intermédiaire de la biomasse et de mesures de l'activité bactérienne.

CHEMICAL AND PHYSICAL ENVIRONMENT, PHYTOPLANKTONIC AND BACTERIAL
PRIMARY PRODUCTIVITY IN DOVER STRAITS

Key-words :

Dover straits dissolved organic carbon hydrology
suspended matter primary production biomass
particles bacterioplankton

ABSTRACT

This work consists in a study on marine suspensions, constituted of continental or marine biological and non-biological particles. Several transects were done, in Dover Straits, from the coast to the open sea : coastal waters and open sea waters are well individualized and separated by a mixing area. Coastal waters drift to the North Sea, and allow the dispersion of particles, planktonic larvae and pollutants. The area is characterized by high organic matter content which induces a direct trophic sequence. So, it is necessary to distinguish the trophic levels, to quantify them and to estimate their production. This study was carried on three areas in Dover Straits. At first, we analyzed, the hydrobiological parameters, the particulate and dissolved organic matter. On the other hand, we studied two important trophic levels in the carbon cycle :

- the phytoplanktonic one, with measures of biomass, primary production and productivity

- and the bacterioplankton one, studied by biomass measures and bacterial activity.

A mes parents ,

A Laurent ,

*Tu ne laisses pas aisément deviner
aux yeux avides des sciences naturelles
les mille secrets de ton intime
organisation ...*

Je te salue Vieil Océan .

LAUTREAMONT

AVANT-PROPOS

Je tiens en premier lieu à remercier les personnes qui ont accepté de juger ce mémoire.

Tout d'abord, je remercie Monsieur le Professeur M. PORCHET qui a accepté de présider ce jury de thèse.

Je suis très reconnaissante à Madame C. LANCELOT qui m'a fait l'honneur de participer à ce jury.

J'adresse tous mes remerciements à Monsieur G. JACQUES d'avoir accepté de faire partie de ce jury.

Je voudrais exprimer ma reconnaissance à Monsieur le Professeur A. RICHARD qui m'a accueillie à la station marine de Wimereux en 1982 pour y préparer un DEA, me confiant par la suite un sujet de thèse, acceptant de me diriger tout au long de ce travail.

Je le remercie également pour sa participation aux plongées sous-marine réalisées dans le cadre de ces recherches.

Je remercie également Monsieur le Professeur S. FRONTIER, Directeur de la station marine de Wimereux, d'avoir accepté de juger ce travail.

J'adresse aussi mes remerciements à Monsieur le Professeur M. WARTEL pour sa participation à ce jury.

J'exprime ma plus vive reconnaissance à tout le personnel technique qui a collaboré à ce travail :

Tout particulièrement à Madame M.A. JANQUIN, à qui je témoigne toute ma gratitude, qui m'a apporté une aide technique précieuse, aussi bien en mer qu'au laboratoire sans oublier son soutien moral tout au long de ces années de travail.

Je tiens aussi, à remercier Madame B. LEU de son aide technique.

Je remercie également Monsieur D. HILDE pour son soutien aussi bien en mer qu'au laboratoire.

Je ne saurais oublier Monsieur D. MENU pour sa participation au travail technique et surtout pour l'iconographie, Madame M. PANNIER à qui je dois beaucoup de patience pour la dactylographie, Monsieur P. REGNIER qui a su concevoir dans de brefs délais le matériel dont j'avais besoin, Madame N. DEGROS pour sa collaboration.

Enfin, je remercie l'ensemble du personnel de la station marine de Wimereux y compris l'équipage du SEPIA II.

Pour terminer, j'exprime toute ma gratitude à tous mes collègues et amis qui m'ont apporté leur soutien, notamment J. PRYGIEL, D. DAVOULT, J.L. BOURGAIN et I. RICHARD.

Enfin, je ne saurais oublier mes PARENTS à qui je dédie ce travail, qui m'ont permis de réaliser les études que je désirais poursuivre, à la fois par leur soutien matériel et moral, et LAURENT, à qui j'adresse l'expression de ma plus profonde gratitude.

Que tous ceux que je n'ai pas cités veuillent bien me pardonner mes omissions et qu'ils soient assurés de mon amical souvenir.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
CHAPITRE I : SITUATION GEOGRAPHIQUE	3
1. <u>Présentation des zones d'études</u>	3
1.1. Géographie	3
1.2. Climatologie	3
1.3. Hydrographie	5
1.3.1. Les marées	5
1.3.2. Les courants dans le détroit du Pas-de-Calais	6
1.3.3. Les apports telluriques	6
1.3.4. La bathymétrie et la nature des fonds marins	8
a. Le Cap Gris-Nez	8
b. Le site de Gravelines	8
2. <u>Localisation et calendrier des campagnes</u>	10
2.1. Localisation des stations de prélèvements	10
2.2. Calendrier des campagnes	15
CHAPITRE II : METHODOLOGIE	18
A - <u>PHYSICOCHEMIE</u>	18
1. La température	18
2. La salinité	18
3. La turbidité	19
4. Les matières en suspension	19
5. Les pigments chlorophylliens	19
6. Les sels nutritifs dissous	19
B - <u>LA FRACTION ORGANIQUE PARTICULAIRE ET DISSOUE</u>	20
1. <u>La fraction particulaire</u>	20
1.1. Principe	20
1.2. Historique	20
1.3. Analyse	21
2. <u>La fraction dissoute</u>	21
2.1. Principe	22
2.2. Analyse	22
C - <u>PRODUCTION PRIMAIRE PHYTOPLANCTONIQUE</u>	24

D - <u>L'ACTIVITE BACTERIENNE</u>	26
1. <u>La biomasse bactérienne</u>	26
2. <u>L'activité hétérotrophe</u>	29
2.1. Théorie	29
2.2. Matériels et méthodes	33
2.3. Mise au point méthodologique	38

CHAPITRE III : PARTICULARITES HYDROLOGIQUES DU DETROIT DU PAS-DE-CALAIS .. 40

1. <u>Mise en évidence d'un gradient</u>	40
2. <u>Particularités hydrologiques de chaque site étudié</u>	46
2.1. Le Cap Gris-Nez	48
2.2. Le Dyck	51
2.3. Les vases à <i>Abra alba</i> et l'Aa	55
2.4. Etude comparative	61
3. <u>La Fraction particulaire et dissoute</u>	66
3.1. La fraction particulaire	66
3.1.1. Les variations spatiales	66
3.1.2. Les variations spatio-temporelles sur les différents sites étudiés	66
a) Le Cap Gris-Nez	66
b) Le banc du Dyck	70
c) Les vases à <i>Abra alba</i> et l'Aa	72
3.2. La fraction dissoute	74
3.2.1. Evolution du carbone organique dissous sur le site du "Cap Gris-Nez"	74
3.2.2. Variations saisonnières du COD sur le banc du Dyck	75
3.2.3. L'évolution du carbone organique dissous sur le site côtier des vases à <i>Abra alba</i> et sur l'Aa	75
4. <u>Discussion</u>	77

CHAPITRE IV : L'ACTIVITE PHYTOPLANCTONIQUE ET BACTERIENNE DANS

LE DETROIT DU PAS-DE-CALAIS

A - <u>LA PRODUCTIVITE PHYTOPLANCTONIQUE</u>	87
1. <u>Les variations spatiales</u>	87
2. <u>Comparaison et évolution de la production primaire autotrophe sur chaque site étudié</u>	91

2.1. Relevés pyranométriques et pénétration de la lumière dans le milieu marin	91
2.2. La production primaire photosynthétique	94
a) Le Cap Gris-Nez	94
b) Le banc du Dyck	98
c) Les vases à <i>Abra alba</i> et l'Aa	102
3. <u>La productivité en Manche orientale et Mer du Nord</u>	109
3.1. Le Cap Gris-Nez	109
3.2. Le banc du Dyck	111
3.3. Les vases à <i>Abra alba</i>	112
4. <u>Conclusion</u>	114
5. <u>Discussion</u>	118
B - <u>L'ACTIVITE BACTERIENNE</u>	127
1. <u>La biomasse bactérienne</u>	127
1.1. Résultats	127
1.2. Discussion	130
2. <u>L'activité bactérienne</u>	137
2.1. Résultats	137
2.1.1. Le Cap Gris-Nez	137
2.1.2. Le banc du Dyck	143
2.1.3. Le site des vases à <i>Abra alba</i> et l'Aa	146
2.2. Etude comparative	153
2.3. Discussion	156
CHAPITRE V - DISCUSSION GENERALE - LES INCIDENCES DES FACTEURS DU MILIEU SUR LES POPULATIONS PHYTOPLANCTONIQUES ET BACTERIENNES	164
CONCLUSION	187
BIBLIOGRAPHIE	190

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Marées de la Mer du Nord (In CODDE et DE KEYSER, 1967).
- Figure 2 : Débits approximatifs de l'Aa.
- Figure 3 : Distribution des communautés benthiques de la partie française de la Mer du Nord (d'après PRYGIEL et coll., 1988).
- Figure 4 : Localisation des stations de prélèvements (A).
- Figure 5 : Localisation des stations de prélèvements (B et C).
- Figure 6 : Localisation des stations de prélèvements entre Boulogne sur mer et Douvres (E).
- Figure 7 : Expressions graphiques des équations de cinétique enzymatique.
- Figure 8 : Détermination de l'activité hétérotrophe.
- Figure 9 : Quantité de radioactivité incorporée en fonction de la concentration du substrat.
- Figure 10 : Quantité de radioactivité incorporée en fonction du temps d'incubation, à différentes températures.
- Figure 11 : Variations spatiales des taux de MES au large de Dunkerque.
- Figure 12 : Variations spatiales des taux de MES au large du Cap Gris-Nez.
- Figure 13 : Variations spatiales des teneurs en chlorophylle α en Manche orientale et Mer du Nord.
- Figure 14 : Evolution de la température (1), de la salinité (2), de la bathymétrie (3), des taux de MES (4) et des teneurs en chlorophylle α (5), sur le transect de Boulogne/Douvres.
- Figure 15 : Variations temporelles de la température au large du Cap Gris-Nez.
- Figure 16 : Profils verticaux des températures relevées sur le site du Cap Gris-Nez au cours de l'année 1985-1986.
- Figure 17 : Variations temporelles des sels nutritifs dissous sur le site du Cap Gris-Nez.
- Figure 18 : Valeurs des températures relevées sur le banc du Dyck durant l'année 1985.
- Figure 19 : Profils thermiques verticaux relevés sur le banc du Dyck à différentes périodes de l'année (1985).
- Figure 20 : Variations annuelles de la salinité obtenue sur le banc du Dyck en 1985.

- Figure 21 : Variations annuelles des taux de MES obtenus sur le banc du Dyck en 1985.
- Figure 22 : Variations temporelles des sels nutritifs dissous, sur le Dyck (en 1985).
- Figure 23 : Variations saisonnières de la température sur le site des vases à *Abra alba*.
- Figure 24 : Profils verticaux des températures relevées sur le site des vases à *Abra alba* durant l'année 1985 (et décembre 1984).
- Figure 25 : Variations saisonnières de la salinité sur le site des vases à *Abra alba*.
- Figure 26 : Variations saisonnières des MES sur le site des vases à *Abra alba*.
- Figure 27 : Variations saisonnières des sels nutritifs dissous, sur le site des vases à *Abra alba*.
- Figures 28 - 29 - 30 : Cartographies de quelques paramètres hydrologiques, dans le détroit du Pas-de-Calais [la turbidité (28), la salinité (29) et les taux de chlorophylle a (30)].
- Figure 31 : Variations spatiales du carbone particulaire (CTP et COP) en Manche Orientale et Mer du Nord.
- Figure 32 : Variations spatiales du carbone particulaire entre Boulogne sur mer et Douvres.
- Figure 33 : Variations spatiales de l'azote particulaire entre Boulogne sur mer et Douvres.
- Figure 34 : Variations saisonnières de la fraction particulaire au large du Cap Gris-Nez, durant l'année 1985.
- Figure 35 : Variations saisonnières de la fraction particulaire sur le banc du Dyck, durant l'année 1985.
- Figure 36 : Variations saisonnières de la fraction particulaire sur le site des vases à *Abra alba* et dans l'Aa (1985).
- Figure 37 : Evolution du COD au cours de l'année 1985, sur le site du Cap Gris-Nez.
- Figure 38 : Evolution du COD au cours de l'année 1985, sur le site des vases à *Abra alba* et dans l'Aa.
- Figure 39 : Variations spatiales de la production primaire potentielle (PP) et de la productivité (P/B) au large du Cap Gris-Nez (avril 1984).
- Figure 40 : Variations spatiales de la production primaire potentielle (PP) et de la productivité (P/B) au large de Dunkerque.

- Figure 41 : Variations spatiales des teneurs en chlorophylle α sur le transect Boulogne sur mer - Douvres.
- Figure 42 : Variations spatiales de la production primaire potentielle et de la productivité sur le transect Boulogne sur mer - Douvres.
- Figure 43 : Variations annuelles de la quantité d'énergie lumineuse transmise par mois (intégration sur 24 h) à Wimereux.
- Figure 44 : Profils verticaux de la pénétration de la lumière au large du Cap Gris-Nez.
- Figure 45 : Profils verticaux de la pénétration de la lumière au large du Dyck.
- Figure 46 : Profils verticaux de la pénétration de la lumière sur le site des vases à *Abra alba*.
- Figure 47 : Variations annuelles des teneurs en chlorophylle α sur le site du Cap Gris-Nez.
- Figure 48 : Variations des pheopigments durant l'année 1985 sur le site du Cap Gris-Nez.
- Figure 49 : Variations saisonnières de la production primaire potentielle au large du Cap Gris-Nez.
- Figure 50 : Profils verticaux des taux de chlorophylle α , au large du Cap Gris-Nez.
- Figure 51 : Profils verticaux de production primaire, au large du Cap Gris-Nez.
- Figure 52 : Variations temporelles des teneurs en chlorophylle α sur le banc sableux du Dyck, en 1985.
- Figure 53 : Variations temporelles de la production primaire potentielle en Mer du Nord (banc du Dyck).
- Figure 54 : Fluctuations de la production obscure, au cours d'un cycle annuel (1985), sur le banc du Dyck.
- Figure 55 : Profils verticaux de chlorophylle α à différentes périodes de l'année sur le banc sableux du Dyck.
- Figure 56 : Profils verticaux de production primaire obtenus à différentes périodes de l'année en Mer du Nord (banc du Dyck).
- Figure 57 : Variations saisonnières des taux de chlorophylle α sur le site des vases à *Abra alba*.
- Figure 58 : Variations saisonnières des taux de chlorophylle α dans l'Aa, en 1985.

- Figure 59 : Fluctuations des pheopigments sur le site côtier des vases à *Abra alba* en 1985 et 1986.
- Figure 60 : Variations des pheopigments dans l'Aa durant l'année 1985.
- Figure 61 : Variations saisonnières de la production primaire potentielle sur le site des vases à *Abra alba*.
- Figure 62 : Profils verticaux des concentrations en chlorophylle *a* obtenus à différentes périodes de l'année sur le site des vases à *Abra alba*.
- Figure 63 : Profils verticaux de production primaire, obtenus à différentes périodes de l'année, sur le site des vases à *Abra alba*.
- Figure 64 : Fluctuations saisonnières de l'indice de productivité en Manche Orientale (Cap Gris-Nez), durant l'année 1985.
- Figure 65 : Profils verticaux de productivité obtenus au large du Cap Gris-Nez à différentes saisons.
- Figure 66 : Variations de la productivité sur le banc du Dyck durant l'année 1985.
- Figure 67 : Variations de la productivité en fonction de la profondeur, à différentes périodes de l'année sur le banc du Dyck.
- Figure 68 : Variations saisonnières de la productivité sur le site côtier suivi en Mer du Nord et dans l'Aa (en 1985-1986).
- Figure 69 : Profils verticaux de P/B, obtenus à différentes périodes de l'année sur le site des vases à *Abra alba*.
- Figure 70 : Variations saisonnières de la biomasse bactérienne sur chaque site étudié.
- Figure 71 : Répartition schématique des bactéries halophiles dans le monde bactérien. Aire de répartition de la majorité : 1,5 à 10 g/100 ml (In BRISOU, 1980).
- Figure 72 : Expression de la vitesse d'assimilation en fonction de la concentration du substrat, à différentes périodes de l'année, au large du Cap Gris-Nez.
- Figure 73 : Fluctuations de la vitesse d'assimilation du glucose au cours d'un cycle annuel, sur le site du Cap Gris-Nez.
- Figure 74 : Variations de la Fraction Assimilée sur le site du Cap Gris-Nez au cours de l'année 1985.

- Figure 75 : Variations saisonnières du temps de turnover au large du Cap Gris-Nez.
- Figure 76 : Représentations graphiques des temps de turnover calculés selon la linéarisation de Lineweaver-Burk, en fonction de la concentration en substrat.
- Figure 77 : Fluctuations saisonnières de la production obscure mesurée au large du Cap Gris-Nez.
- Figure 78 : Expressions de la vitesse d'assimilation en fonction de la concentration de substrat, sur le banc du Dyck à différentes périodes de l'année.
- Figure 79 : Evolutions de la Fraction Assimilée au cours de l'année 1985, sur le banc du Dyck.
- Figure 80 : Variations temporelles du temps de turnover en Mer du Nord (banc du Dyck).
- Figure 81 : Exemples de courbes de temps de turnover obtenus après la linéarisation de Lineweaver-Burk, exprimées en fonction de la concentration de glucose (sur le banc du Dyck).
- Figure 82 : Expressions de la vitesse d'assimilation en fonction de la concentration du substrat, sur le site des vases à *Abra alba*, et dans l'Aa, à différentes saisons.
- Figure 83 : Variations de la vitesse d'assimilation du glucose au cours d'un cycle annuel sur le site des vases à *Abra alba* et l'Aa.
- Figure 84 : Evolutions saisonnières de la Fraction Assimilée sur le site des vases à *Abra alba* et dans l'Aa (en 1985).
- Figure 85 : Variations temporelles du temps de recyclage (t/FA) sur le site côtier des vases à *Abra alba* et dans l'Aa, durant l'année 1985.
- Figure 86 : Fluctuations de la production obscure pendant le cycle étudié sur le site côtier en Mer du Nord et dans l'Aa.
- Figure 87 : Evolution des concentrations de COD et de chlorophylle a sur les sites de l'Aa (87a) et du Cap Gris-Nez (87b), durant l'année 1985.
- Figure 88 : Variations saisonnières de la biomasse bactérienne et du COD en Manche Orientale et Mer du Nord.
- Figure 89 : Schéma des apports organiques dans le milieu marin selon SHARP (1984).

Figure 90 : Principales sources et mécanismes qui introduisent la matière organique dissoute en mer (d'après AZAM et AMMERMAN, 1984).

Figure 91 : Représentation schématique d'un modèle mathématique qui incorpore la Production de substrat (P), la concentration de substrat (S), l'utilisation du substrat (équation cinétique), la taille de la population bactérienne (B), le taux de croissance (γ) et une constante (K) qui représente les pertes par prédation et mort (BILLEN et coll., 1980) In "Heterotrophic activity in the sea" (HOBBIE et WILLIAMS, 1984).

Figure 92 : Variations saisonnières de la biomasse bactérienne et de la biomasse phytoplanctonique.

Figure 93 : Budget annuel du cycle du carbone dans la zone littorale belge ; concentrations et productions (g.m^{-2}) sont représentées par des cercles, les flux ($\text{g.m}^{-2}.\text{a}^{-1}$) par des flèches.

Figure 94 : Modèle semi-quantitatif d'une chaîne trophique : les flèches noires représentent les flux de matière et d'énergie tandis que les flèches blanches représentent les flux de matières seules.

Figure 95 : Cartographie du bilan du carbone disponible sur chacun des sites étudiés.

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau I : Récapitulatif des valeurs de C/N relevées dans diverses régions océaniques.
- Tableau II : Teneurs en carbone organique particulaire issues de différents lieux géographiques.
- Tableau III : Distribution géographique du carbone organique dissous.
- Tableau IV : Variations de la profondeur de compensation sur les trois sites étudiés.
- Tableau V : Valeurs de production primaire et de biomasse phytoplanctonique relevées dans divers lieux géographiques.
- Tableau VI : Taux de production primaire annuelle relevés dans divers lieux géographiques.
- Tableau VII : Taux de productivité relevés dans diverses régions du globe.
- Tableau VIII : Dénombrements bactériens relevés à divers endroits du globe.
- Tableau IX : Concentrations de glucose existant à l'état naturel, mesurées dans diverses régions océaniques.
- Tableau X : Mesures de l'activité hétérotrophe issues de divers lieux géographiques.
- Tableau XI : Valeurs des temps de turnover mesurés dans divers lieux géographiques.

INTRODUCTION

INTRODUCTION

L'ensemble de ces recherches est consacré à l'étude hydrobiologique des masses d'eau dans le détroit du Pas-de-Calais. Menées de 1982 à 1986, elles constituent la matière d'une thèse de doctorat.

Dans un premier temps, des transects côte/large en Manche Orientale et Mer du Nord ont confirmé l'individualisation de la masse d'eau côtière vis à vis des eaux du large. Cette masse d'eau littorale dérivant vers la Mer du Nord, présente des caractéristiques qui lui sont propres : eaux dessalées, plus turbides, riches en phytoplancton... Ces phénomènes sont entretenus en Manche Orientale et en Mer du Nord par les apports fluviaux, et participent ainsi à la dispersion des particules, larves planctoniques et polluants. Le littoral Nord/Pas-de-Calais est particulièrement soumis à diverses pollutions (DELVAL, 1984) :

- pollution thermique, due aux rejets des centrales nucléaires qui modifient l'équilibre physico-chimique et agit sur les organismes vivants.

- pollution radioactive

- pollutions minérales et organiques, résultant des rejets urbains et industriels.

- pollution microbienne, qui provient essentiellement des rejets urbains.

L'étude des gradients côte/large nous a permis de visualiser ces deux masses d'eau, qui seraient séparées par une véritable zone frontale, favorisée par le contexte hydrodynamique (étranglement du bassin de la Manche Orientale et accélération des courants) dont l'étude est poursuivie actuellement (thème Frontal - chantier Nord/Pas-de-Calais).

Dans un deuxième temps, nous nous sommes intéressés plus particulièrement à l'étude des chaînes trophiques et à l'évaluation d'un bilan productif : nous avons travaillé sur trois sites, localisés dans le détroit du Pas-de-Calais, choisis selon leur hydrodynamisme, la nature du substrat et leur situation géographique.

Il s'agit en Manche Orientale, du site du Cap Gris-Nez (peuplement des cailloutis), en Mer du Nord, du "banc du Dyck" (communautés des

sables à *Ophelia borealis*) et du site correspondant au peuplement des sables envasés à *Abra alba*.

La charge en matière organique est telle qu'elle induit une séquence alimentaire directe dont il faut apprécier l'importance eu égard aux apports du phytoplancton par production primaire photosynthétique. Il apparaît indispensable de différencier les maillons trophiques, de les quantifier et d'estimer leur production.

Ce travail se présente sous forme de quatre parties dont la première est un chapitre de généralités et de présentation géographique.

Dans un deuxième chapitre, nous avons d'une part, analysé les caractéristiques hydrologiques des masses d'eau qui transitent par le détroit du Pas-de-Calais et établi un bilan physico-chimique de chaque site suivi au cours d'un cycle annuel ; d'autre part, nous avons abordé une étude concernant la matière organique existante sur chacun des sites en tant que maillon trophique. Pour cela, nous avons différencié la fraction particulaire de la fraction dissoute. Puis, vient une troisième partie consacrée à deux maillons trophiques essentiels en terme de carbone, le maillon phytoplanctonique étudié par le biais de mesures de biomasses, de production et de productivité primaires photosynthétiques, et le maillon bactérien analysé par l'intermédiaire de la biomasse et de mesures d'activité bactérienne. Ceci, étant réalisé sur chacun des sites suivis en Manche Orientale et Mer du Nord. L'ensemble de ces travaux sont discutés dans le chapitre IV. Parallèlement à ces études effectuées dans la colonne d'eau, nous avons abordé un aspect encore méconnu représenté par les "interactions pelagos-benthos", soit les sources alimentaires disponibles aux populations benthiques. Pour cela, nous avons effectué des prélèvements à l'interface eau-sédiment en scaphandre autonome et analysé les divers compartiments trophiques déjà cités.

CHAPITRE I

SITUATION GEOGRAPHIQUE

CHAPITRE I : SITUATION GEOGRAPHIQUE

1. PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE

1.1. Géographie

L'ensemble de cette étude a été réalisé dans le détroit du Pas-de-Calais. Celui-ci est un goulet d'étranglement, entre la Grande-Bretagne et la France, par où s'effectuent des échanges entre Manche et Mer du Nord. Dans sa partie septentrionale, les activités portuaires ont induit le développement d'agglomérations et d'industries importantes : à Calais, Dunkerque, dans les estuaires de la Tamise et de l'Escaut ; par contre, la partie méridionale est orientée vers l'exploitation agricole (hormis les industries annexées du port de Boulogne-sur-mer).

1.2. Climatologie

La région côtière Nord/Pas-de-Calais bénéficie d'un climat océanique tempéré. De manière générale, la température de l'air varie de façon sinusoïdale, avec un maximum proche de 20°C au mois de juillet, le minimum étant souvent en dessous de zéro pendant la période hivernale. L'étude des précipitations présente un intérêt quant aux interprétations des variations éventuelles de la salinité et des apports telluriques.

Nous retraçons rapidement ci-dessous l'évolution climatique par saison observée entre l'automne 1982 et le printemps 1986 :

(L'ensemble de ces données ont été fournies par la station météorologique de Boulogne-sur-mer.)

- L'automne 1982 fut particulièrement doux et pluvieux.

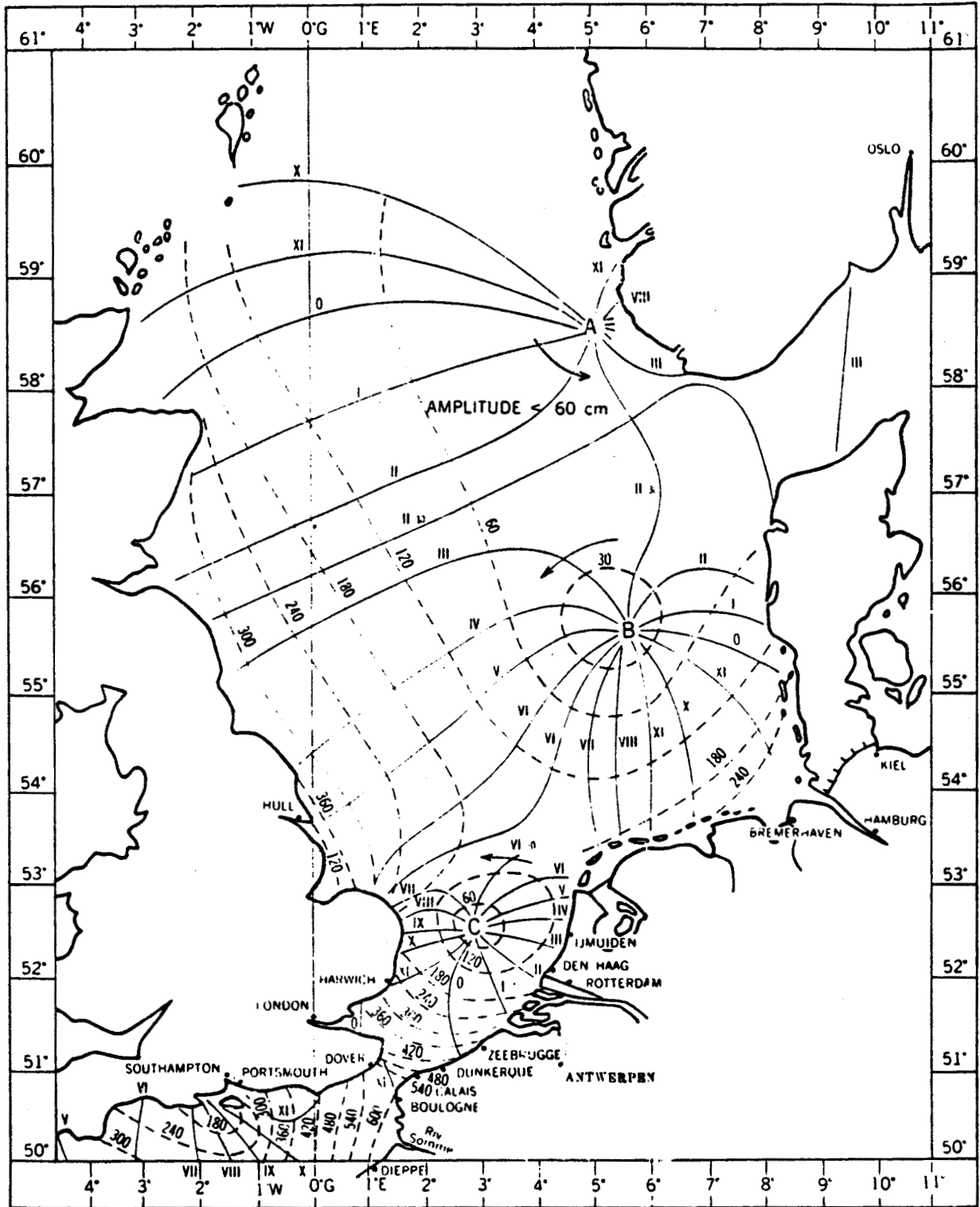
- Durant l'hiver 1982-83, tout comme pendant l'automne, les températures relevées furent douces puisqu'il n'y a eu aucune valeur négative. Les précipitations n'ont pas été excédentaires.

- Le printemps 1983 : les précipitations ont été importantes mais les températures normales pour la saison.

- L'automne 1983 fut particulièrement sec (déficit de 30%).

- Le printemps 1984 fut froid et pluvieux (mars et mai) ; la pluviosité a été excédentaire de 100% par rapport à la normale (mai).

Système amphidromique trinodal (A, B, C) de la composante lunaire principale : M_2 .



----- Lieu de pleines mers simultanées, en temps lunaire.
————— Lieu d'égale amplitude exprimée en centimètres.

Figure 1 : Marées de la Mer du Nord (In CODDE et DE KEYSER, 1967).

Seul le mois d'avril fut sec.

- L'été 1984 a débuté, en juin, avec des températures basses qui ont augmenté progressivement (le mois d'août a été chaud). Dans l'ensemble, il fut déficitaire en eau (40% en juin et août).

- L'automne 1984 fut frais et pluvieux, hormis le mois de novembre.

- L'hiver 1984-85 a débuté avec des températures assez douces (décembre) suivies d'une période froide et sèche (déficit de 60%).

- Le printemps 1985 s'est caractérisé par des températures normales sauf le mois de mars qui a été froid, et par une pluviosité excédentaire (75% en mars).

- L'été 1985 fut doux et même chaud au mois de juillet ; seul le mois d'août fut très pluvieux.

- L'automne 1985 s'est caractérisé par une douceur thermique et une pluviosité déficitaire.

- L'hiver 1985-86 : les mois de décembre et janvier furent doux et légèrement excédentaires en eau, par contre, le mois de février fut très froid et très sec.

- Le printemps 1986 fut froid et pluvieux, sauf au mois de mai où les températures relevées étaient normales et la pluviosité déficitaire (45%). Le mois de juin a été chaud et sec (déficit de 50%).

1.3. Hydrographie

Les données hydrographiques proviennent de l'"Annuaire des marées" et des "Courants de marée dans la Manche et sur les Côtes françaises de l'Atlantique" (Service hydrographique de la marine, 1968 - 1982 - 1983).

1.3.1. Les marées

La Mer du Nord est trop exigüe pour que l'attraction luni-solaire y exerce une influence marquante. La marée observée s'explique par l'action d'ondes dérivées provenant de l'Atlantique (Fig. 1) ; elle présente un caractère trinodal. On observe, dans le Pas-de-Calais, un accroissement sensible des amplitudes provenant d'un phénomène d'interférences (CODDE et DE KEYSER, 1967). En effet, il s'agit d'une superposition d'une onde progressive incidente, originaire de l'Atlantique, et d'une onde réfléchie par la côte picarde. Il existe aussi, une onde progressive, de moindre importance, provenant de la Mer du Nord se dirigeant vers

l'ouest.

L'onde de marée est de type semi-diurne, dissymétrique : le montant est, d'environ deux heures, plus court que le perdant. Les caractéristiques du marnage sont les suivantes :

	Côte	Vive-eau moyenne (coefficient 95)	Moyenne (coefficient 70)	Morte-eau moyenne (coefficient 45)
Boulogne-sur-mer	PM	8,70 m	7,90 m	7,10 m
	BM	1,20 m	1,90 m	2,70 m
Dunkerque	PM	5,80 m	5,30 m	4,80 m
	BM	0,50 m	0,95 m	1,40 m

1.3.2. Les courants dans le détroit du Pas-de-Calais

Cette zone est soumise à de violents courants de marée qui contribuent à entretenir un brassage de ses eaux, accentué par la fréquence des tempêtes et par la turbulence engendrée par une bathymétrie accidentée (BOURGAIN, 1986).

- Les courants de marée

Les courants de marée sont liés au déplacement de l'onde de marée. Ils sont alternatifs et parallèles à la côte. Le courant de flot, qui prend corps de la mi-marée montante à la mi-marée descendante, porte à l'est-nord-est, tandis que le courant de jusant se dirige à l'ouest-sud-ouest. Leur force varie avec l'amplitude de la marée.

- Les courants de dérive

Du fait que les courants de marée ne sont pas parfaitement alternatifs, il en résulte un courant résiduel portant au nord-est, à raison de 2,7 milles par jour, (SHOM, 1968). Il existe aussi des courants de dérive dus aux vents et des courants de pente dus aux surélévations du niveau près des côtes.

1.3.3. Les apports telluriques

Le site de Gravelines est caractérisé par un certain nombre d'apports continentaux dont il ne faut pas négliger l'existence : les eaux de ruissellement, les résurgences de la nappe phréatique et l'Aa. Ce

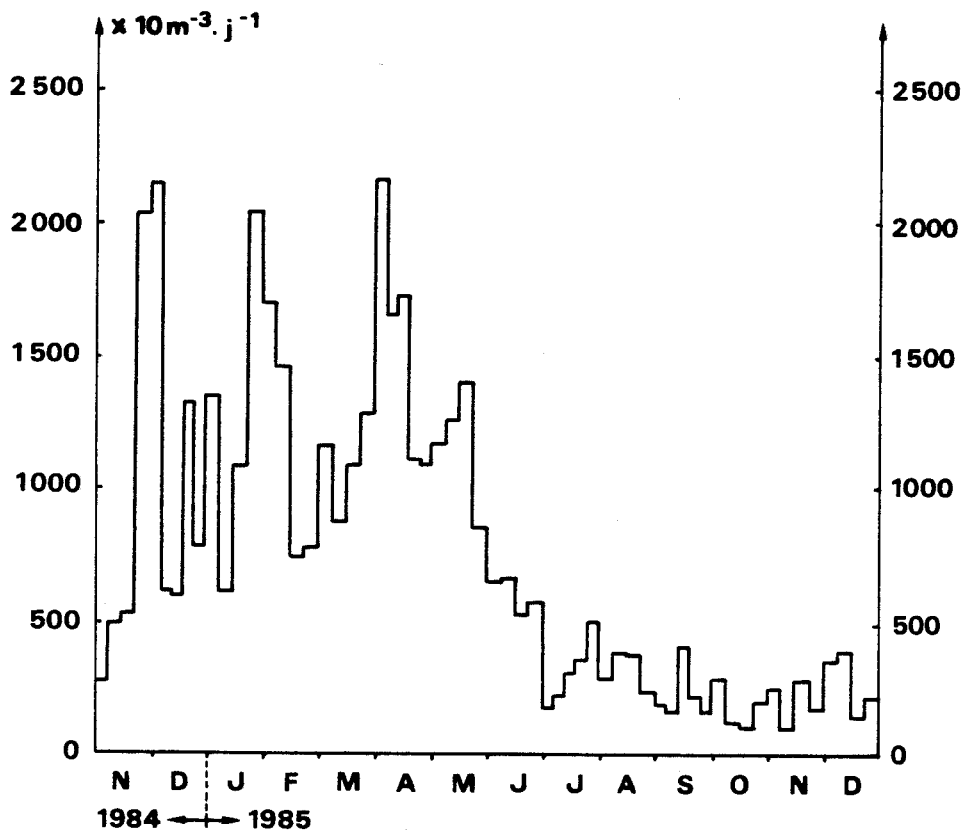


Figure 2 : Débits approximatifs de l'Aa.

dernier est un fleuve côtier qui draine les eaux d'une partie de l'arrière pays et débouche à Grand-Fort-Philippe. Son débit, irrégulier, retrace l'évolution climatologique de la région. Nous avons représenté sur la figure 2 les débits approximatifs des rejets de l'Aa (en fonction du nombre de vannes ouvertes à l'écluse de Gravelines - données fournies par le Service Maritime Nord du Port de Gravelines). On s'aperçoit que les débits de l'Aa sont élevés en période hivernale (1984 - 1985) et printanière.

Au fond de la rade du port de Dunkerque Est, se déverse le canal exutoire des wateringues. Ce sont des eaux usées et des eaux de drainage. Les apports provenant de Calais peuvent aussi intervenir, mais, l'Aa reste sur le site étudié, un apport important. Quant au large du Cap Gris-Nez, les apports terrestres sont restreints.

1.3.4. La bathymétrie et la nature des fonds marins

La bathymétrie du détroit du Pas-de-Calais met en évidence la présence de hauts fonds parallèles à la côte : ce sont des bancs sableux immergés et permanents. Ce relief semble avoir été façonné par les courants de marées : les bancs sont effilés et orientés de façon à former un équilibre dynamique dans l'axe des courants orientés parallèlement aux côtes.

a. Le Cap Gris-Nez

Le profil bathymétrique est particulièrement accidenté en zone côtière avec la présence de ridens rocheux. Vers le large on trouve une zone de cailloutis qui s'étend jusqu'au banc sableux du Colbart. Le sédiment type est constitué de plus de 80% (fréquence pondérale) de cailloux. Sur la zone étudiée, la granulométrie montre la présence de gros cailloutis (70% pondéraux), entre lesquels existe une faible part de graviers (< 20% pondéraux) et de sable (\leq 10% pondéraux). Il n'y a aucune trace de pélites (DAVOULT, 1986).

b. Le site de Gravelines

Au large de Gravelines, un certain nombre de bancs sableux se succèdent : le "haut-fond de Gravelines", le "Dyck occidental", l'"Out Ruytingen".

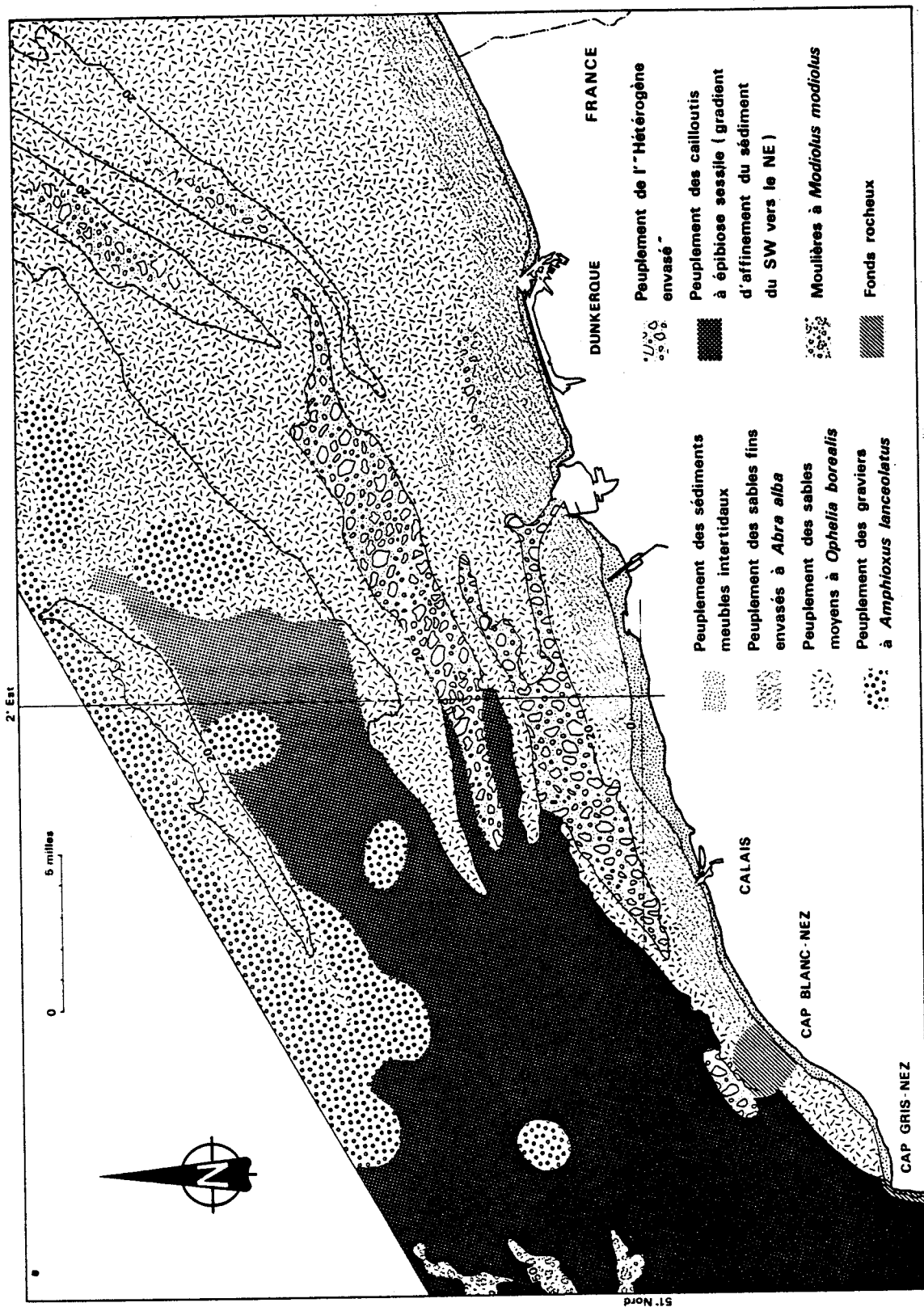


Figure 3 : Distribution des communautés benthiques de la partie française de la Mer du Nord (d'après PRYGIEL et coll., 1988).

Nous nous intéresserons plus précisément à deux sites :

- les vases à *Abra alba*

- le Dyck

Le premier site se situe dans une zone côtière (1 mille) dépassant rarement l'isobathe - 10 mètres. Le sédiment est constitué en majeure partie de sable fin : 94% pondéraux en moyenne des particules ont une taille comprise entre 0,1 et 0,5 mm. La fraction fine (inférieure à 0,1 mm) est néanmoins abondante : 50% pondéraux en moyenne avec un taux de pélites (inférieures à 50 μm) pouvant atteindre 9,7% (DEWARUMEZ et coll., 1986).

Le second site (banc du Dyck) se situe plus au large (environ 4,5 milles du littoral). Le creux du banc se trouve à environ - 25 mètres, le sommet avoisine l'isobathe - 6 mètres. Le sédiment qui le caractérise est dépourvu de vase [0,08% pondéraux en moyenne de pélites (< 50 μm), de graviers et de sable moyen]. Il correspond à un sable fin propre très bien classé (la médiane se situe entre 220 et 250 μm) (PRYGIEL, 1987).

Les différents faciès sédimentaires sont représentés sur la cartographie ci-jointe (Fig. 3).

2. LOCALISATION ET CALENDRIER DES CAMPAGNES

2.1. Localisation des stations de prélèvements

La région étudiée comporte deux sites : une zone d'étude en Manche, au large du Cap Gris-Nez et une zone sur la façade Mer du Nord, au large de Gravelines (à proximité de Dunkerque).

Ces deux sites sont positionnés de part et d'autre du Pas-de-Calais de façon à être soumis au flux Manche/Mer du Nord et aux "injections" de matériel détritique et organique dans le milieu marin par l'intermédiaire des apports d'eau fluviale.

La stratégie d'échantillonnage a été modifiée tout au long de ces travaux. Nous retraçons ci-dessous l'évolution chronologique de cette étude :

A) Des campagnes hydrologiques mensuelles, ont été réalisées du mois de septembre 1982 au mois de mai 1983 sur le site de Gravelines (radiale

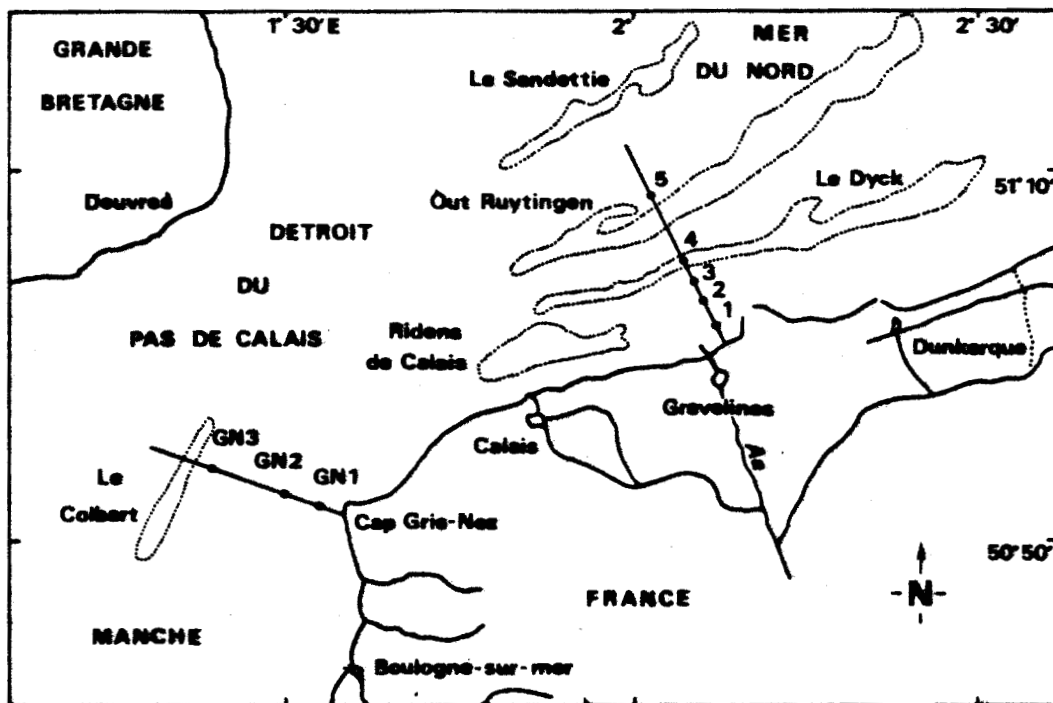


Figure 4 : Localisation des stations de prélèvements (A).

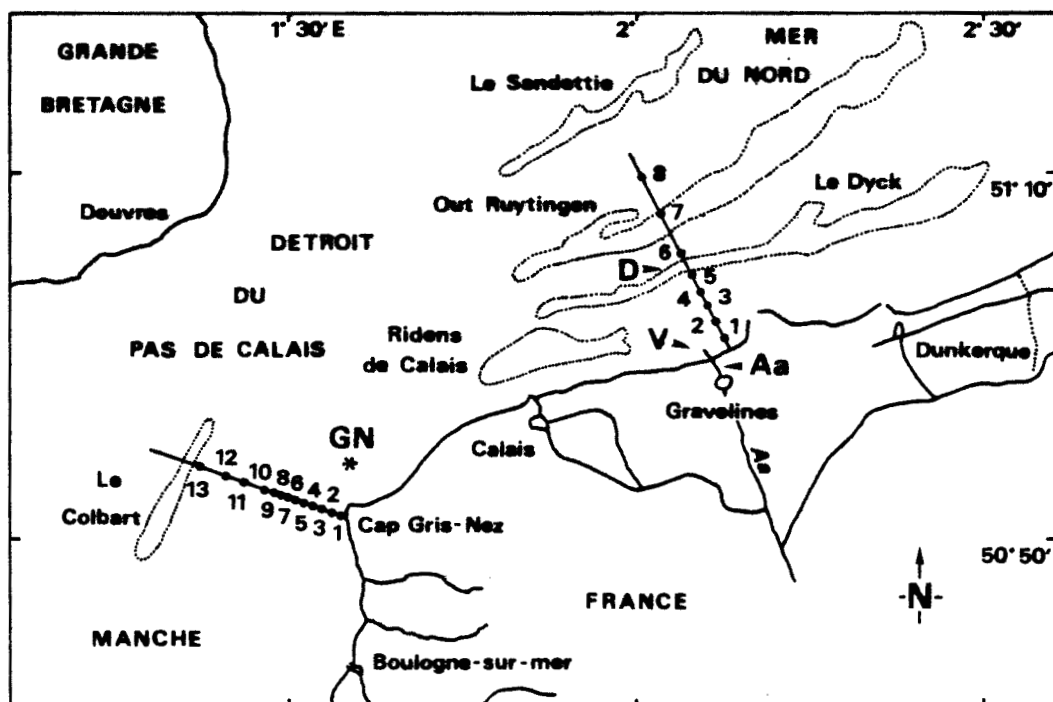


Figure 5 : Localisation des stations de prélèvements (B et C).

comportant 5 stations) et quelques unes seulement au large du Cap Gris-Nez par comparaison (radiale de 3 stations) (QUISTHOUDT, 1985) (Fig. 4).

B) Les résultats obtenus nous ont permis de différencier une bande d'eau côtière d'une masse d'eau du large. Afin de compléter et d'approfondir ces résultats, nous avons effectué des campagnes mensuelles de novembre 1983 à juin 1984 au large du Cap Gris-Nez et de novembre 1983 à octobre 1984 sur le site de Gravelines. Les stations sont établies sur une radiale perpendiculaire à la côte mais celle-ci est plus étendue (le nombre et le positionnement des stations a été parfois modifié suivant la campagne considérée), (fig. 5).

C) L'ensemble des travaux nous a permis de définir les particularités hydrologiques des sites étudiés. Dans un deuxième temps nous sommes intéressés, plus précisément, à l'étude des différents compartiments de la chaîne trophique, par le biais de la production primaire phytoplanctonique et l'activité bactérienne de la colonne d'eau et, notamment à l'interface eau-sédiment. Pour cela, nous avons choisi quatre sites, dont la structure hydrologique avait été précisée et qui se différencient par leur situation géographique, leur hydrodynamisme, leurs caractéristiques benthiques et sédimentologiques propres :

- un point fixe au nord du Cap Gris-Nez (suivi du mois de février 1985 au mois de mars 1986),

- un point fixe sur le Banc du Dyck (suivi de novembre 1984 à décembre 1985),

- un point fixe situé dans la zone des vases à *Abra alba* (suivi de novembre 1984 à décembre 1985) (Fig. 5),

- une station dans l'Aa (suivi de novembre 1984 à décembre 1985).

D) Ces travaux ont été complétés par des prélèvements effectués en plongée sous-marine, à l'interface eau-sédiment sur le site des vases à *Abra alba* (avril, mai, juin 1986).

E) L'étude hydrobiologique a été étendue afin d'avoir une vision du transit des eaux à travers le détroit du Pas-de-Calais, à une radiale

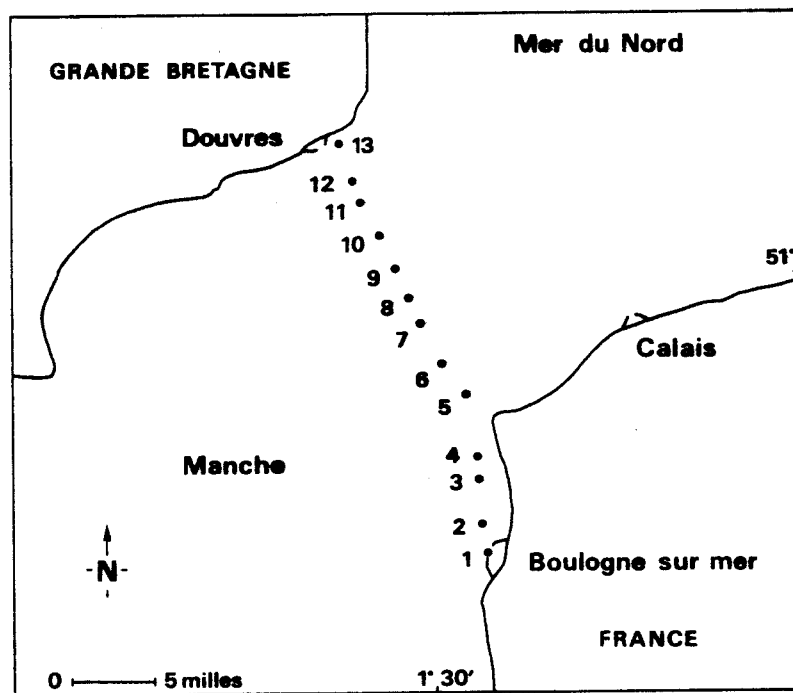


Figure 6 : Localisation des stations de prélèvements entre Boulogne et Douvres (E).

réalisée entre Boulogne-sur-mer et Douvres, le 15 octobre 1985. Cette radiale comportait 13 stations de prélèvements (Fig. 6), réparties selon une direction nord-sud. Les cinq premières stations longent la côte française, la 5ème se trouvant au niveau du Cap Gris-Nez, la suite de la radiale traverse le détroit jusqu'à Douvres.

L'ensemble des coordonnées géographiques figurent dans les tableaux ci-après :

A)

	Stations	Profondeurs	Coordonnées géographiques
Gris-Nez	GN 1	17,0 m	50°N 51' 8" - 1°E 34'
	GN 2	28,0 m	50°N 52' 3" - 1°E 32'
	GN 3	43,0 m	50°N 54' 3" - 1°E 25'
Gravelines	1	4,0 m	51°N 01' 2" - 2°E 07' 3"
	2	9,0 m	51°N 02' 3" - 2°E 06' 1"
	3	12,0 m	51°N 03' 8" - 2°E 04' 6"
	4	20,0 m	51°N 04' 8" - 2°E 03' 4"
	5	11,0 m	51°N 07' 2" - 2°E 00' 1"

B)

	Stations	Profondeurs	Coordonnées géographiques
Gris-Nez	1	12,0 m	50°N 51' 3" - 1°E 34' 0"
	3	13,0 m	50°N 51' 4" - 1°E 33' 6"
	5	22,0 m	50°N 52' 1" - 1°E 32' 4"
	7	30,0 m	50°N 52' 3" - 1°E 31' 2"
	9	30,0 m	50°N 52' 6" - 1°E 30' 6"
	11	43,0 m	50°N 53' 5" - 1°E 27' 4"
	12	54,0 m	50°N 54' 4" - 1°E 24' 5"
Gravelines	1	4,0 m	51°N 01' 9" - 2°E 06' 8"
	2	5,0 m	51°N 02' 4" - 2°E 06' 2"
	3	10,0 m	51°N 02' 8" - 2°E 05' 8"
	4	20,0 m	51°N 03' 3" - 2°E 05' 4"
	5	10,0 m	51°N 04' 0" - 2°E 05' 0"
	6	20,0 m	51°N 05' 0" - 2°E 03' 4"
	7	20,0 m	51°N 07' 6" - 2°E 00' 2"
	8	30,0 m	51°N 10' 5" - 1°E 56' 8"

C)

	Stations	Profondeurs	Coordonnées géographiques
Gris-Nez	GN	23,0 m	50°N 56' 7" - 1°E 34' 0"
Dyck	D	7,0 m	51°N 05' 0" - 2°E 03' 4"
Vases à <i>Abra alba</i>	V	6,0 m	51°N 01' 5" - 2°E 04' 0"
	Aa	-	

E)

	Stations	Profondeurs	Coordonnées géographiques
Boulogne ↓ Douvres	1	17,0 m	50°N 45' 4" - 1°E 33' 0"
	2	18,0 m	50°N 47' 3" - 1°E 33' 2"
	3	18,0 m	50°N 49' 2" - 1°E 32' 9"
	4	25,0 m	50°N 51' 3" - 1°E 32' 8"
	5	32,0 m	50°N 53' 7" - 1°E 32' 8"
	6	48,0 m	50°N 55' 5" - 1°E 30' 0"
	7	57,0 m	50°N 57' 4" - 1°E 20' 1"
	8	62,0 m	50°N 58' 2" - 1°E 28' 1"
	9	35,0 m	50°N 59' 7" - 1°E 26' 8"
	10	36,0 m	51°N 02' 2" - 1°E 25' 7"
	11	34,0 m	51°N 04' 2" - 1°E 24' 8"
	12	28,5 m	51°N 05' 0" - 1°E 23' 6"
13	10,0 m	51°N 07' 5" - 1°E 22' 4"	

Les expériences de mise au point du potentiel hétérotrope ont été réalisées avec des échantillons d'eau provenant de la rade du port de Boulogne-sur-mer (passerelle RoRo).

2.2. Calendrier des campagnes

Le calendrier des campagnes figure ci-dessous suivant l'ordre chronologique décrit précédemment.

A)

	Dates	Stations échantillonnées	Coefficient de marée	Etat de la mer
Gris-Nez	28.10.82	GN1 - GN3	46	Belle
	5.03.83	GN1 - GN2	65	Agitée
	31.03.83	GN1 - GN2	103	Agitée
Gravelines	17.09.82	1-2-3-4	97	Belle
	19.10.82	1-2-3-4	94	Agitée
	20.10.82	1-2-3-4	94	Agitée
	12.12.82	1-2-3-4-5	99	Calme
	2.03.83	1-2-3-4-5	105	Belle
	16.03.83	1-2-3-4-5	93	Belle
	29.03.83	1-2-3-4-5	107	Peu agitée
	15.04.83	1-2-3-4-5	97	Belle
4.05.83	1-2-3-4-5	39	Calme	

B)

	Dates	Stations échantillonnées	Coefficient de marée	Etat de la Mer
Gris-Nez	24.11.83	3-7-12	80	Peu agitée à agitée
	13.03.84	1-3-5	40	Belle à peu agitée
	10.04.84	1-3-5-7-9-11-12	39	Belle
	20.06.84	3-7	43	Calme
Gravelines	8.11.83	1-2-3-4-5-6-7-8	83	Belle
	20.03.84	1-2-3-4-5-6-7	110	Belle à peu agitée
	20.04.84	1-2-3-4-5-6-7-8	75	Belle
	4.05.84	1-3-5-6-8	82	Calme
	4.06.84	1-6-8	69	Belle
	4.07.84	6-8	75	Belle
	29.08.84	1-6	111	Peu agitée
	3.10.84	1-6	33	Peu agitée

C)

	Dates	Stations échantillonnées	Coefficient de marée	Etat de la mer
Gris-Nez	5.02.85	Point fixe	81	Belle
	7.03.85	" "	101	Belle
	* 14.04.85	" "	37	Agitée
	18.06.85	" "	72	Belle
	8.07.85	" "	61	Belle
	27.09.85	" "	76	Belle
	22.10.85	" "	51	Peu agitée
	7.03.86	" "		Belle
Dyck	15.11.84	" "	49	Belle
	12.12.84	" "	73	Belle
	18.04.85	" "	75	Calme
	22.05.85	" "	75	Belle
	26.06.85	" "	60	Peu agitée
	23.07.85	" "	78	Belle
	25.09.85	" "	53	Calme
	18.10.85	" "	87	Belle
10.12.85	" "	85	Belle	
Vases à <i>Abra alba</i> et Aa	16.11.84	" "	44	Peu agitée
	13.12.84	" "	67	Belle
	13.03.85	" "	61	Belle
	18.04.85	" "	75	Calme
	23.05.85	" "	71	Belle
	26.06.85	" "	60	Peu agitée
	24.07.85	" "	72	Belle
	10.09.85	" "	31	Belle
18.10.85	" "	87	Belle	
10.12.85	" "	85	Belle	

* Campagne effectuée à bord du N.O Pluteus II.

D)

	Dates	Prélèvements effectués en scaphandre autonome niveaux	Coefficient de marée	Etat de la mer
Vases à <i>Abra alba</i>	29.04.86	Surface-fond-interface eau sédiment	70	Belle
	14.05.86	"	53	Belle
	17.06.86	"	58	Calme

E)

La radiale Trans-Manche entre Boulogne-sur-mer et Douvres a été réalisée le 15.10.85.

CHAPITRE II
METHODOLOGIE

CHAPITRE II : METHODOLOGIE

A - PHYSICOCHEMIE

Les campagnes ont été effectuées à bord du N/O "SEPIA II". Les prélèvements d'eau sont réalisés à l'aide de bouteilles de type NISKIN d'une capacité de 8 litres. Nous avons échantillonné systématiquement la subsurface et le fond sauf cas exceptionnels où des niveaux intermédiaires se sont révélés nécessaires.

Les prélèvements dans l'Aa ont été effectués au seau à partir d'un pont. Les trois dernières campagnes sur le site des vases à *Abra alba* (avril 86, mai 86, juin 86) ont fait l'objet d'une méthodologie particulière : afin de nous rapprocher le plus possible du fond nous avons effectué des prélèvements à l'interface eau-sédiment en plongée sous-marine. La bouteille NISKIN est déposée horizontalement sur une brique plate reposant sur le fond, déclenchée par le plongeur.

1. La température

Les bouteilles sont équipées d'un thermomètre à renversement protégé (Richter et Wiese). Après avoir respecté le temps de stabilisation (environ 10 mn), les bouteilles sont remontées à bord et les températures sont relevées sur le thermomètre principal et le thermomètre auxiliaire dont les précisions respectives sont du $1/100^{\text{e}}$ et du $1/10^{\text{e}}$ de degré. Les valeurs lues sont corrigées suivant les abaques correspondant au thermomètre.

Parallèlement, un profil vertical est réalisé à chaque station à l'aide d'une sonde à lecture digitale (Lauda - précision $\pm 0,01^{\circ}$ C).

2. La salinité

Les échantillons destinés au dosage de la salinité sont conservés dans des canettes en verre de 250 ml, hermétiquement bouchées, à l'obscurité et à 4° C. La mesure est réalisée à l'aide d'un salinomètre (Beckman-modèle R5 7C) dont la précision est de l'ordre du dix millième de g.l^{-1} .

3. La turbidité

La transparence de l'eau est appréciée par le disque de Secchi (précision \pm 25 cm). La turbidité est mesurée par néphélométrie (turbidimètre - modèle DRT 1000) au laboratoire et s'exprime en NTU. Elle varie en fonction de la quantité et de la nature des particules en suspension dans l'eau de mer.

4. Les matières en suspension (MES)

L'estimation des teneurs en MES nécessite une filtration sous vide contrôlé. Nous avons utilisé des filtres en fibre de verre (Whatman GF/C) préalablement pesés et soumis à un traitement particulier (voir chapitre II.B.1). Un volume V est filtré puis le filtre est séché à 45°C et pesé (balance Sartorius - modèle 2474). Le taux de MES s'exprime en mg.l^{-1} .

5. Les pigments chlorophylliens

Afin d'évaluer la quantité de pigments (chlorophylle α et phéopigments) nous filtrons un litre d'eau de mer (en règle générale) sur filtre Whatman GF/C (fibre de verre). La filtration a lieu à bord sous pression d'air comprimé, contrôlée et limitée par l'intermédiaire d'un manodétendeur (système conçu par A. RICHARD et réalisé à la S.M.W.). L'addition préalable d'une suspension de MgCO_3 permet d'éviter l'acidification de l'extrait et de retarder la dégradation en phéophytine. Les filtres sont conservés à l'obscurité et congelés jusqu'à analyse.

La biomasse phytoplanctonique est déterminée après extraction à l'acétone et dosage spectrophotométrique ; le taux de chlorophylle α est calculé à partir de l'équation établie par RICHARDS et THOMPSON (1952), les phéopigments sont évalués en appliquant la méthode de LORENZEN (1967).

6. Les sels nutritifs

Les échantillons servant à doser les sels nutritifs dissous sont filtrés immédiatement après le prélèvement sur membranes Gelman (GA 6 - 0,45 μm) et conservés au congélateur dans des flacons de polyéthylène de 60 ml à double bouchage (DEGROS, 1984).

L'analyse a lieu sur Autoanalyser II Technicon. Les réactions

colorimétriques sont celles utilisées par les dosages manuels, adaptées par TREGUER et LE CORRE (1974) :

- la détermination des nitrites dans l'eau de mer s'effectue selon la méthode mise au point par BENDSCHNEIDER ET ROBINSON (1952) (précision $\approx 0,08 \mu\text{atg/l}$)

- le dosage des nitrates nécessite une réduction des ions NO_3^- en ions NO_2^- (précision $\approx 0,02 \mu\text{atg/l}$) [GROSSHOFF (1964) WOOD, ARMSTRONG et RICHARDS (1967) STRICKLAND et PARSONS (1968)].

- les ions PO_4^{3-} sont mesurés selon la méthode de MURPHY et RILEY (1962) (précision $\approx 0,01 \mu\text{atg/l}$).

- la méthode décrite par MULLIN et RILEY (1955) a été appliquée pour le dosage des silicates (précision $\approx 0,1 \mu\text{atg/l}$).

- l'ammoniac dissous est mesuré en spectrophotométrie (Beckman modèle 24) selon la méthode de KOROLEFF (1970) (précision $\approx 0,12 \mu\text{atg/l}$).

B - LA FRACTION ORGANIQUE PARTICULAIRE ET DISSOUE

1. La fraction particulaire

1.1. Principe

Nous nous sommes intéressés au carbone et à l'azote particulaire, éléments présents dans les cellules phytoplanctoniques. Leur dosage permet d'estimer une biomasse du fait de la faible variation de leurs taux respectifs d'une espèce à l'autre (par rapport au poids sec). L'analyse est réalisée par oxydation et chromatographie en phase gazeuse : la combustion de l'échantillon est facilitée par la présence d'oxygène pur, la chromatographie permet la séparation de l'azote (N_2) et du carbone (CO_2) ; l'hélium est le gaz vecteur.

1.2. Historique

Depuis 1960, la microanalyse élémentaire n'a cessé d'évoluer. Les premiers essais, réalisés par PREGL, concernaient le carbone et l'hydrogène. En 1950, BELCHER et INGRAM mettent au point une technique de combustion qui sera perfectionnée onze ans plus tard avec l'utilisation de l'oxygène pur. Les mesures de conductivité thermique des produits finaux ainsi que les techniques de séparation par chromatographie en phase gazeuse sont utilisées. Mais l'oxygène en tant que gaz vecteur,

modifie la phase stationnaire, ce qui n'est pas compatible avec le mode de séparation utilisé. En 1962, la combustion DUMAS permet l'analyse de l'azote, les produits finaux apparaissent ainsi : $N_2 - CO_2 - C_2H_2$. Les premiers appareils sont commercialisés en 1963 : l'échantillon est brûlé au contact d'hélium enrichi à 3 % d'oxygène tandis que les produits de combustion sont séparés par adsorption. On utilise le gel de silicate pour l'eau tandis que la forme CO_2 est libérée par adsorption alcaline. Pour améliorer les résultats, le mélange gazeux est introduit dans un four d'oxydation, de réduction, puis dans la colonne de chromatographie : 3 pics sont enregistrés : $N_2 - CO_2 - H_2O$.

Nous avons utilisé ce dispositif : Analyseur Carlo Erba [(modèle 1106), automatisation de l'injection de l'échantillon - intégrateur Delsi)].

1.3. Méthode d'analyse

Une préparation minutieuse des filtres s'impose lorsque l'on veut travailler sur la fraction carbonée et azotée du phytoplancton.

Nous avons utilisé des filtres en fibre de verre de type Whatman CF/C (diamètre 47 mm, 0,45 μm). Chaque filtre est déposé dans une coupelle de papier aluminium avant de subir un passage au four à 300° C durant 3 heures, afin de détruire toute particule d'origine organique (selon MAESTRINI et coll.). Ils seront prépesés (balance Sartorius mod. 2474) et stockés en boîte de Pétri.

La filtration des échantillons s'effectue dès le retour au laboratoire avec un maximum de précautions. Les filtres sont séchés en étuve à 45° C et subissent une succession de pesées. Une partie du filtre est broyée et analysée ce qui aboutira à des valeurs de concentrations en carbone total particulaire (CTP) et azote total particulaire (NTP) ; l'autre partie est décarbonatée 30 minutes sous vapeurs d'acide chlorhydrique concentré pour obtenir des concentrations en carbone organique particulaire (COP) et azote organique particulaire (NOP). Une série de blancs et d'étalons (acétalinide) précède l'analyse des échantillons.

2. La fraction dissoute

Dans cette étude, nous ne considérerons dans la fraction organique

dissoute que la part du carbone organique dissous (COD).

Les prélèvements sont conservés dans des flacons de polyéthylène de 60 ml congelés immédiatement à bord du navire.

Le COD est dosé avec un analyseur Dohrman DC.80.

2.1. Principe

Le but est de transformer le carbone issu de la matière organique sous une forme titrable et de doser le composé formé. L'appareil travaille sous oxydation UV à basse température, dans un milieu fortement oxydant ; le bioxyde de carbone ainsi formé est détecté par infrarouge.

Le réactif (solution de persulfate de potassium, chlorure mercurique et nitrate de mercure monohydraté, acidifiée à l'acide nitrique) est amené en continu dans le réacteur UV. L'échantillon (préalablement traité) est introduit à l'aide d'une seringue (40 µl) dans le flux continu de réactif. Le mélange, réactif-échantillon, traverse le réacteur UV dans lequel la matière organique est décomposée rapidement. Le bioxyde de carbone est entraîné par le gaz porteur (oxygène pur) vers le détecteur infrarouge. Un microprocesseur, assurant la gestion de l'analyse, permet un affichage numérique et une impression des résultats en terme de concentration (ppm - précision ± 2 %).

2.2. Analyse

Dans un premier temps, il a fallu mettre au point une méthode d'analyse utilisable avec ce type d'appareil, pour nos échantillons d'eau de mer où la présence des chlorures pose souvent un problème.

Pendant que les échantillons sont décongelés rapidement, l'analyseur est calibré avec une solution étalon de phtalate de potassium acidifié à l'acide nitrique contenant 2000 ppm de carbone.

De nombreuses méthodes pour doser le carbone organique dissous dans l'eau ont été décrites (CRIPS et JENKINS, 1964 ; ARMSTRONG et coll., 1966 ; MENZEL et VACCARO, 1967 ; EHRHARDT, 1969 ; COLLINS et WILLIAMS, 1977 ; GERSHEY et coll., 1979 ; WANGERSKY, 1981, etc...).

L'étude bibliographique préalable, nous a conduit à effectuer un certain nombre de choix :

a) La filtration

Afin de ne pas être gêné par la fraction particulaire les échantillons sont préalablement filtrés : nous avons choisi des filtres Millipore (GSWP) de porosité $0,2 \mu\text{m}$ et utilisé un collecteur d'échantillons Millipore 1225.

b) L'acidification

Ici deux questions se posent : le choix de l'acide d'une part et d'autre part, le choix du pH.

Dans la littérature, on trouve principalement l'utilisation de l'acide chlorhydrique, de l'acide phosphorique ou de l'acide nitrique. Nous avons testé ces trois types d'acide suivant une échelle de pH de 8,5 à 2,0. En fait, selon le choix de l'acide, les réponses sont assez différentes ; en règle générale les résultats de COD obtenus avec l'acide nitrique tendent à être supérieurs à ceux obtenus avec l'acide chlorhydrique ou l'acide phosphorique. Nous ne présenterons ici que les résultats obtenus avec l'acide nitrique puisque c'est ce type d'acide qui est utilisé pour l'élaboration des solutions nécessaires à l'analyse préconisée par le constructeur.

Pour ce qui est du pH, de nombreux auteurs conseillent de travailler à pH inférieur à 4 (EHRHARDT, 1969 ; SHARP, 1973 ; COLLINS et WILLIAMS, 1977). Nous avons réalisé une gamme de pH particulièrement resserrée de 4 à 2. On s'aperçoit que pour un pH variant entre 2,15 et 2,00, les résultats sont stables et reproductibles aussi, avons nous travaillé dans cette gamme de pH acide.

c) Le bullage

Une fois les échantillons acidifiés, le constructeur préconise un bullage sous oxygène pur. Nous avons fixé un temps équivalent à 3 minutes.

d) Reproductibilité des mesures

Afin de contrôler la reproductibilité des mesures, chaque échantillon est analysé trois fois. (Nous avons testé préalablement la reproductibilité de l'appareil.)

e) Le temps de conservation des échantillons

Nous avons déjà précisé que les échantillons sont congelés immédiatement après le prélèvement. Il a fallu mettre la méthodologie au point et régler les problèmes techniques posés par la mise en route de l'analyseur ce qui nous a pris un certain temps. Si bien qu'il s'est écoulé un an entre le passage des campagnes "Gris-Nez" et celles concernant la Mer du Nord (Dyck, vases à *Abra alba* et Aa). Or, on s'est aperçu que des échantillons stockés une année au congélateur présentent des résultats réduits de moitié, ce qui montrerait une mauvaise conservation des échantillons à - 20°C et occasionnerait une perte en C.O.D. qui peut atteindre 50%. Aussi, il nous est impossible de comparer les résultats obtenus en Manche Orientale avec ceux de la Mer du Nord.

Exemple : échantillons analysés :

Après 2 mois de conservation		1 an après
Echantillon 1	14,22 ppm	7,15 ppm
Echantillon 2	20,94 ppm	10,30 ppm
Echantillon 3	15,15 ppm	7,07 ppm

C - LA PRODUCTION PRIMAIRE PHYTOPLANCTONIQUE

La production primaire est la quantité de matière organique élaborée par les organismes autotrophes. Le principal processus de la production primaire pélagique est celui de la photosynthèse, illustré par l'équation suivante :



Cet aspect dynamique s'exprime en quantité de matière organique produite par unité de temps. Nous avons choisi une méthode directe de mesure : la méthode du carbone 14 (STEEMAN-NIELSEN, 1952). Chaque échantillon (2 flacons clairs et 1 flacon noir - flacons de 125 ml) est inoculé avec une solution de bicarbonate de sodium marqué (activité totale : 4 µCi, source CEA). Le carbone 14 est, sensiblement, assimilé comme le carbone ordinaire et sera incorporé dans les molécules organiques. Le phytoplancton est ainsi rendu radioactif, émettant un

rayonnement β^- mesurable.

L'inoculation a lieu aussitôt le prélèvement terminé.

L'incubation s'effectue à bord du navire et sa durée est fixée à 4 heures :

- d'une part sous lumière artificielle [incubateur équipé de 8 tubes néon (8 x 20 W) (type lumière du jour) assurant un éclairage saturant] où nous mesurerons une production potentielle.

- d'autre part, sous des conditions "in situ simulé" où l'utilisation d'écrans perforés (Nickel) restitue les conditions d'éclairage du milieu naturel. Nous avons utilisé des écrans laissant passer 100, 50, 25, 10, 7, 3 et 1 % de lumière.

Dans les deux types d'incubation, les conditions de température in situ sont respectées. Parallèlement, nous avons incubé des flacons dépourvus de bicarbonate de sodium afin de mesurer l'augmentation de Chlorophylle α pendant le temps d'incubation.

L'incubation terminée les échantillons sont filtrés, sous vide modéré, sur membrane Sartorius (acétate de cellulose - porosité 0,45 μm), rincés à l'eau de mer filtrée afin d'éliminer l'excès de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ et séchés dans un dessiccateur. La radioactivité est mesurée par scintillation liquide (LKB, Wallac). Nous avons utilisé un liquide scintillant (Dynagel - J.T. Baker), dans lequel le filtre est dissout. Une correction de quenching est apportée par standardisation interne. La production primaire est calculée suivant la formule suivante :

$$P = \frac{A}{B} \cdot C \cdot \frac{12}{44} \cdot 10^3 / t$$

P : Production primaire exprimée en $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$

A : Quantité de radioactivité recueillie sur le filtre en dpm

B : Quantité de radioactivité introduite ($8,888\ 888 \cdot 10^6$ dpm).

C : Concentration en CO_2 de l'eau de mer ≈ 100 ml/l

t : temps d'incubation en heures.

L'absorption à l'obscurité est déduite des valeurs de production mesurées à la lumière.

Afin de compléter ces mesures, nous avons effectué des relevés de lumière :

- un pyranomètre (Cimel CE 180) a été installé sur le toit de la

Station Marine de Wimereux, couplé à un intégrateur numérique à mercure (Cimel CE 261) et à un enregistreur. Nous avons effectué un relevé journalier de la quantité de lumière reçue pendant 24 h, et ceci durant un cycle annuel.

- un pyranomètre immergeable nous a permis de mesurer la quantité de lumière pénétrant dans l'eau, de la surface jusqu'au fond (relevés effectués tous les mètres) (Li-Cor. INC-model LI 185 B).

Ainsi nous déterminions la profondeur à laquelle il fallait prélever l'eau correspondant à 100, 50, 25, 10, 7, 3 et 1 % de lumière. Quant aux mesures de productions potentielles, elles ne concernaient que la subsurface et le fond.

Les échantillons provenant des sites du Cap Gris-Nez, des vases à *Abra alba*, du Dyck ont subi les deux types d'incubation sauf cas exceptionnels de brouillard dense susceptible de perturber les résultats.

Les prélèvements issus de l'Aa ainsi que ceux recueillis en plongée sous-marine ont fait l'objet de mesures de production potentielle.

D - L'ACTIVITE BACTERIENNE

1. La biomasse bactérienne

Une numération de la microflore totale permet d'estimer la biomasse bactérienne. Il existe diverses techniques de numérations utilisant le plus souvent des milieux de culture favorisant ainsi la croissance d'une population bactérienne vis-à-vis des autres présentes dans le milieu considéré. L'observation microscopique permet un dénombrement supérieur : les cellules sont colorées et concentrées sur une membrane filtrante. FRANCISCO et coll. (1973), JONES (1974), DALEY et HOBBIÉ (1975) sont les précurseurs de la technique de numération par épifluorescence. La cellule est visualisée par la coloration d'un fluochrome vital et observée en lumière incidente directe. Cette méthode a été perfectionnée par HOBBIÉ et coll. (1977), et depuis largement utilisée (NISHIRO, 1986).

Un échantillonnage régulier a été réalisé sur chaque site en subsurface et fond afin de pouvoir estimer les variations spatio-temporelles :

- Cap Gris-Nez : de février 85 à mars 86.

- Site des vases à *Abra alba* : de novembre 84 à décembre 85, plus des échantillons prélevés en plongée sous-marine (avril 86, mai 86 et juin 86).

- L'Aa : de novembre 84 à décembre 85.

- Le Dyck : de novembre 84 à décembre 85.

Les échantillons sont prélevés dans des piluliers stériles (47 ml), fixés immédiatement avec une solution de formaldéhyde préfiltrée sur $0,2 \mu\text{m}$ (concentration finale 2,0 %) et conservés à l'obscurité, à 4°C . Ainsi la structure des acides nucléïques est maintenue intacte (HOBBIE et coll., 1977).

L'échantillon considéré est coloré avec une solution d'acridine orange (AO) à 0,01 % de concentration finale (HOBBIE et coll., 1977), préalablement filtrée sur $0,2 \mu\text{m}$. Ce type de coloration présente l'avantage de pouvoir différencier bactéries et détritiques et éventuellement bactéries actives et bactéries inactives (FRANCISCO et coll., 1973). Suivant la teneur en ADN, le fluochrome se fixe à la surface ou entre les deux paires de bases de la double hélice de l'ADN. YANABE (1973) conclut que l'intensité de la fluorescence dépend de l'état du système AO-ADN ; WITTEKIND (1972) indique qu'une excitation comprise entre 436 et 490 nm provoque une fluorescence verte due au complexe AO-ADN tandis que le complexe AO-ARN montre une fluorescence de couleur rouge. HOBBIE et coll. (1977) concluent que les bactéries inactives ou en phase de croissance faible possèdent une forte teneur en ADN et par conséquent une fluorescence verte. Inversement, les bactéries actives ou en phase de croissance exponentielle présentent une prédominance en ARN d'où une fluorescence rouge. Chez une bactérie vivante, l'ADN est toujours présent mais peut être masqué par l'ARN.

Néanmoins, les cellules mortes présentent également une fluorescence orangée due à la dénaturation de l'ADN (FRANCISCO et coll., 1973). Ce critère ne sera utilisé qu'à titre indicatif dans l'interprétation des résultats.

Le pH final de l'échantillon est réajusté avec du bicarbonate de sodium (NaHCO_3) afin de se rapprocher de 8,3. (FRANCISCO et coll., 1973). A cette valeur de pH, le résultat est meilleur qu'à pH plus faible (RAMSAY, 1978).

Le temps de contact optimum du fluochrome est fonction de sa

concentration. Pour une concentration d'AO à 0,01 % HOBBIE et coll. (1977) préconisent une incubation d'une à trois minutes, ce que nous avons réalisé.

La filtration s'effectue sous vide modéré. Nous avons utilisé des membranes Millipore noires (HABP 0,45 µm, diamètre 25 mm). (FRANCISCO et coll., 1973 - DELATTRE et coll., 1979).

L'utilisation d'un sous-filtre permet d'obtenir une distribution correcte des bactéries concentrées sur la membrane.

Le volume filtré varie entre 1 et 5 ml suivant les échantillons ; parfois des dilutions se sont avérées nécessaires.

Un rinçage de la membrane permet d'éliminer le fluochrome et d'augmenter le contraste de la préparation. Malgré d'éventuelles lyses bactériennes, l'eau distillée donne de bons résultats (HOBBIE et coll., 1977).

La préparation est ensuite montée entre lame et lamelle avec de l'huile à immersion (dont la fluorescence est restreinte). L'observation au microscope est faite très rapidement après le montage. Nous avons utilisé un microscope Ortholux II et diavert Leitz (x 1188).

Nous avons veillé à ne pas avoir un trop grand nombre d'organismes par champ (≤ 30). Nous avons compté 20 champs.

Connaissant : le nombre de champs comptés
la surface du champ
la surface du filtre
le volume de l'échantillon.

nous avons calculé le nombre de bactéries :

$$X = \frac{N \cdot S \cdot D}{s \cdot v} \quad (\text{d'après BOUVY, 1984})$$

X = nombre de bactéries par ml

N = nombre moyen de germes par champ

S = surface de la membrane filtrante

D = coefficient de dilution

s = surface du champ sur la préparation

v = volume de l'échantillon filtré en ml

Je voudrais souligner que les résultats ainsi obtenus sont sous-estimés. En effet, nous avons utilisé des membranes filtrantes dont la porosité est de 0,45 µm pouvant laisser passer quelques bactéries :

- FRANCISCO et coll. (1973) préconisent l'utilisation de telles membranes (Millipore) de coloration noire pour éviter une fluorescence parasite qui pourrait apparaître lors d'une coloration au laboratoire d'un filtre blanc et gêner le comptage ; ils estiment que 86 % des cellules sont retenues sur ce type de filtre.

Des séries de blancs ont été comptées régulièrement ; les nombres de bactéries n'interviennent pas dans le calcul final car ils sont insignifiants.

2. L'activité hétérotrophe

2.1. Théorie

Outre les études de biomasse et de numération des organismes hétérotrophes, la détermination de l'activité de ces organismes tient une place prioritaire en écologie microbienne. Parfois, la biomasse de ces organismes actifs est directement liée à leur activité (GOCKE, 1977). Les méthodes d'analyses posent des problèmes tels que :

- la sensibilité de la méthode
- la perturbation du système.

Les études sont basées sur les travaux de PARSONS et STRICKLAND (1962) et WILLIAMS et ASKEW (1968) : ils utilisent une méthode similaire à celle de la production primaire, soit, une incubation en présence d'un substrat radioactif (glucose ou acétate), suivie d'une filtration des organismes.

La vitesse d'assimilation du substrat est calculée telle que :

$$v = \frac{c.f. (S_n + A)}{C.\mu.t} \quad (1) \text{ PARSONS et STRICKLAND (1962)}$$

v = vitesse d'assimilation (mg.l⁻¹ . h⁻¹)

c = quantité de radioactivité incorporée (cpm)

f = facteur de correction fonction de l'isotope (à négliger)

S_n = concentration naturelle du substrat (mg .l⁻¹)

A = concentration du substrat ajouté (mg.l⁻¹)

C = nombre de cpm pour 1 μ Ci de ^{14}C

μ = nombre de μ Ci ajoutés

t = temps d'incubation en heure.

Dans cette équation, S_n est inconnu. PARSONS et STRICKLAND (1962) ont introduit une forte quantité de substrat ($250 \mu\text{gC.l}^{-1}$) afin de pouvoir négliger S_n , ainsi : $(S_n + A) \approx A$. Ils montrent que v dépend de la concentration du substrat, d'où une analogie avec les cinétiques enzymatiques dont l'expression mathématique est la suivante :

$$v = \frac{V_m \cdot S}{K_s + S} \quad (2)$$

v = vitesse d'assimilation

V_m = Vitesse maximale théorique

S = Concentration du substrat

K_s = concentration du substrat pour $V_m/2 = K_s$

WRIGHT et HOBBIE (1966) utilisent de faibles quantités de substrat ($40 \mu\text{gC/l}$) et concluent que l'assimilation est alors surtout bactérienne et obéit à une cinétique michaelienne :

(Fig. 7a)
$$v = \frac{V_m \cdot S}{K_t + S} \quad [\text{WRIGHT et HOBBIE (1966) ; ALLEN (1969)}]$$

K_t = constante de transport actif

linéarisée selon Lineweaver-Burk :

(Fig. 7b)
$$\frac{S}{v} = \frac{K_t}{V_m} + \frac{S}{V_m} \quad (3)$$

Depuis, de nombreux travaux ont apporté des résultats complémentaires (VACCARO et JANNASCH, 1967 ; VACCARO, 1969 ; HAMILTON et PRESLAN, 1970 ; OVERBECK, 1975).

Si l'on considère S_n inconnu (WRIGHT et HOBBIE, 1965), les équations (1) et (3) deviennent :

$$\frac{(S_n + A)}{v} = \frac{C.\mu.t}{c} \quad (4)$$

(Fig. 7c)

$$\frac{S}{v} = \frac{C.\mu.t}{c} = \frac{(K_t + S_n)}{V_m} + \frac{A}{V_m} \quad (5)$$

d'où le temps de turn-over :

$$T_t = \frac{C.\mu.t}{c} = \frac{S_n}{v} = \frac{(K_t + S_n)}{V_m} \quad \text{si } (A = 0)$$

T_t correspond au temps (heures) nécessaire à la population bactérienne pour utiliser entièrement le substrat (WRIGHT et HOBBIE, 1966).

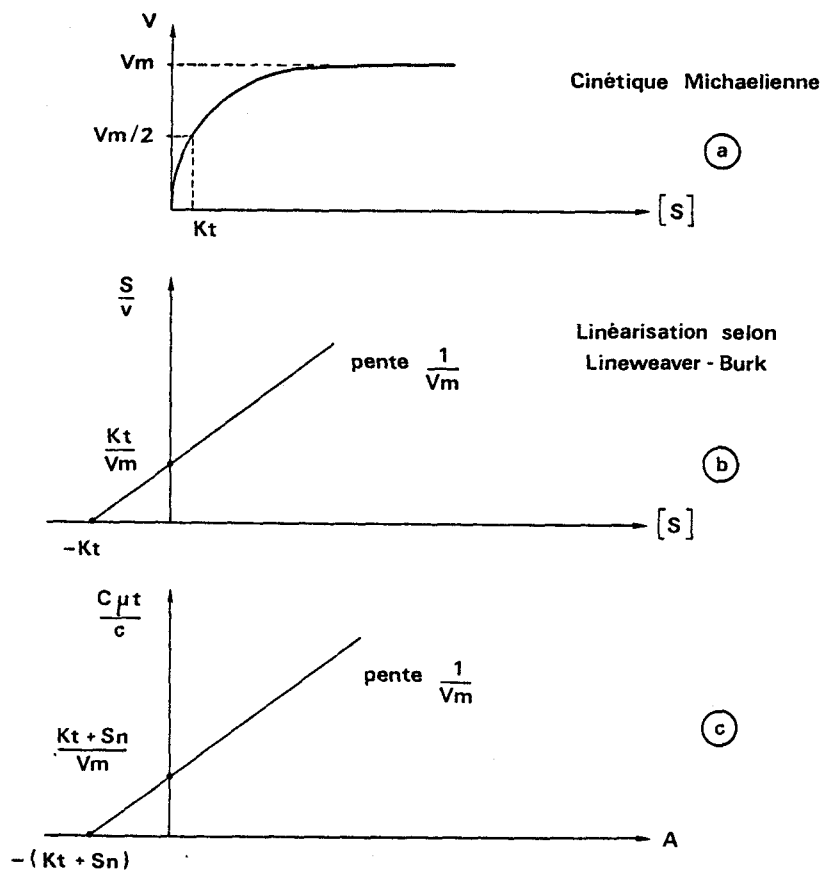
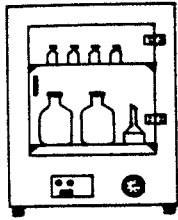


Fig. 7 (a, b, c) : Expressions graphiques des équations de cinétique enzymatique

Stérilisation : 3h à 180°C
(Chaleur sèche)

①



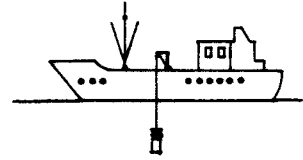
Ajout de substrat

glu 1 : $\mu\text{g/l}$ T 1
glu 5 : - T 5
glu 10 : - T 10
glu 15 : - T 15
glu 20 : - T 20



glc. ^{14}C -glc $\mu\text{g/l}$ glc. ^{14}C glc + Hg Cl_2 (0,1ppm) $\mu\text{g/l}$

③



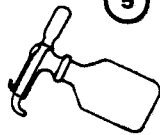
Prélèvement

④

Conservation en flacon stérile en attente de l'incubation



⑤



Distribution du prélèvement à raison de 100 ml dans chaque flacon



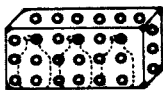
⑥

Prélèvement de 2 ml pour mesurer la radioactivité initiale

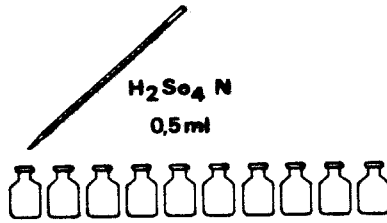


⑦

Incubation à température in situ, à l'obscurité pendant x heures

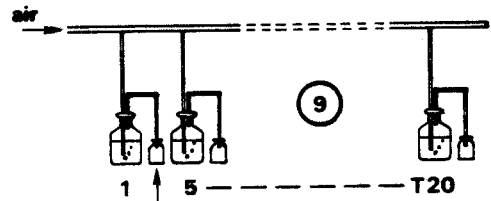


⑧



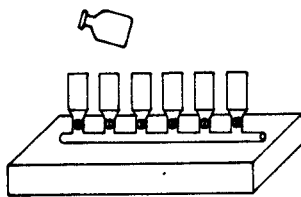
Arrêt de l'activité hétérotrophique par l'acide

Décarbonatation par bullage durant 30 min. le ^{14}C est piégé dans la fiole à scintillation



Fiole à scintillation contenant un mélange scintillant et de la phénéthylamine

⑩



Filtration sur membrane Millipore ($0,45\mu\text{m}$ de porosité, $\varnothing 47\text{mm}$)

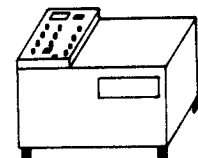
Transfert du filtre dans la fiole à scintillation

⑪



Addition de 10ml de mélange scintillant

⑫



Mesure de la radioactivité (Compteur LKB 1214 Rackbeta)

- radioactivité initiale
- - - - - recueillie sur le filtre obtenue par bullage (^{14}C)

⑬

Calculs : v, Tt, FA, FR, Abs, tracé des cinétiques

Fig 8 : Détermination de l'activité hétérotrophe

1°. La pente $1/V_m$ permet d'estimer la vitesse d'assimilation par une population microbienne et d'en évaluer sa taille.

2°. l'ensemble $(K_t + S_n)$ représente la limite supérieure de la constante du transport.

3°. L'intersection avec l'axe des y permet d'estimer le temps de turn-over (T_t), valeur intéressante pour estimer l'intensité de l'utilisation hétérotrophe d'un substrat.

4°. L'intersection avec l'axe des x permet de mesurer la concentration naturelle du substrat (selon GOCKE, 1977).

Lorsqu'il s'agit de l'assimilation d'un substrat par une population naturelle, la linéarisation de Lineweaver-Burk donne souvent une courbe en S au lieu d'une droite : ce résultat serait dû à l'hétérogénéité des populations bactériennes coexistant dans le milieu naturel (VACCARO et JANNASH, 1967 ; VACCARO, 1969 ; HAMILTON et PRESLAN, 1970 ; OVERBECK, 1975).

2.2. Matériels et méthodes (Fig. 8)

L'ensemble du matériel est stérilisé la veille de la campagne en mer - soit par passage à 180°C pendant 3 heures (chaleur sèche) pour la verrerie.

- soit par l'alcool à 70 % et utilisation de la flamme. Les solutions sont filtrées régulièrement sur 0,2 μm . L'ensemble est maintenu dans une salle stérile sous éclairage ultra-violet. Parmi les substrats utilisés pour ce type d'étude [acétate, glucose, acides aminés [acide glutamique, (GRIFFITHS, 1974)], glycolle, (WILLIAMS, 1976)...] nous avons choisi du glucose uniformément marqué au carbone 14 de haute activité spécifique (D-glucose $^{14}\text{C}(\text{U})$ - activité spécifique : 240 mCi/mole). Une quantité connue de carbone 14 est inoculée à chaque échantillon d'eau de mer (0,1 μCi). Nous avons réalisé mensuellement, sur chaque site (subsurface et fond), une étude cinétique avec cinq concentrations de glucose (glc + ^{14}C - glc) de valeurs : 1, 5, 10, 15, 20 $\mu\text{g.l}^{-1}$, nous avons également effectué des prélèvements en plongée sous-marine en avril, mai et juin 86 sur le site des vases à *Abra alba*.

D'autre part, une manipulation a été effectuée avec une gamme de concentrations plus étendue : 0,5 - 1 - 5 - 10 - 15 - 20 - 25 - 30 - 35 et 40 µg/l (les échantillons nécessaires ont été prélevés dans la rade du port de Boulogne-sur-mer).

Nous avons utilisé des flacons de 250 ml dans lesquels le substrat est distribué en laboratoire dans des conditions stériles. Le matériel est transporté à bord dans une glacière hermétique et stérilisée au préalable.

Les prélèvements sont réalisés à l'aide de bouteilles NISKIN préalablement rincées à l'isopropanol à 70 % puis à l'eau distillée (HAMILTON et PRESLAN, 1970). Pour chaque niveau, le volume d'eau nécessaire est transvasé dans un flacon de verre brun stérile jusqu'à l'incubation (en général, celle-ci débute moins de 4 heures après le prélèvement). Un volume de 100 ml d'eau de mer est distribué (dispensette Merck) dans chaque série de flacons :

- subsurface : 1, 5, 10, 15, 20 µg/l (glc + ^{14}C - glc)
plus une série témoin.
- fond : 1, 5, 10, 15, 20 µg/l (glc + ^{14}C - glc)
plus une série témoin.

La série témoin se caractérise par l'addition de chlorure mercurique (0,1 ppm) qui inhibe l'absorption de substrat.

Au temps zéro, 2 ml sont prélevés dans chaque flacon dans le but de connaître la radioactivité initiale et sont comptés au compteur à scintillation en phase liquide avec 4 ml de liquide scintillant (lumagel).

L'incubation débute à bord du navire, à température in situ et à l'obscurité (WRIGHT et HOBBIE, 1966 ; HANSEN et SNYDER, 1979 ; GRIFFITHS et coll., 1981) et se termine dès l'arrivée au laboratoire. Le temps d'incubation varie en fonction de la température :

- 1 à 2 heures pour une eau à 16°C
- 6 à 12 heures pour une eau à 3°C (WRIGHT et HOBBIE, 1966).

Nous avons réalisé différentes incubations en faisant varier la durée et la température afin d'adapter la durée de l'incubation en fonction de la saison en cours.

Dès la fin de l'incubation, l'activité bactérienne est bloquée par addition d'acide sulfurique (0,5 ml H_2SO_4 N), ce qui provoque également,

un dégagement de dioxyde de carbone qui sera mesuré (JOINT et POMROY, 1982). En effet, diverses techniques permettent de mesurer la respiration bactérienne : un certain nombre d'auteurs utilisent un papier filtre imbibé de phénéthylamine, compté dans un cocktail scintillant (GRIFFITHS et coll., 1978).

Nous avons choisi un système piégeant le gaz carbonique à l'extérieur du flacon contenant l'eau analysée (THOMPSON et HAMILTON, 1974). Il s'agit d'une décarbonatation par bullage pendant 30 minutes : le flacon contenant l'échantillon acidifié est fermé par un bouchon qui maintient deux tubes de pyrex, l'un plongeant dans l'eau analysée, l'autre non. Une arrivée d'air pulsé (pompe) provoque un bullage ce qui accélère le dégagement de CO_2 qui s'échappe par l'intermédiaire du tube court et se retrouve piégé dans une fiole à scintillation contenant le mélange suivant :

9 ml Lipoluma
0,5 ml Lumasolve
0,5 ml phénéthylamine
(CLABAUX, 1978).

Pour un tel montage, nous avons utilisé des tubes en silicone plutôt que du caoutchouc ou du plastique afin d'éviter les pertes de CO_2 (THOMPSON et HAMILTON, 1974).

Nous avons choisi la phénéthylamine pour piéger le gaz carbonique car ce composé semble mieux convenir pour ce type de travail : l'étholamine est également utilisée mais présente l'inconvénient d'être peu soluble dans les liquides scintillants utilisés, l'hyamine 10x provoque des phénomènes de chemiluminescence. Les travaux de WOELLER (1961) préconisent plutôt l'usage de la phénéthylamine. Les fioles sont comptées (LKB 1214 Rackbeta). Le comptage est affecté d'un coefficient de correction [coefficient de correction = 0,9, (CLABAUX, 1978)] et d'une correction de quenching (standardisation interne), nous obtenons ainsi la fraction minéralisée.

HOBBIE et WRIGHT (1960) ont été les premiers auteurs qui ont évalué la fraction minéralisée. Quant à la fraction retenue sur le filtre, ce sont les macromolécules qui ont incorporé le carbone 14. L'acide bloque les activités physiologiques mais préserve l'intégrité structurale des cellules, tout en permettant la libération des métabolites de faible

poids moléculaire, ainsi que le substrat libre qui aurait pu s'accumuler dans les cellules (BAROS et coll., 1975).

La radioactivité présente sur le filtre correspond, en fait, à la synthèse de macromolécules, donc, à la fraction assimilée. Suite à des filtrations différentielles, WILLIAMS (1970) conclut que 70 % de l'activité hétérotrophique est le fait d'organismes inférieurs à 3 µm et 50 % à des organismes inférieurs à 1 µm. AZAM et HOLM-HANSEN (1973) obtiennent des résultats semblables (86 % des organismes sont inférieurs à 3 µm).

Nous avons effectué une filtration sous vide contrôlé sur filtre Millipore (HAWG 0,47 - 0,45 µm).

Les filtres sont rincés à l'eau préfiltrée (WRIGHT et HOBBIE, 1966) séchés puis dissous dans un cocktail scintillant : nous avons choisi le liquide de Kennedy (CLABAUX, 1978).

Le comptage est corrigé en fonction du quenching (standardisation interne) et d'un coefficient de correction (1,05 - CLABAUX, 1978). Nous avons calculé pour chaque concentration :

- la vitesse d'assimilation ($\text{mgC.l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)

$$V = \frac{c \cdot (S_n + A)}{C \cdot \mu \cdot t} \cdot 10^{-3}$$

c = quantité de radioactivité incorporée
(déduite du témoin, dpm)

(S_n + A) = concentration de glucose (glc + ¹⁴C - glc)
ajouté en µg/l

$$C = 2,22 \times 10^6 \text{ dpm}$$

$$\mu = 0,1 \text{ µCi}$$

t = temps d'incubation en heure.

- la fraction assimilée : FA
- la fraction respirée : FR
- le pourcentage respiré
- l'absorption : Abs = assimilation + respiration
- le temps de turn-over :

$$Tt \text{ assimilation} = \frac{t}{FA}$$

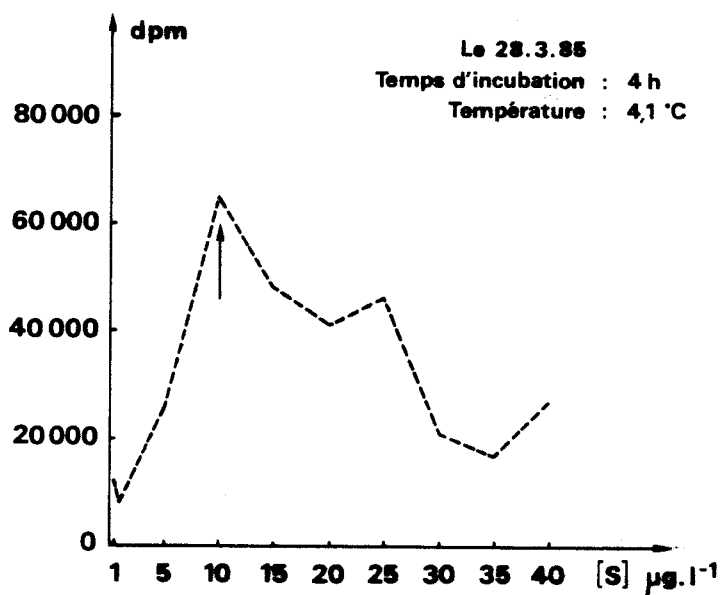


Figure 9 : Quantité de radioactivité incorporée en fonction de la concentration du substrat.

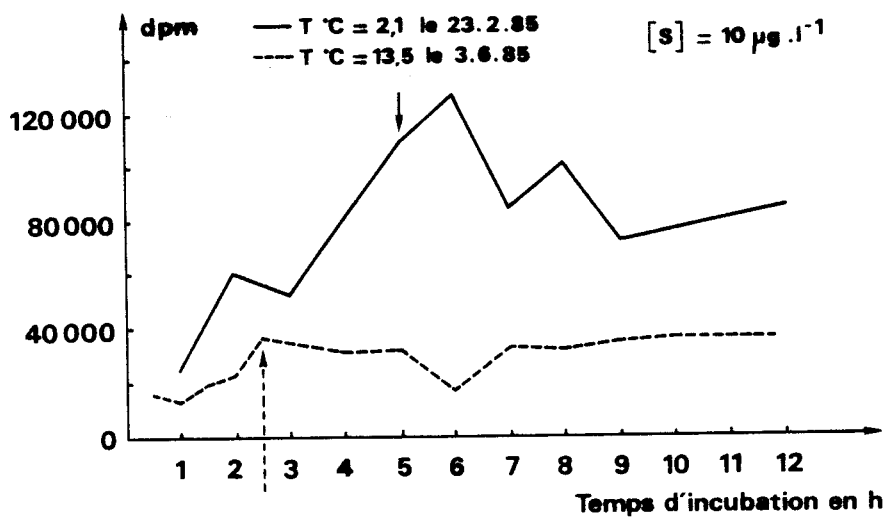


Figure 10 : Quantité de radioactivité incorporée en fonction du temps d'incubation, à différentes températures.

$$Tt \text{ respiration} = \frac{t}{FR}$$

$$Tt \text{ absorption} = \frac{t}{Abs}$$

2.3. Mise au point méthodologique

L'ensemble des expériences de mise au point méthodologique a été réalisé au laboratoire avec des prélèvements recueillis dans la rade du port de Boulogne-sur-mer.

a - Comme nous l'avons déjà dit, nous avons choisi cinq concentrations de substrat dans le but de mesurer l'activité bactérienne : 1, 5, 10, 15 et 20 $\mu\text{g.l}^{-1}$. Néanmoins, nous avons expérimenté une gamme plus vaste : 0,5 - 1 - 5 - 10 - 15 - 20 - 25 - 30 - 35 et 40 $\mu\text{g.l}^{-1}$ de substrat. On s'aperçoit (Fig. 9) que la quantité de radioactivité incorporée dans les cellules est maximale pour 10 $\mu\text{g.l}^{-1}$ de substrat et décroît de façon plus marquée à partir de 25 $\mu\text{g.l}^{-1}$. La gamme de concentration choisie paraît convenir à ce type d'expérience.

b - Il a fallu déterminer une durée d'incubation adéquate en fonction de la température in situ et de l'activité de la microflore existant dans le milieu au moment du prélèvement. Ainsi, pour chaque période de l'année (à température in situ croissante) nous avons réalisé des expérimentations dans le but de définir une durée d'incubation. Nous avons choisi une concentration de substrat (10 $\mu\text{g.l}^{-1}$) et mesuré la quantité de radioactivité (dpm) incorporée dans les cellules toutes les heures pendant 12 heures.

Nous avons représenté sur la figure 10, deux expériences correspondant à deux températures extrêmes rencontrées (2,10°C et 13,50°C). Pour une température voisine de 2°C, un minimum de 5 heures d'incubation est nécessaire ; lorsque la température atteint 13°C, 2 H 30 suffisent. Ces résultats concordent avec les temps trouvés dans la littérature. Nous avons adapté les durées d'incubation en fonction des températures relevées lors de chaque campagne :

Températures du milieu naturel	Temps d'incubation
5 < T°C < 9 10 < T°C < 14 T°C > 15	4 heures 3 heures 2 heures

CHAPITRE III
PARTICULARITES HYDROLOGIQUES DU
DETROIT DU PAS-DE-CALAIS

CHAPITRE III :

PARTICULARITES HYDROLOGIQUES DU DETROIT DU PAS-DE-CALAIS

1. Mise en évidence d'un gradient

Les études dans le détroit du Pas-de-Calais montrent que, au large du littoral français, les caractéristiques hydrobiologiques des eaux côtières diffèrent nettement de celles des eaux du centre du détroit (QUISTHOUDT et coll., 1987).

Le régime marégraphique et courantologique en Manche orientale, tend à maintenir les eaux côtières plaquées contre le littoral. D'après PINGREE et coll. (1975), les coefficients de mélanges longitudinaux sont dix fois supérieurs aux coefficients de mélanges transversaux d'où, l'existence de structures parallèles à la côte. Sur le littoral français, l'individualité des eaux côtières est en outre sans cesse entretenue par les apports fluviaux depuis la Baie de Seine et jusqu'au Pas-de-Calais (BENTLEY, 1984).

Il existe une dérive résiduelle des masses d'eaux de la Manche orientale en direction de la Mer du Nord (Anon., 1968) et la masse d'eau côtière, en dérive vers le nord, conditionne les transferts de sédiments, d'organismes et de polluants.

Les paramètres étudiés nous permettent de mettre en évidence un gradient croissant ou décroissant suivant le cas, de la côte vers le large. Dans l'ensemble, on observe une homogénéité verticale de la colonne d'eau due à des phénomènes de turbulence engendrés par les courants, les vents et, à la faible profondeur du détroit.

Les températures de la couche d'eau superficielle sont sensibles vis-à-vis du milieu extérieur, du fait des échanges eau-atmosphère. Au début du printemps (mars), la colonne d'eau est homogène d'un point de vue thermique, puis au fur et à mesure que l'on s'approche de la saison estivale, nous observons une certaine hétérogénéité entre les eaux superficielles et celles du fond : la masse d'eau de surface se caractérise par des températures souvent supérieures par rapport au fond ; de plus, on observe un gradient thermique décroissant de la côte vers le large ($\Delta \approx 2 - 3^\circ\text{C}$ au printemps). Pendant la période hivernale, la colonne d'eau est homogène mais subit un refroidissement plus marqué en zone côtière, d'où l'apparition d'un gradient croissant vers le large.

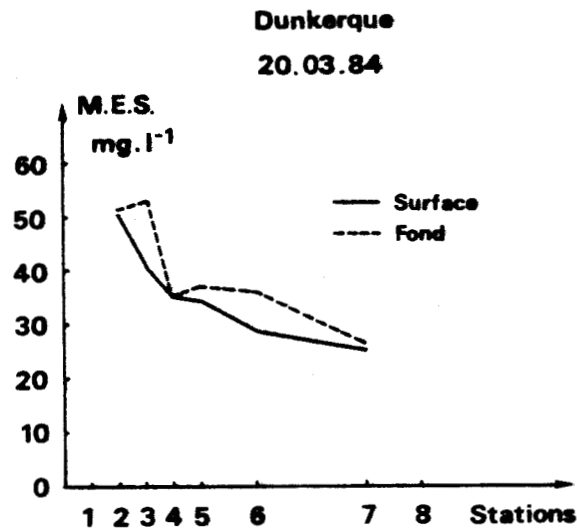


Figure 11: Variations spatiales des taux de MES au large de Dunkerque.

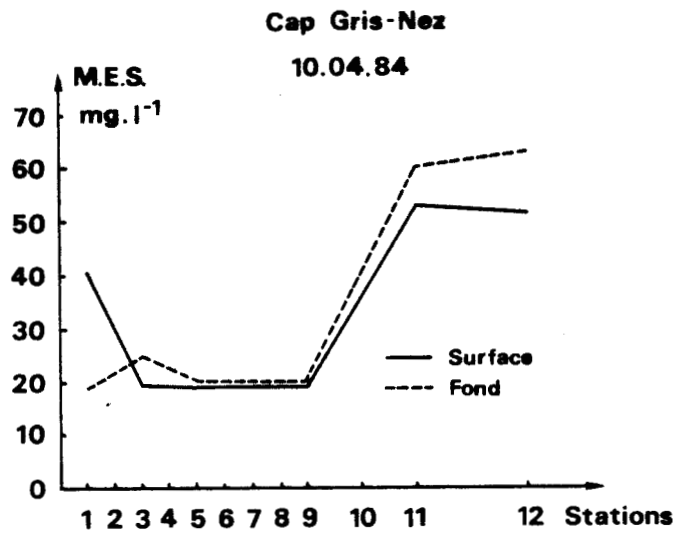


Figure 12: Variations spatiales des taux de MES au large du Cap Gris-Nez.

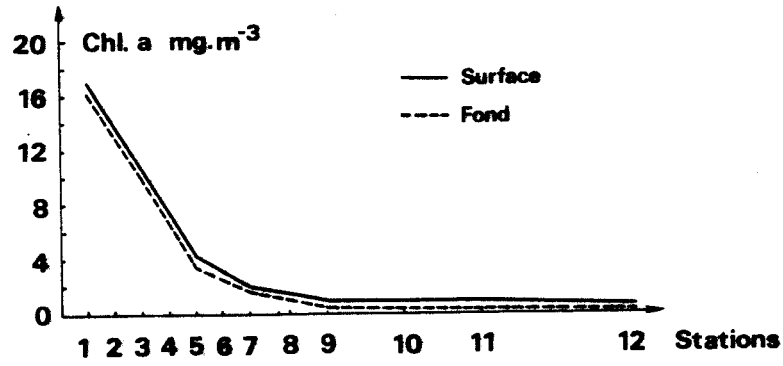
Au point de vue salinité, nous avons relevé une différence de l'ordre de $1^{\circ}/\infty$ entre la station la plus proche de la côte et celle la plus éloignée ; phénomène résultant des intrusions d'eau douce et de leur mauvaise diffusion au large malgré la présence des courants et marées. Les eaux côtières sont caractérisées par un brassage important, et par leur sensibilité vi-à-vis des apports continentaux. Nous avons observé une augmentation de la turbidité et des teneurs en MES en fonction du coefficient de marée. De plus, elles décroissent lorsque l'on s'éloigne de la frange côtière (QUISTHOUDT, 1983) (Fig. 11 et 12). Néanmoins, on rencontre parfois des anomalies, comme sur la figure 12, où le taux de MES augmente considérablement aux stations 11 et 12, influencées par le banc sableux du Colbart. L'utilisation d'images satellites visualisent très bien ce phénomène (BAUSSART et coll., 1979 ; DUPOUY, 1981 ; HOLLIGAN et coll., 1983).

Les variations spatiales concernant la chlorophylle a sont aussi bien marquées : les concentrations chlorophylliennes sont toujours plus importantes à la côte. Elles varient de $1,92 \text{ mg.m}^{-3}$ à $18,00 \text{ mg.m}^{-3}$ pour la zone littorale (station 1 - DK) et de $0,62 \text{ mg.m}^{-3}$ à $5,72 \text{ mg.m}^{-3}$ à la station 8 (DK) (Fig. 13). Il semble que la frange littorale bénéficie d'un enrichissement dû aux apports continentaux, ce qui explique la richesse planctonique mise en évidence près de la côte. Outre le gradient côte-large observé, la présence des bancs sableux dans le détroit du Pas-de-Calais modifie les profils de turbidité, de MES et de chlorophylle.

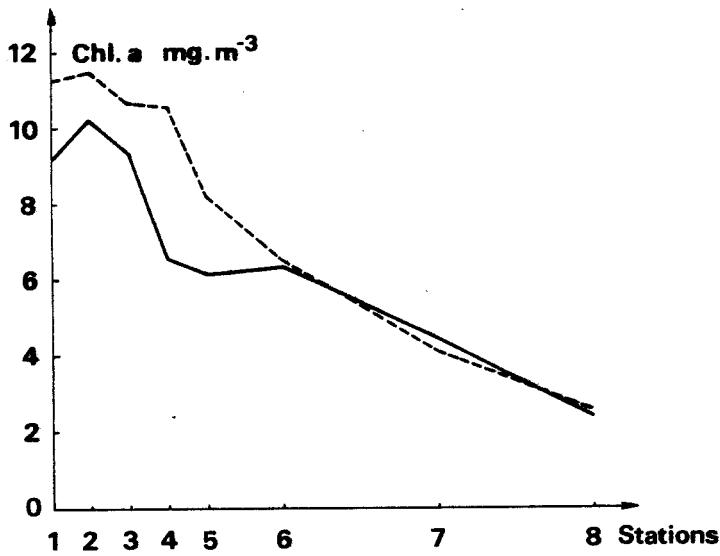
La présentation de ces quelques résultats met en évidence l'existence de deux masses d'eau : une frange côtière, turbide, riche en phytoplancton, enrichie en nutriments... et une masse d'eau du large plus salée, moins sensible vis-à-vis du continent, moins riche. L'ensemble des résultats sur le site de Gravelines semble montrer que l'amplitude des variations spatiales est plus importante que sur la radiale "Gris-Nez", ceci est probablement le fait d'apports plus restreints et résulte de la nature des sédiments plus grossiers caractéristiques du site du Cap Gris-Nez.

L'étude d'une radiale "Trans-Manche" confirme ici l'individualisation de la masse d'eau côtière par rapport à celle du large, tant du point de vue hydrologique que biologique. Nous avons

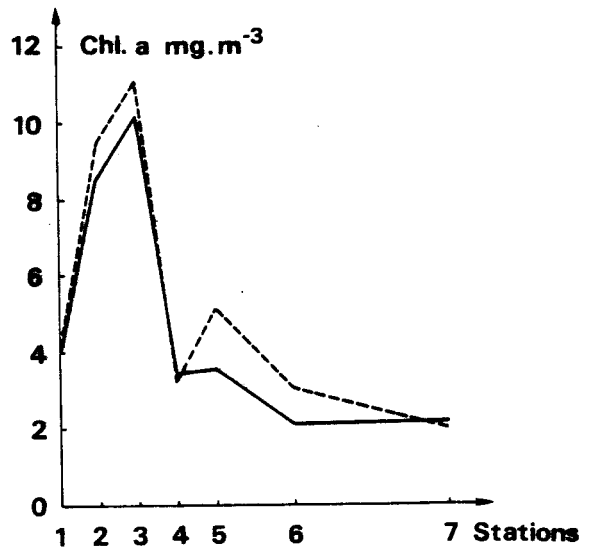
Cap Gris-Nez 10.04.84



Dunkerque 8.11.83



Dunkerque 20.03.84



Dunkerque 20.04.84

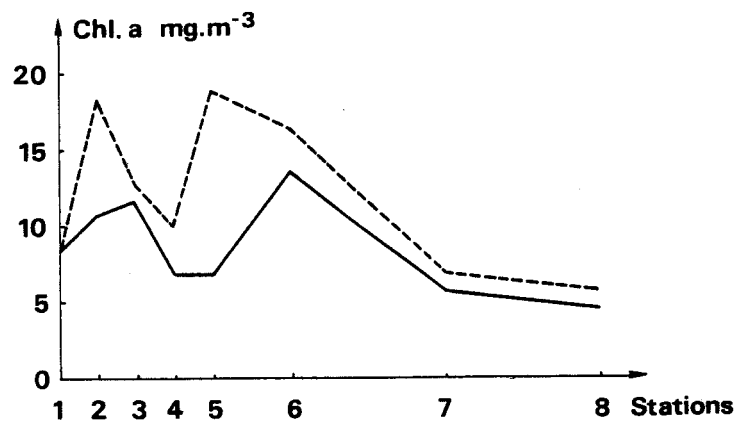


Figure 13 : Variations spatiales des teneurs en chlorophylle α en Manche Orientale et Mer du Nord.

effectué (QUISTHOUDT et coll., 1987), le 15/10/85, des prélèvements hydrologiques et planctoniques entre Boulogne-sur-mer et Douvres : la radiale comportait 13 stations (Fig. 6). Réalisée en période de flot de vive-eau (coefficient 115) et en raison d'un vent de nord-est (3-4 Beaufort) opposé au courant, la mer était assez agitée.

A cette époque de l'année, le gradient thermique côte-large est peu marqué ($0,5^{\circ}\text{C}$) (Fig. 14(1)). Nous sommes à la fin de la période de régime estival et les eaux côtières sont encore légèrement plus chaudes que les eaux du large, avant l'inversion du gradient en hiver.

Les autres paramètres révèlent à quatre milles des côtes, entre les stations 5 et 6, une coupure bien marquée entre les deux masses d'eau.

Les eaux côtières (stations 1 à 5) subissent la dessalure provoquée par les apports fluviaux (Fig. 14(2)). Le maximum halin est relevé à la station 8, la plus centrale. Cette station correspond au maximum bathymétrique (Fig. 14(3)) qui canalise le passage des eaux d'origine Atlantique vers la Mer du Nord. Les eaux proches du littoral français (stations 1 à 5) se caractérisent également par une forte charge en MES ($> 24 \text{ mg.l}^{-1}$) (Fig. 14(4)). Signalons par ailleurs que les prélèvements au filet WP2 sont encombrés de particules détritiques jusqu'à la station 6. Le tripton comporte jusqu'à la station 5 une forte proportion de fibres végétales macroscopiques, d'origine visiblement continentale. Seule la charge en particules non végétales (donnée non quantifiée), augmente à nouveau à partir de la station 10, alors que les fonds remontent. L'examen à la loupe binoculaire montre que ces particules sont alors constituées de grain à quartz d'une taille pouvant atteindre $0,3 \text{ mm}$, de débris coquilliers, de spicules d'oursins... démontrant que par mer agitée les particules de cette taille appartenant au sédiment superficiel peuvent être remises en suspension et atteindre la surface.

La coupure entre les deux masses d'eau s'observe également pour les descripteurs biologiques. Les taux de chlorophylle a chutent de environ $4,0$ à $2,0 \text{ mg.m}^{-3}$ entre les stations 5 et 6 (Fig. 14(5)).

Nous verrons par la suite que d'autres paramètres sont aussi intéressants tels que le carbone particulaire, la production et la productivité primaires.

Le dépouillement des échantillons de zooplancton visualise également ce phénomène (QUISTHOUDT et coll., 1987).

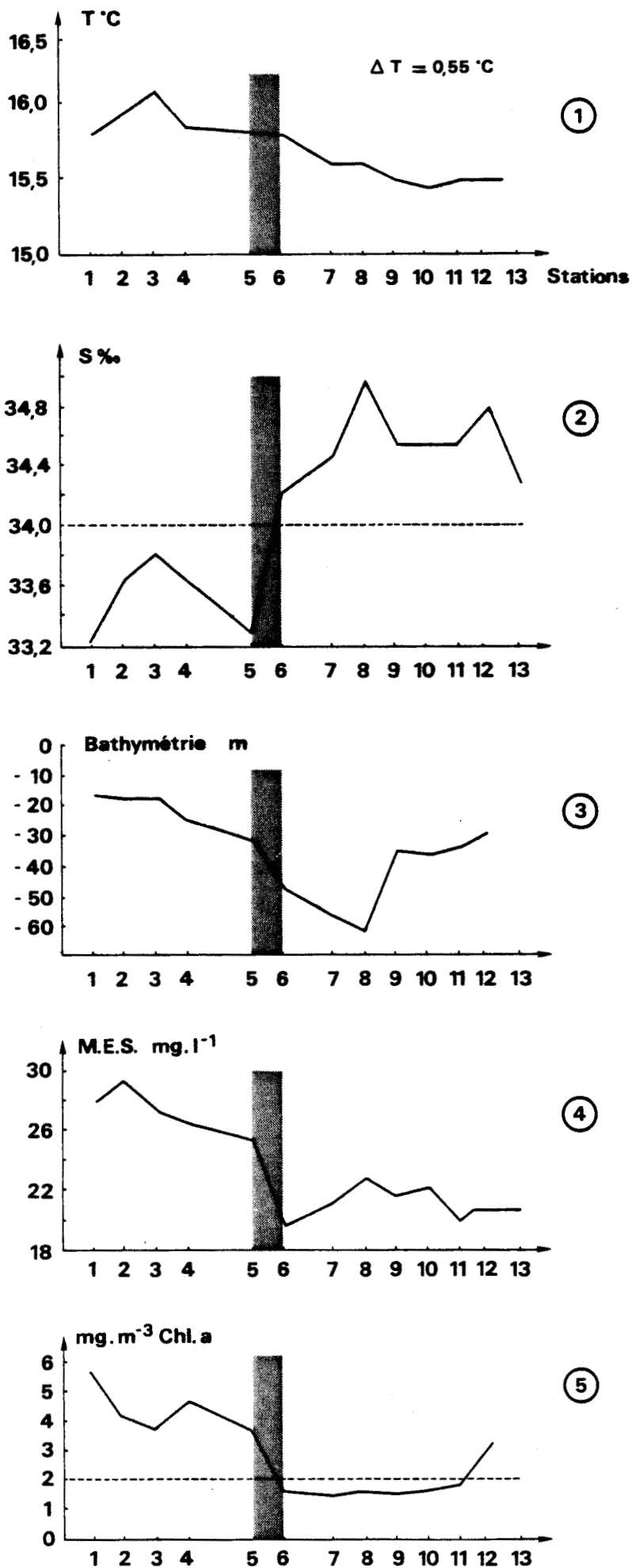


Figure 14 : Evolution de la température (1), de la salinité (2), de la bathymétrie (3), des taux de MES (4) et des teneurs en chlorophylle α (5), sur le transect Boulogne/Douvres.

Le transect réalisé entre Boulogne et Douvres met donc en évidence une disparité entre les eaux côtières françaises (4 milles de largeur au niveau du Cap Gris-Nez) bien marquées par l'ensemble des paramètres étudiés et les eaux anglaises dont la frange côtière (seulement 1,5 milles de large) n'est individualisée que par quelques paramètres : salinité, chlorophylle α , copépodes. Signalons toutefois que les photos satellitaires (BAUSSART et coll., 1979 ; VIOLLIER et coll., 1981) indiquent qu'en d'autres conditions, une extension des eaux turbides originaires de la Tamise peut avoir lieu dans cette région et élargir la bande côtière.

Notre étude met également en évidence une coupure nette entre les eaux du large et les eaux côtières françaises dont l'extension vers le large est fortement influencée par les conditions météorologiques et courantologiques (BRYLINSKI et coll., 1984). Les eaux côtières peuvent être localement repoussées au large par effet de cap, en particulier au niveau du Cap Gris-Nez (BAUSSART et coll., 1979 ; BRYLINSKI et coll., 1986 ; BOURGAIN, 1986). Ainsi, bien que le phénomène ne soit pas confirmé par l'ensemble des paramètres analysés, la dessalure observée à la station 5 peut s'expliquer par un rejet au large des eaux les plus côtières au cours du jusant de la marée précédente (BRYLINSKI et coll., 1986).

Au cours de cette étude, une différence entre les eaux côtières anglaises et les eaux du large a été décelée, mais elle n'apparaît pas très prononcée. En revanche, du côté français, nous avons bien pu individualiser deux masses d'eau. La masse d'eau côtière est primitivement caractérisée par une dessalure et une turbidité d'origine fluviale ; elle donne lieu à des développements biologiques propres. Relativement homogène et bien isolée du large par une zone frontale, elle est appelée par commodité "fleuve côtier" et fait actuellement l'objet d'études.

2. Particularités hydrologiques de chaque site étudié

Comme il a été précisé précédemment, nous avons choisi trois sites différents au point de vue situation géographique, hydrodynamisme et sédimentologie :

- le Cap Gris-Nez (en Manche orientale)

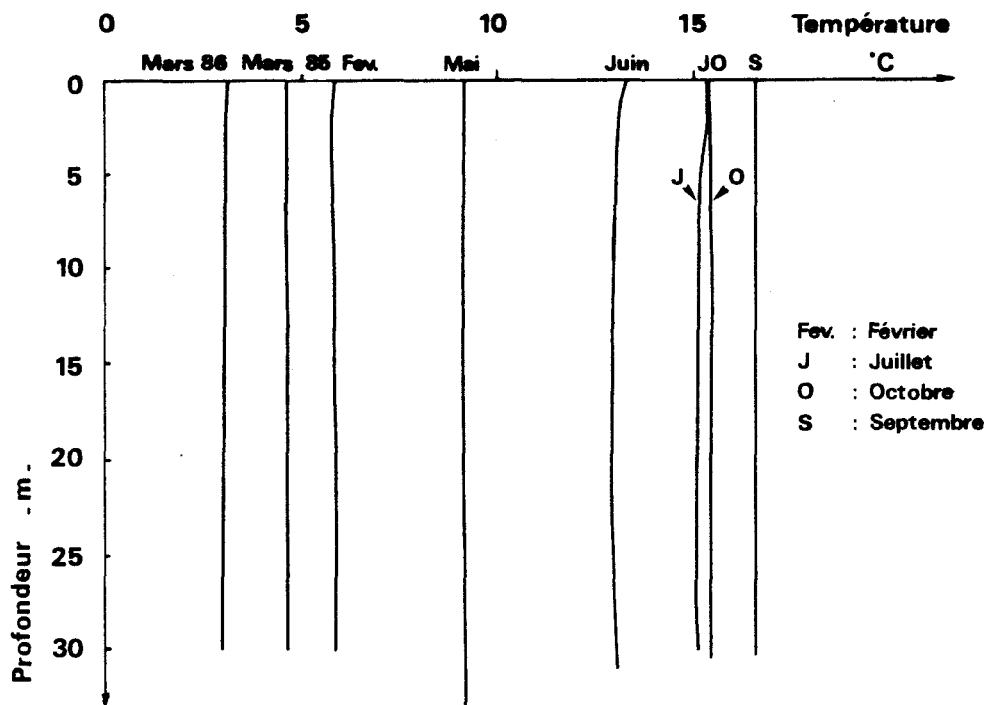


Figure 16 : Profils verticaux des températures relevées sur le site du Cap Gris-Nez au cours de l'année 1985-1986.

- le Dyck (banc sableux situé en Mer du Nord, au large de Dunkerque).

- le site des Vases à *Abra alba* (site côtier, en Mer du Nord, au voisinage de Dunkerque), couplé à l'Aa.

Dans un premier temps, nous nous intéresserons aux particularités hydrologiques propres à chaque site.

2.1. Le Cap Gris-Nez

D'un point de vue thermique, les relevés suivent une courbe d'allure sinusoïdale avec un maximum en septembre ($16,63^{\circ}\text{C}$) et un minimum hivernal ($2,45^{\circ}\text{C}$), (Fig. 15).

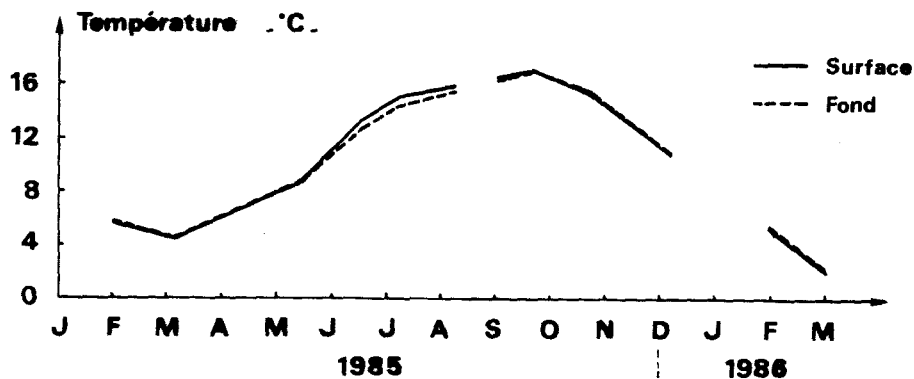


Fig. 15 : Variations temporelles de la température au large du Cap Gris-Nez

Le réchauffement printanier débute au mois de mars, progresse jusqu'à un maximum thermique, puis les températures décroissent dès le mois d'octobre. Nous n'avons pas relevé de différences très marquées entre les eaux de surface et celles du fond : toutefois, la masse d'eau superficielle reste plus sensible vis-à-vis des échanges avec l'atmosphère : Δt hiver $< + 0,06^{\circ}\text{C}$; Δt été $< - 0,27^{\circ}\text{C}$.

Les résultats apportés par les profils verticaux (Fig. 16) confirment l'absence d'une thermocline.

Quant à la salinité, aucune valeur inférieure à $34,09\text{‰}$ n'a été relevée. L'ensemble des résultats révèle une stabilité de la salinité en surface ($\Delta S^{\circ}/\text{‰} \approx 0,19$). Les valeurs obtenues au fond fluctuent de façon

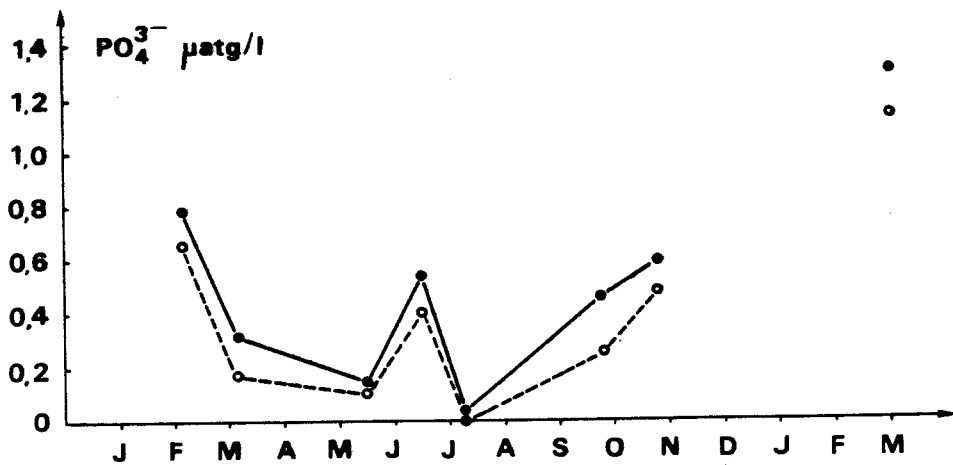
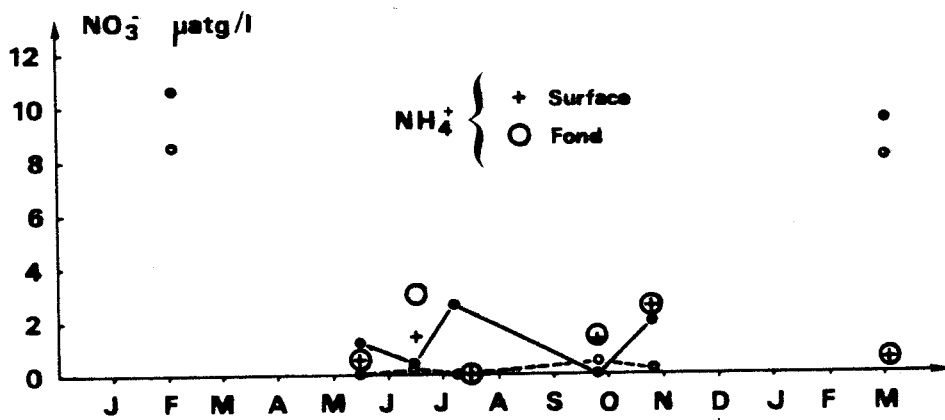
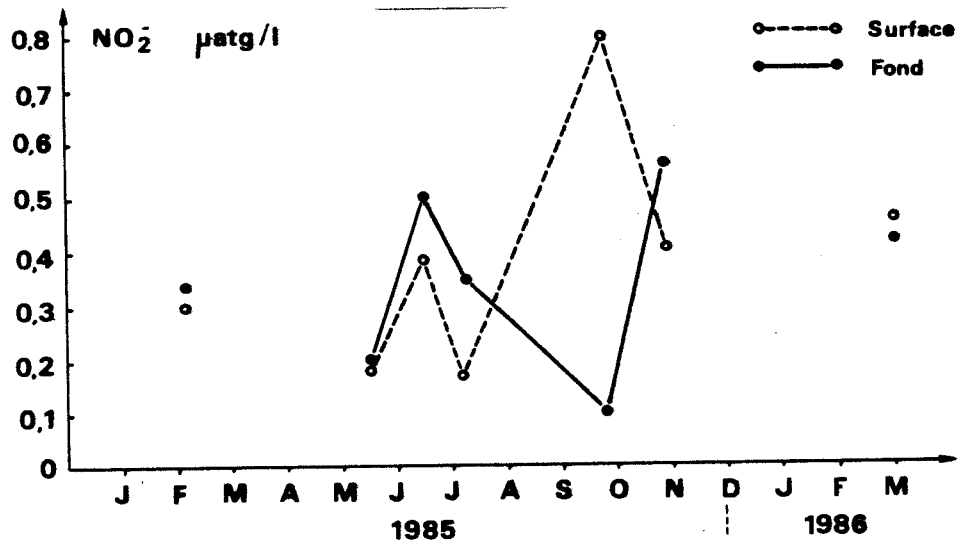


Figure 17 : Variations temporelles des sels nutritifs dissous sur le site du Cap Gris-Nez (en 1985-1986).

un peu plus marquée ($\Delta S^{\circ}/\text{‰} = 0,38$).

La station choisie au large du Cap Gris-Nez se caractérise également par une faible turbidité : les relevés effectués au disque de Secchi donnent une transparence de l'eau toujours supérieure ou égale à 3,50 m (sauf en mars 1986, période particulièrement pluvieuse : 1,80 m). Les variations observées au cours du cycle d'étude sont ainsi de l'ordre de 1,80 m (printemps-hiver) et 7,5 m (été). Ces variations sont délicates à interpréter ; de nombreux facteurs peuvent intervenir sur la turbidité : turbulences engendrées par les vents, les courants... et agitation de la mer, poussées planctoniques... remises en suspension à partir du fond. Cette zone est à l'abri des apports d'effluents et la nature du sédiment (cailloutis) rend difficile une remise en suspension de particules fines. Les résultats obtenus en turbidité confirment ces observations : les valeurs varient entre 1,05 et 3,25 NTU sauf en février 85 (5,0 NTU au fond et 5,7 NTU en surface) et mars 86 (6,2 NTU au fond et 8,8 NTU en surface). Il ne semble pas y avoir de différence significative entre surface et fond sauf quelques valeurs néanmoins inférieures au fond. Quant au taux de matières en suspension, il varie en 18 et 32 mg.l^{-1} , sans montrer de véritables fluctuations liées aux saisons. Les valeurs recueillies en surface et au fond sont proches tout en restant sensiblement supérieures dans la masse d'eau proche du fond (observation contraire aux NTU).

Les sels nutritifs dissous, régénérés durant la période hivernale (février (fond) : NO_3^- : 10,70 $\mu\text{atg.l}^{-1}$, NO_2^- : 0,34 $\mu\text{atg.l}^{-1}$, PO_4^{3-} : 0,79 $\mu\text{atg.l}^{-1}$, SiO_3^- : 6,30 $\mu\text{atg.l}^{-1}$) sont brutalement épuisés au printemps alors que les populations planctoniques se développent intensément, et utilisent donc l'ensemble des nutriments disponibles. Une augmentation de l'ensemble des sels nutritifs est observée en début d'été (populations planctoniques peu nombreuses). Ceux-ci seront à nouveau épuisés en automne (NO_3^- et SiO_3^-) (Fig. 17). Les valeurs obtenues en mars 86 sont encore élevées si bien que le bloom printanier n'a pas encore eu lieu. En général, nous avons mis en évidence, des concentrations supérieures au fond.

2.2. Le Dyck

Les relevés des températures forment une courbe d'allure sinusoïdale (Fig. 18)

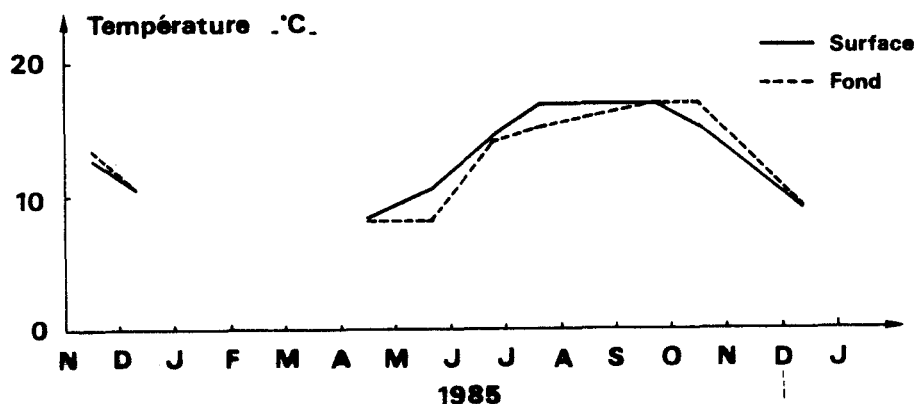


Fig. 18 : Valeurs des températures relevées sur le banc du Dyck durant l'année 1985

L'absence de prélèvements hivernaux ne nous permet pas d'approcher le minimum thermique ; les valeurs maximales se situent en fin d'été (16,70°C). L'inversion des températures entre eaux de surface et eaux de fond a été mise en évidence : les eaux superficielles se caractérisent par des températures supérieures au printemps et en été, dès le mois de septembre les eaux de fond présentent des valeurs supérieures. Ce phénomène a déjà été observé et s'explique par les échanges eau-atmosphère.

L'étude des profils verticaux complète ces observations et montre l'absence de thermocline (Fig. 19).

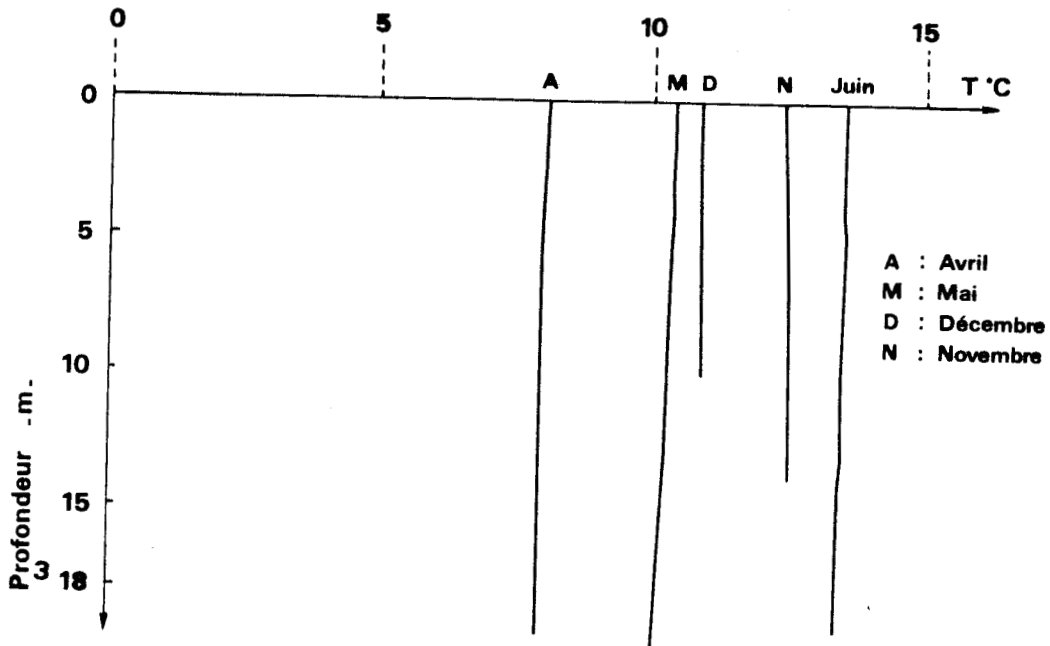


Fig. 19 : Profils thermiques verticaux relevés sur le banc du Dyck à différentes périodes de l'année (1985)

La salinité varie dans une proportion de $1^{\circ}/\text{‰}$ environ sur ce site (Fig. 20).

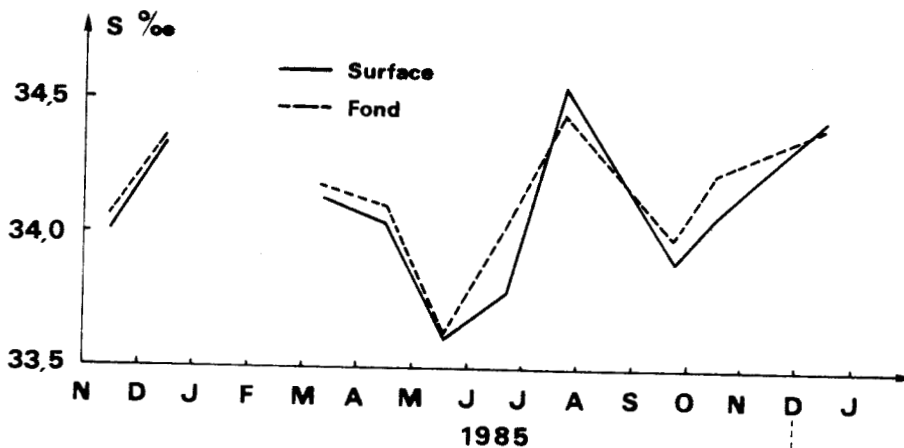


Fig. 20 : Variations annuelles de la salinité obtenue sur le banc du Dyck en 1985

Le Dyck n'est pas assez éloigné de la côte pour ne plus subir l'influence continentale ; aussi nous y avons relevé des salinités comprises entre $33,61^{\circ}/\text{‰}$ et $34,55^{\circ}/\text{‰}$. Ces résultats montrent une diminution de la salinité au mois de mai ($33,61^{\circ}/\text{‰}$) provoquée sans doute par une pluviosité excédentaire qui engendre une augmentation du débit des cours d'eau (Aa). Le maximum halin est relevé en juillet, période, météorologiquement parlant, sèche et chaude, favorisant l'évaporation. Les valeurs de salinité semblent plus élevées au fond qu'en surface mais ces différences restent peu importantes.

Diverses observations révèlent que la transparence de l'eau (profondeur de disparition du disque de Secchi) diminue lorsque l'on se rapproche de la côte, inversement la turbidité augmente. La transparence de l'eau est donc directement liée à la teneur en matières en suspension. Il faut souligner que les profils de turbidité, transparence de l'eau ou charge en matières en suspension sont modifiés au niveau d'un banc sableux où ils subissent des phénomènes de remise en suspension des particules (turbulences accrues...). L'analyse des résultats obtenus (Fig. 21) fait apparaître une charge plus importante en automne (12 NTU) par rapport à la période estivale (1,5 à 2,5 NTU). Les valeurs relevées, tout comme l'ampleur des variations, sont supérieures au fond.

Il est difficile d'établir un lien entre l'évolution de ces paramètres et les variations saisonnières, ils varient suivant la masse d'eau et sont très sensibles vis-à-vis des courants de marée, des conditions météorologiques (état de la mer), des apports terrestres... Souvent, les valeurs les plus élevées sont recueillies pendant la période hivernale (QUISTHOUDT, 1983) du fait des précipitations accrues augmentant ainsi le débit des fleuves, des tempêtes plus nombreuses provoquant une remise en suspension des particules benthiques. Nous avons fait des observations analogues à propos des MES (Fig. 21).

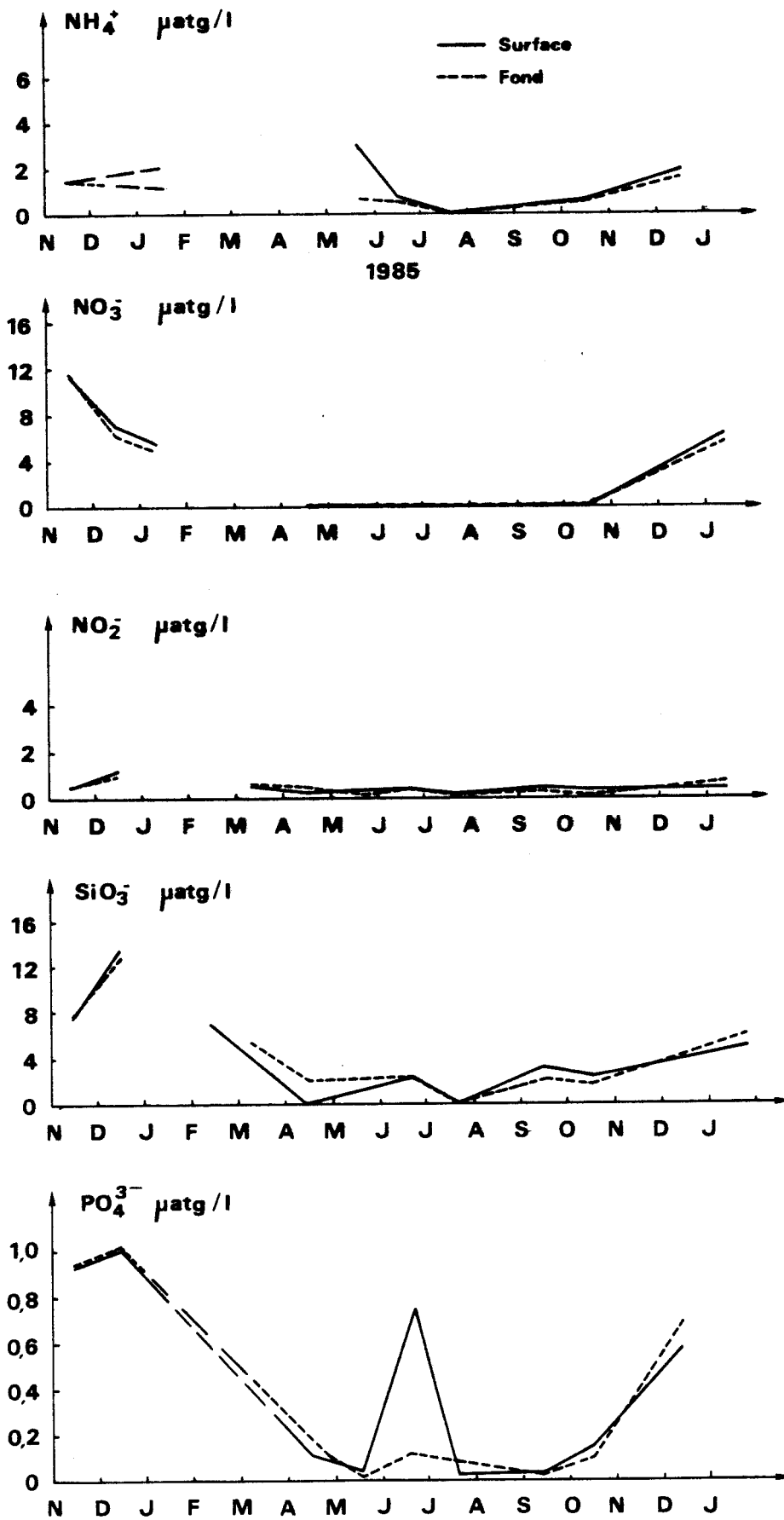


Figure 22 : Variations temporelles des sels nutritifs dissous, sur le Dyck (en 1985).

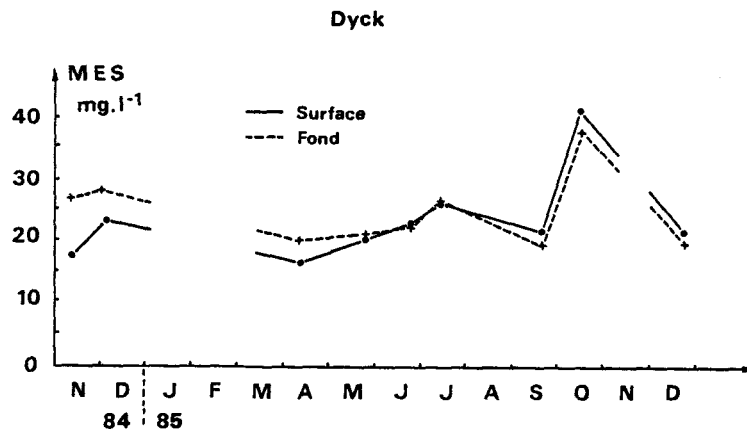


Fig. 21 : Variations annuelles des taux de MES obtenus sur le banc du Dyck en 1985

Les fluctuations sont moindres ($17,37 < \Delta \text{ MES mg.l}^{-1} < 28,40$) exceptée une valeur plus élevée relevée en octobre ($42,10 \text{ mg.l}^{-1}$ en surface). Les masses d'eau de surface et de fond se comportent plus ou moins de la même façon.

La présence des sels nutritifs dissous est liée, principalement, aux cycles biologiques. Lors du développement du phytoplancton, on note la diminution du stock de nutriments. Inversement, pendant la période hivernale, le stock des éléments nutritifs est reconstitué par dégradation bactérienne des organismes morts et des déchets. Le schéma saisonnier est mis en évidence sur la figure 22. Les nitrates sont totalement épuisés du mois d'avril jusqu'en automne ; ils réapparaissent en début d'hiver (décembre $6,1 \mu\text{atg.l}^{-1}$). Les nitrites existent en très petite quantité et apparaissent sous forme de traces durant la période estivale. L'ammonium semble augmenter en mai, et proviendrait sans doute des excréments azotés du zooplancton. Un schéma presque identique s'observe pour les silicates ($13,5 \mu\text{atg.l}^{-1}$ en hiver) qui sont à l'état de traces en avril, ils restent en faible concentration jusqu'en octobre. Quant aux phosphates, les observations sont identiques sauf l'apparition d'un pic en juin ne concernant que les eaux de surface (les débits de l'Aa ne montrent pas de recrudescence).

2.3. Les vases à *Abra alba* et l'Aa

Comme précédemment les relevés thermiques suivent une courbe

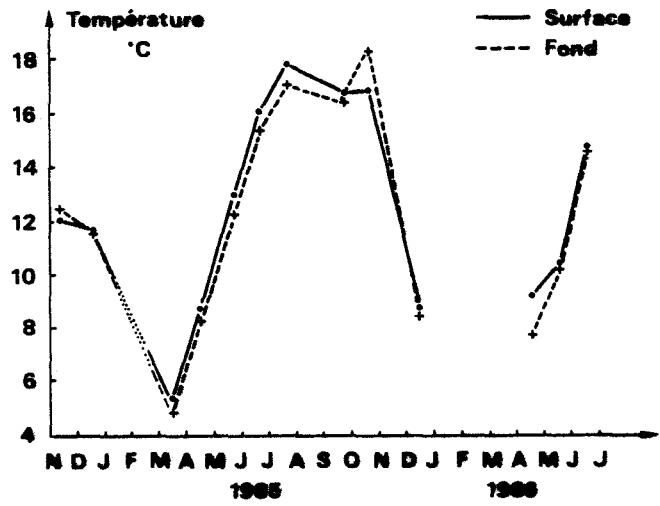


Figure 23 : Variations saisonnières de la température sur le site des vases à *Abra alba*.

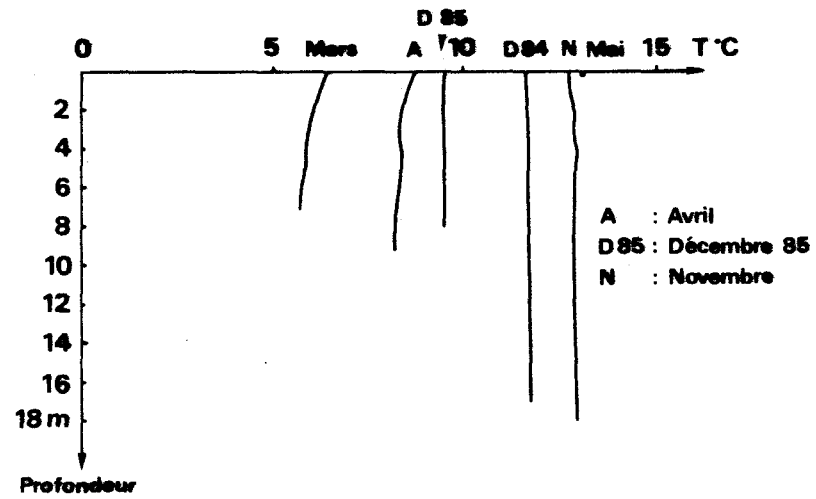


Figure 24 : Profils verticaux des températures relevées sur le site des vases à *Abra alba*, durant l'année 1985 (et décembre 1984).

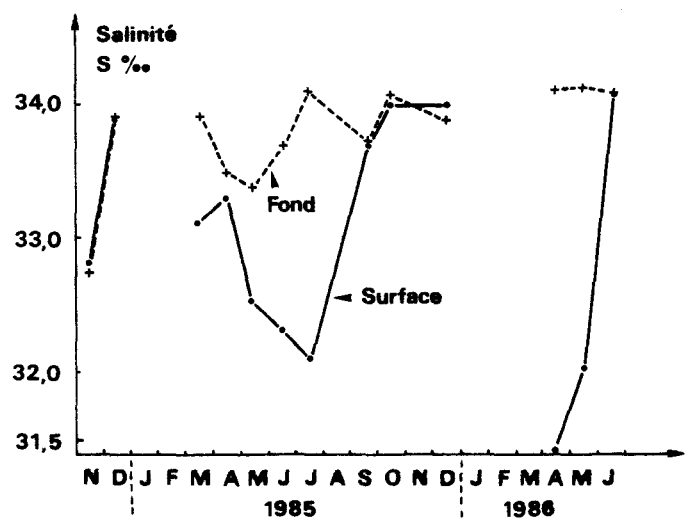


Figure 25 : Variations saisonnières de la salinité sur le site des vases à *Abra alba*.

d'allure sinusoidale, avec un minimum avoisinant 5°C et un maximum de l'ordre de 17,80°C. Les températures sont sensiblement plus élevées de mars à septembre d'abord en surface puis au fond (Fig. 23). Ici aussi on note l'absence de thermocline (Fig. 24).

En ce qui concerne l'Aa, le réchauffement des eaux est plus rapide qu'en milieu marin, mais inversement les eaux se refroidissent plus vite :

	T°C	
	Site des Vases à <i>Abra alba</i> (surface)	Aa
Avril	8,74	11,70
Mai	13,11	14,40
Juin	16,07	16,00
Juillet	17,80	18,10
Octobre	16,94	15,00

Les variations de la salinité diffèrent suivant la masse d'eau considérée. En effet, en zone côtière l'amplitude des variations observées est importante : $31,34 < S^{\circ}/\text{‰} < 34,13$. Les plus fortes variations concernent les eaux superficielles (Fig. 25) affectées par le flux des apports fluviaux. On observe une dessalure importante au mois de juillet ($32,05^{\circ}/\text{‰}$) ainsi qu'au mois d'avril 86 ($32,34^{\circ}/\text{‰}$). Les données météorologiques indiquent que le temps était calme, si bien que l'on peut considérer que les turbulences étaient particulièrement réduites. Ainsi les eaux dessalées de surface étaient maintenues grâce au temps calme. Quant aux valeurs relevées au fond, les fluctuations sont moindres : $32,57 < S^{\circ}/\text{‰} < 34,12$. Les périodes printanières et estivales sont caractérisées par des valeurs de salinité décroissantes tandis que l'automne montre des valeurs proches de $34^{\circ}/\text{‰}$, ce, en relation avec les pluviosités du printemps et la déficience des précipitations en automne. Les salinités relevées dans l'Aa sont très variables : ces variations sont dues à l'intensité de pénétration de l'eau de mer dans le cours d'eau en fonction des cycles de la marée :

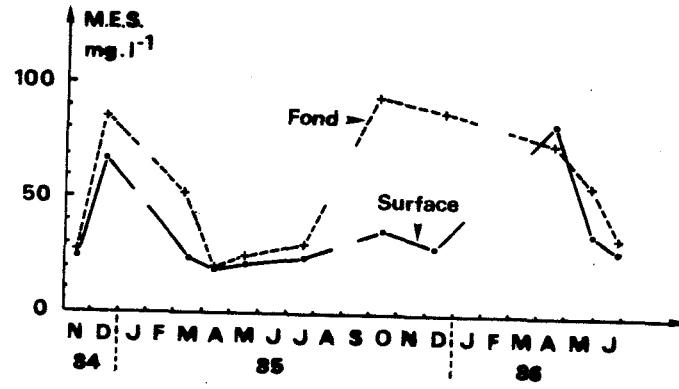


Figure 26 : Variations saisonnières des MES sur le site des vases à *Abra alba*

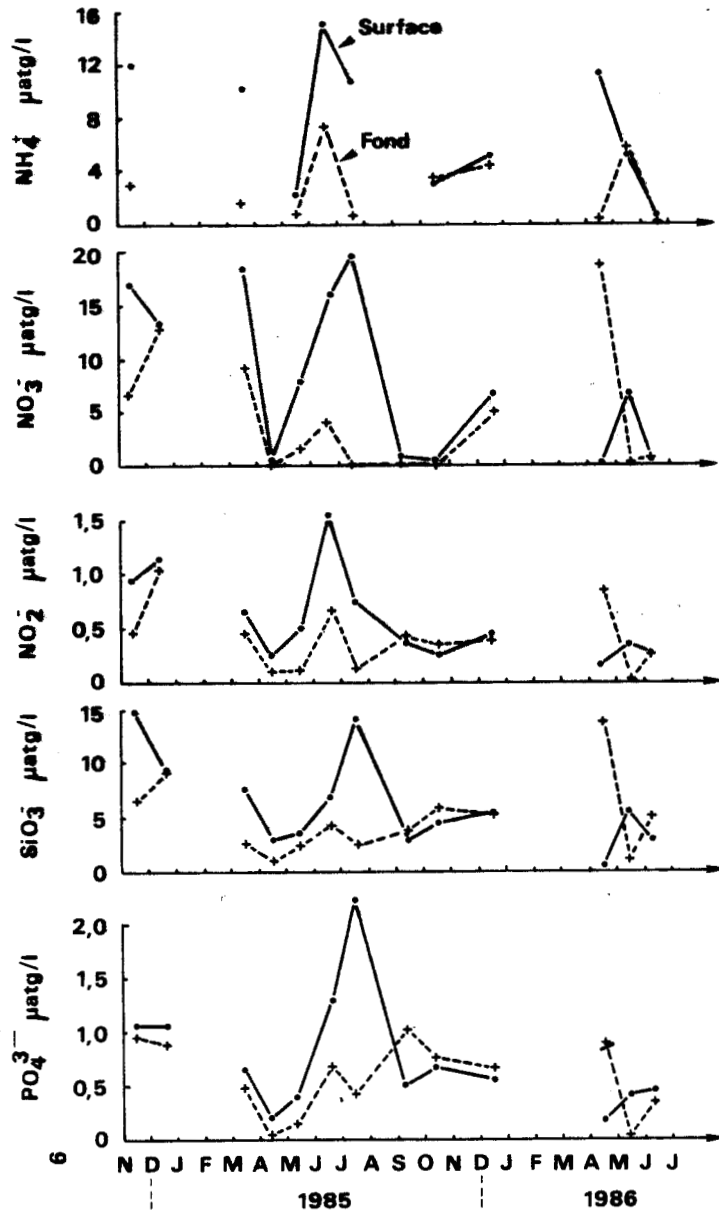


Figure 27 : Variations saisonnières des sels nutritifs dissous, sur le site des vases à *Abra alba*.

concentrations sont supérieures dans la masse d'eau superficielle, continuellement enrichie par les apports continentaux. Les valeurs relevées dans l'Aa sont très fortes quel que soit le sel considéré (nous avons déjà obtenus des taux jusqu'à 30 fois plus élevés que dans le milieu marin avoisinant).

2.4. Etude comparative

Nous avons montré qu'au cours d'une année, la température suit une courbe d'allure sinusoïdale analogue à celle de l'air. L'ensemble des données montre que la zone côtière est plus sensible vis-à-vis des échanges eau-atmosphère, de l'influence continentale, de la plus faible profondeur... ainsi, les températures sont plus élevées qu'au large pendant la période estivale : .

vases à <i>Abra alba</i>	T° max : 17,80°C
Dyck	T° max : 16,70°C

Au cours d'une étude parallèle, ce gradient thermique côte-large a été décrit pour les bancs de la Bassure de Baas et du Vergoyer situés en Manche orientale (QUISTHOUDT, 1987) :

Bassure de Baas ("côte")	Eté : T°C = 16,00°C
	Automne : T°C = 12,90°C
Vergoyer ("large")	Eté : T°C = 15,90°C
	Automne : T°C = 13,50°C

La salinité est un paramètre conservatif dans le milieu marin. Les eaux côtières présentent, en règle générale, une salinité inférieure par rapport aux eaux du large. Les trois sites étudiés fluctuent différemment :

Gris-Nez : $\Delta S^{\circ}/\text{‰} = 0,38$
Dyck : $\Delta S^{\circ}/\text{‰} = 0,94$
Vases à *Abra alba* : $\Delta S^{\circ}/\text{‰} = 2,79$

Elles sont moindres au niveau du Cap Gris-Nez (distant du trait de

côte et soumis à des apports fluviaux restreints), modérées au niveau du Dyck et beaucoup plus marquées sur le site côtier soumis à l'influence directe de l'Aa.

Les eaux côtières sont caractérisées par un brassage important, une activité biologique intense et sont sensibles aux apports continentaux. Ainsi, la charge en matières en suspension augmente considérablement à l'approche du littoral, d'autant plus que la nature du sédiment est enrichie en particules fines. Il est donc possible de classer les sites suivant la turbidité existante :

- 1) Le site du Cap Gris-Nez : caractérisé par des eaux peu turbides (surtout en été), (transparence maximale : 7,5 m).
- 2) Le banc du Dyck : classé suivant une turbidité moyenne (diminuée l'été), (transparence maximale : 6,0 m).
- 3) Le site des vases à *Abra alba* : caractérisé par une forte turbidité (transparence maximale : 2,5 m).

Quant aux sels nutritifs dissous, on les trouvent en plus grande quantité en hiver sur le site des vases à *Abra alba* que sur les autres sites étudiés :

NO_3^-	: > 15 $\mu\text{atg.l}^{-1}$
NO_2^-	: > 1 $\mu\text{atg.l}^{-1}$
PO_4^{3-}	: > 1 $\mu\text{atg.l}^{-1}$
SiO_3^-	: > 10 $\mu\text{atg.l}^{-1}$

tandis qu'au large du Cap Gris-Nez les valeurs avoisinent les taux suivants :

NO_3^-	$\approx 10 \mu\text{atg.l}^{-1}$
NO_2^-	$\approx 0,3 \mu\text{atg.l}^{-1}$
PO_4^{3-}	$\approx 0,8 \mu\text{atg.l}^{-1}$
SiO_3^-	$\approx 6 \mu\text{atg.l}^{-1}$

Cette observation concorde avec le fait que les apports fluviaux drainant des polluants industriels, urbains et agricoles, contribuent à l'enrichissement de la zone littorale (Aa). De plus, le recyclage semble plus intense à la côte et les remises en suspension à partir du fond sont aussi plus importantes. Au printemps, les populations planctoniques se

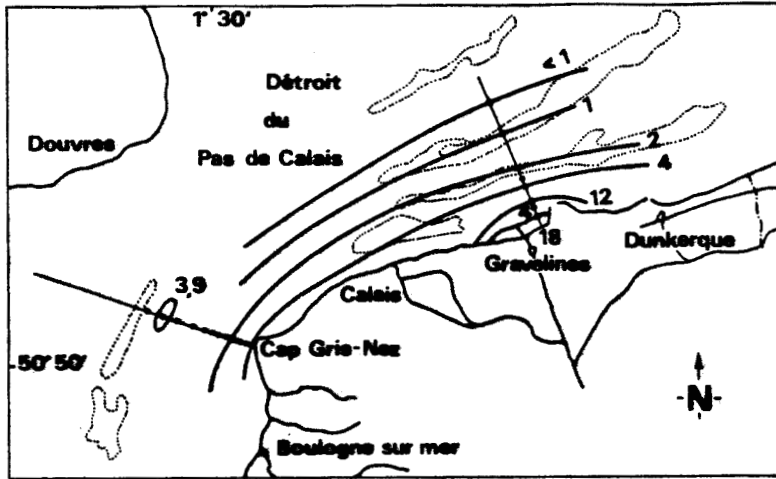


Fig. 28 : NTU

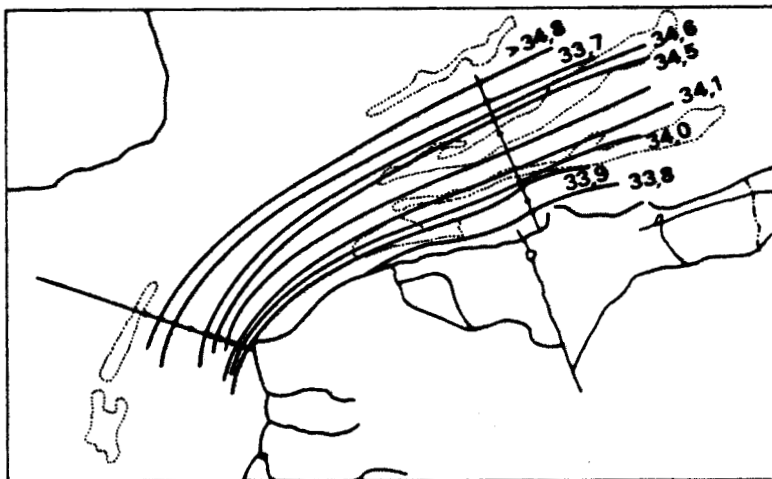


Fig 29 : S ‰

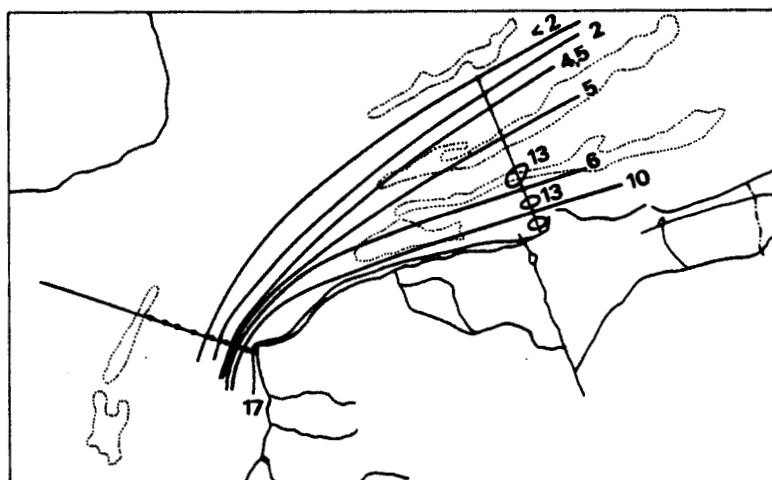


Fig. 30 : Chlorophylle a mg.m⁻³

Figures 28 - 29 - 30 Cartographie de quelques paramètres hydrologiques, dans le détroit du Pas-de-Calais [la turbidité (28), la salinité (29) et les taux de chlorophylle a (30)].

développent au détriment du stock des sels nutritifs et entraînent leur épuisement. Puis ce pool de nutriments se reconstitue peu à peu : les valeurs sont toutefois plus faibles lors du bloom automnal qu'en fin d'hiver. Sur le Dyck, le schéma saisonnier est identique sauf pour les sels azotés qui deviennent limitants : ils restent à l'état de traces durant toute la période estivale. Mais bien que les concentrations hivernales soient moins élevées qu'au niveau du site des vases à *Abra alba* elles restent caractéristiques d'une région eutrophe. Le site du Cap Gris-Nez présente des concentrations moindres que précédemment et un schéma saisonnier semblable. Quoiqu'il en soit, les nitrates représentent le stock le plus important. Les ions ammonium sont utilisés préférentiellement suivis des nitrites puis des nitrates. Ces résultats confirment le fait que les influences continentales sont fortement atténuées au large et n'affectent ainsi que la zone littorale. Ces observations apparaissent sur les figures 28, 29 et 30 où nous avons cartographié quelques paramètres hydrologiques. On s'aperçoit que le gradient resserré au niveau du Cap Gris-Nez, s'étale sous forme d'un "éventail" en Mer du Nord.

L'ensemble de ces données hydrologiques nous ont permis de cerner les particularités hydrologiques de chaque site.

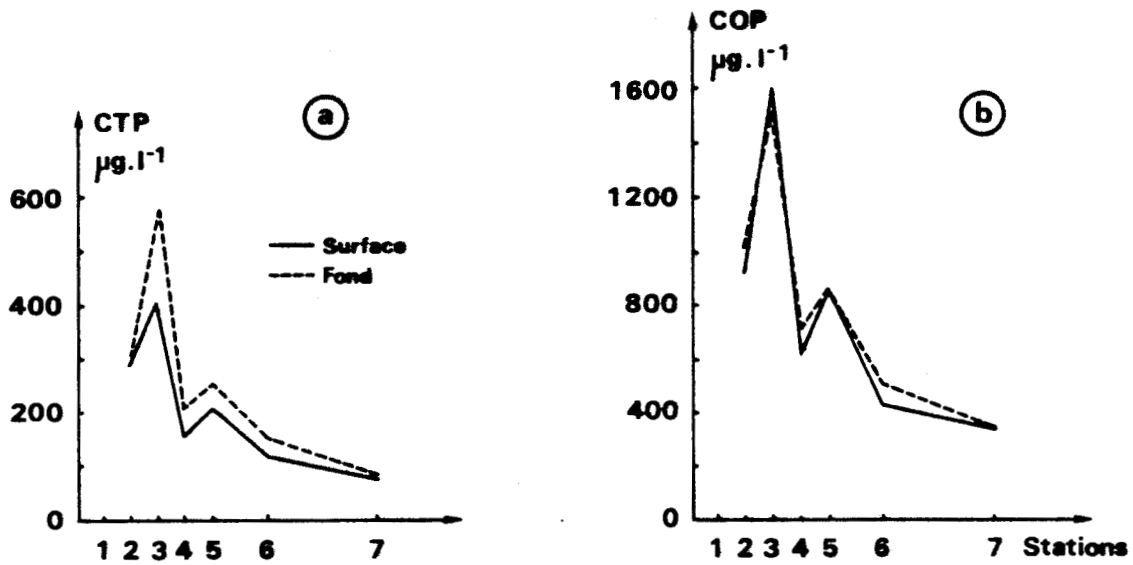
On différencie :

- une zone côtière (site des vases à *Abra alba*) directement soumise aux influences continentales : industrialisation et développement urbain provoquent l'apparition d'un milieu eutrophe, riche en matière particulaire (vivante et inerte).

- une zone "intermédiaire" (banc du Dyck). C'est une région eutrophe mais moins sensible vis-à-vis du continent (salinité supérieure, concentration en nutriments moindre...).

- une zone "du large" (site du Cap Gris-Nez) caractérisée par des eaux moins chargées en particules, moins riches en sels nutritifs...où les apports telluriques sont plus restreints.

Dunkerque . 20.03.84 .



Cap Gris-Nez . 10.04.84

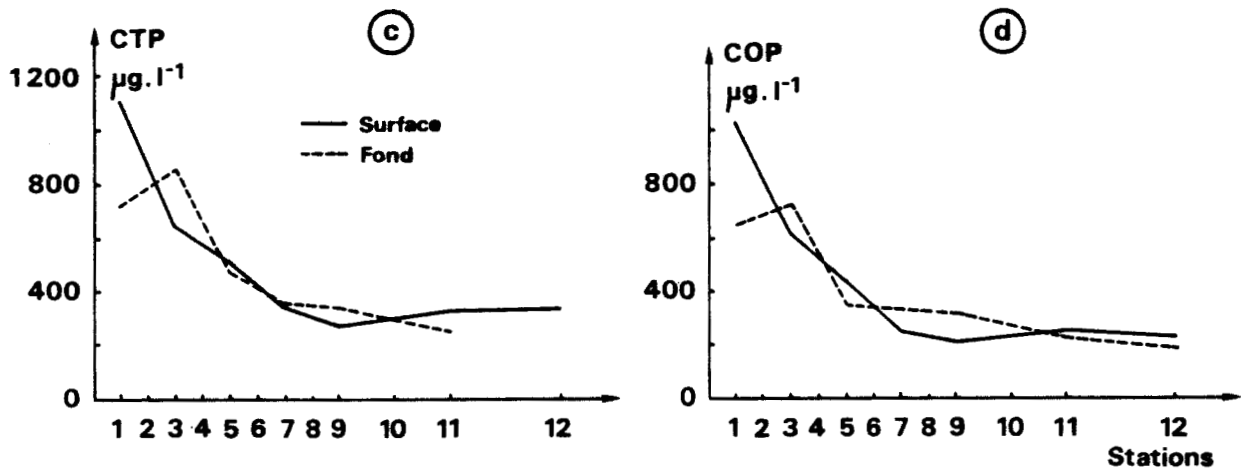


Figure 31: Variations spatiales du carbone particulaire (CTP et COP) en Manche Orientale et Mer du Nord.

3. La fraction particulaire et dissoute

3.1. La fraction particulaire

3.1.1. Les variations spatiales

Compte-tenu des caractéristiques régionales, on peut se demander, dans la zone considérée, si des masses d'eau différentes se caractérisent par l'importance du matériel détritique et organique : la chlorophylle α , le carbone et l'azote particulaires ont été mesurés à cette fin.

Les radiales "côte-large" réalisées en 1983-1984 en Manche orientale et en Mer du Nord, permettent de mettre en évidence des résultats concernant la fraction particulaire, analogues aux observations d'ordre physico-chimique, à savoir une zone côtière plus riche en carbone et azote particulaires que la zone du large. Ce phénomène est visualisé sur les figures 31a-b-c-d où l'on observe une décroissance des valeurs de la côte vers le large ; en Mer du Nord, les profils montrent des artefacts (stations 3 et 5) dus à la présence des bancs sableux (Haut-Fond de Gravelines et Dyck)

Lors du transect Boulogne-sur-mer - Douvres, les mesures de carbone particulaire confirment l'origine continentale française des particules les plus fines, recueillies sur filtre Whatman, ainsi que leur nature minérale : les valeurs de C.T.P. diminuent de moitié entre les stations 5 et 6 passant de 900 à 400 $\mu\text{g.l}^{-1}$, alors que la quantité de C.O.P. est bien plus stable sur l'ensemble de la radiale. L'azote particulaire (N.T.P. et N.O.P.) varie beaucoup entre les deux masses d'eau (Fig. 32 et 33) Les valeurs sont élevées dans la zone littorale (stations 1 à 5) et baissent brutalement à partir de la station 6 (QUISTHOUDT et coll., 1987).

La distribution de la matière particulaire dépend de nombreux facteurs tels que la distance par rapport à la côte, l'ampleur des apports continentaux, l'action des marées, la profondeur...

3.1.2. Les variations spatio-temporelles sur les différents sites étudiés

a) Le Cap Gris-Nez

Alors que le phytoplancton est peu abondant, les rapports COP/Chl α sont élevés : les teneurs en carbone organique dues aux chlorophylles

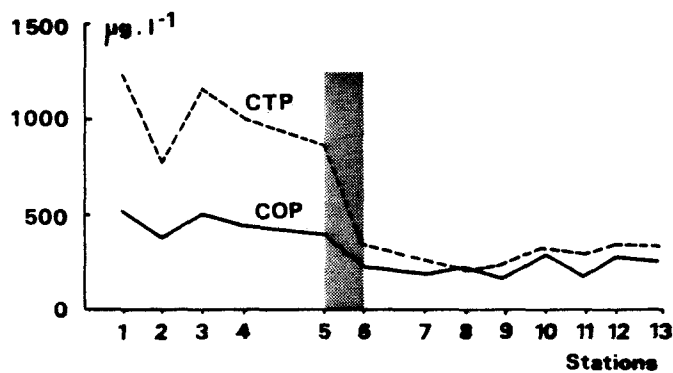


Figure 32 : Variations spatiales du carbone particulaire entre Boulogne sur mer et Douvres.

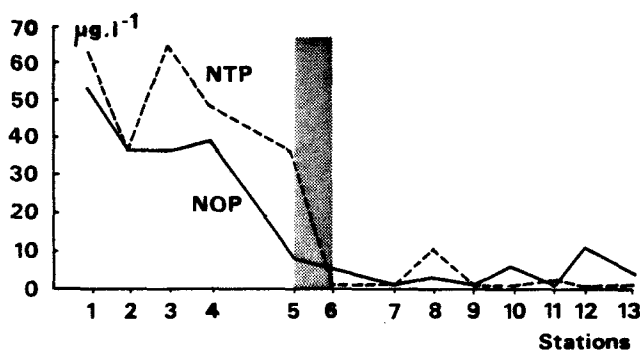


Figure 33 : Variations spatiales de l'azote particulaire entre Boulogne sur mer et Douvres.

interviennent peu. Au printemps (mars) les concentrations en chlorophylle α augmentent, inversement COP/Chl α diminue considérablement (33,02 en surface et 21,35 au fond pour une biomasse phytoplanctonique de 10,29 mg.m⁻³ en surface et 12,82 au fond). La figure 34a fait apparaître les variations de COP/Chl α , soit un minimum au mois de mars puis une augmentation progressive des valeurs jusqu'en juin (biomasse phytoplanctonique peu élevée à cette époque) ; ensuite COP/Chl α se stabilise autour de 200. On peut également noter que l'ensemble des valeurs tend à être supérieur en surface.

Une étude antérieure avait montré l'existence d'une corrélation significative à 99% entre C.O.P./M.E.S. en hiver, et C.O.P./Chl α au printemps (QUISTHOUDT, 1983).

Le carbone total particulaire (C.T.P.) (Fig. 34b) est toujours supérieur à 300 $\mu\text{g.l}^{-1}$ pendant le cycle étudié, avec un maximum en surface au mois de mai (697,92 $\mu\text{g.l}^{-1}$) puis une diminution des teneurs en juin qui réaugmenteront uniquement en surface pendant le reste de l'été. Le pic relevé en mai peut être dû à l'effet conjugué d'une biomasse phytoplanctonique encore importante ($\approx 3,5 \text{ mg.m}^{-3}$) et un début de bloom bactérien ($\approx 4 \times 10^5 \text{ cellules.ml}^{-1}$). Le mois suivant, la biomasse bactérienne est sensiblement plus élevée mais le phytoplancton est beaucoup moins abondant. Le carbone organique particulaire (Fig. 34c) se comporte de manière similaire ($200 < \text{COP } \mu\text{g.l}^{-1} < 550$) aussi bien en surface qu'au fond tout en restant plus élevé dans la zone de surface et tend à diminuer dès le mois de septembre.

L'azote total particulaire (Fig. 34d) montre des variations identiques au carbone (C.T.P.) ($10 < \text{NTP } \mu\text{g.l}^{-1} < 80$). Le profil obtenu avec l'azote organique particulaire (Fig. 34e) est semblable à celui concernant NTP.

Nos résultats concernant les rapports C/N (COP/NOP) montrent une évolution de la matière organique au cours de l'année (Fig. 34f). Ci-dessous, figure la composition relative des organismes planctoniques d'après VINOGRADOV (1935) *in* "The Oceans" - SVERDRUP et coll., 1970 :

Elément	Eau de mer	Diatomées	Péridiniens	Copépodes
C	100	100	100	100
N	0,5	18,5	13,8	25,0

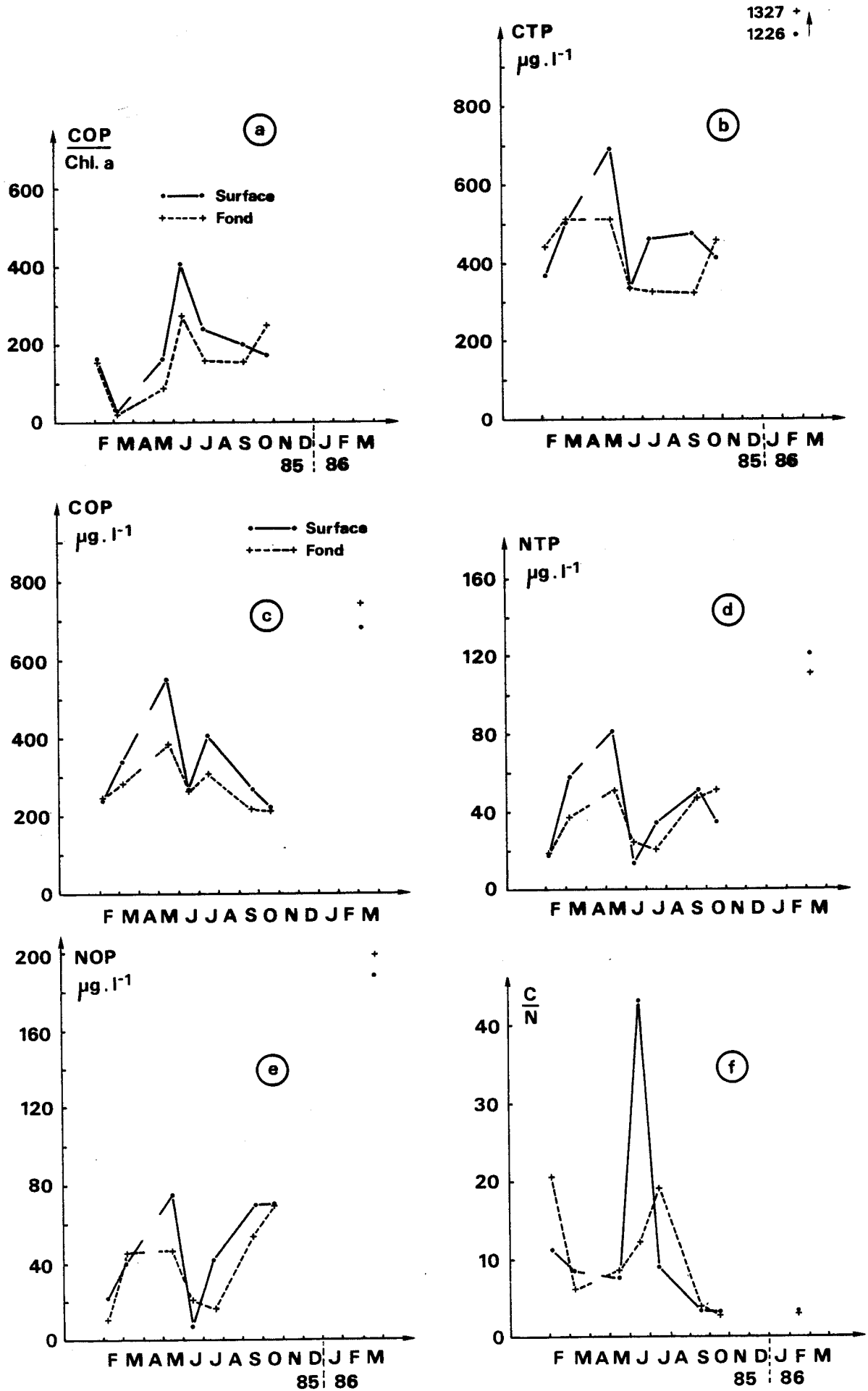


Figure 34 : Variations saisonnières de la fraction particulaire au large du Cap Gris-Nez, durant l'année 1985.

Ainsi, des valeurs de C/N théoriques ont été calculées :

- bactéries et zooplancton : $C/N \approx 4,0$
- phytoplancton : $C/N \approx 5,6$
- matières organiques inertes : $C/N > 10,0$

Nos résultats font apparaître quelques observations :

- Au mois de février, la charge en matière organique inerte est élevée ($C/N > 10$).

- C/N diminue dès le mois de mars et tend à se rapprocher des valeurs caractéristiques du phytoplancton. De même, mais de façon plus marquée, C/N est proche de 6 en automne.

- Le profil révèle un pic au mois de juin en surface ($C/N = 43$) et en juillet (au fond), dont l'origine peut être due à la dégradation du plancton.

b) Le banc du Dyck

Les rapports COP/Chl α montrent des variations saisonnières bien marquées : pendant la période hivernale COP/Chl α est supérieur ou égal à 150 aussi bien en surface qu'au fond, tandis que du mois d'avril au mois d'octobre, COP/Chl α fluctue en dessous de 100.

La figure 35a confirme ces observations ; la masse d'eau superficielle a tendance à avoir un rapport COP/Chl α plus faible que les eaux du fond. Ces observations diffèrent quelque peu de celles effectuées sur le site du Gris-Nez.

Le carbone total particulaire (Fig. 35b) a été trouvé en règle générale, en concentration supérieure dans la masse d'eau du fond (inversement aux observations faites sur le site précédent). Nous avons mis en évidence des concentrations plus élevées pendant la période estivale, période durant laquelle se développe les diverses communautés planctoniques (phytoplancton, bactérioplancton, zooplancton). D'une manière générale, les taux de C.T.P. sont supérieurs sur le Dyck à ceux obtenus sur le site du Cap Gris-Nez. Les remarques concernant le carbone total s'appliquent tout à fait au carbone organique particulaire (Fig. 35c).

En ce qui concerne l'azote particulaire (Fig. 35d), les fluctuations sont de type "dents de scie" avec une tendance vers des concentrations

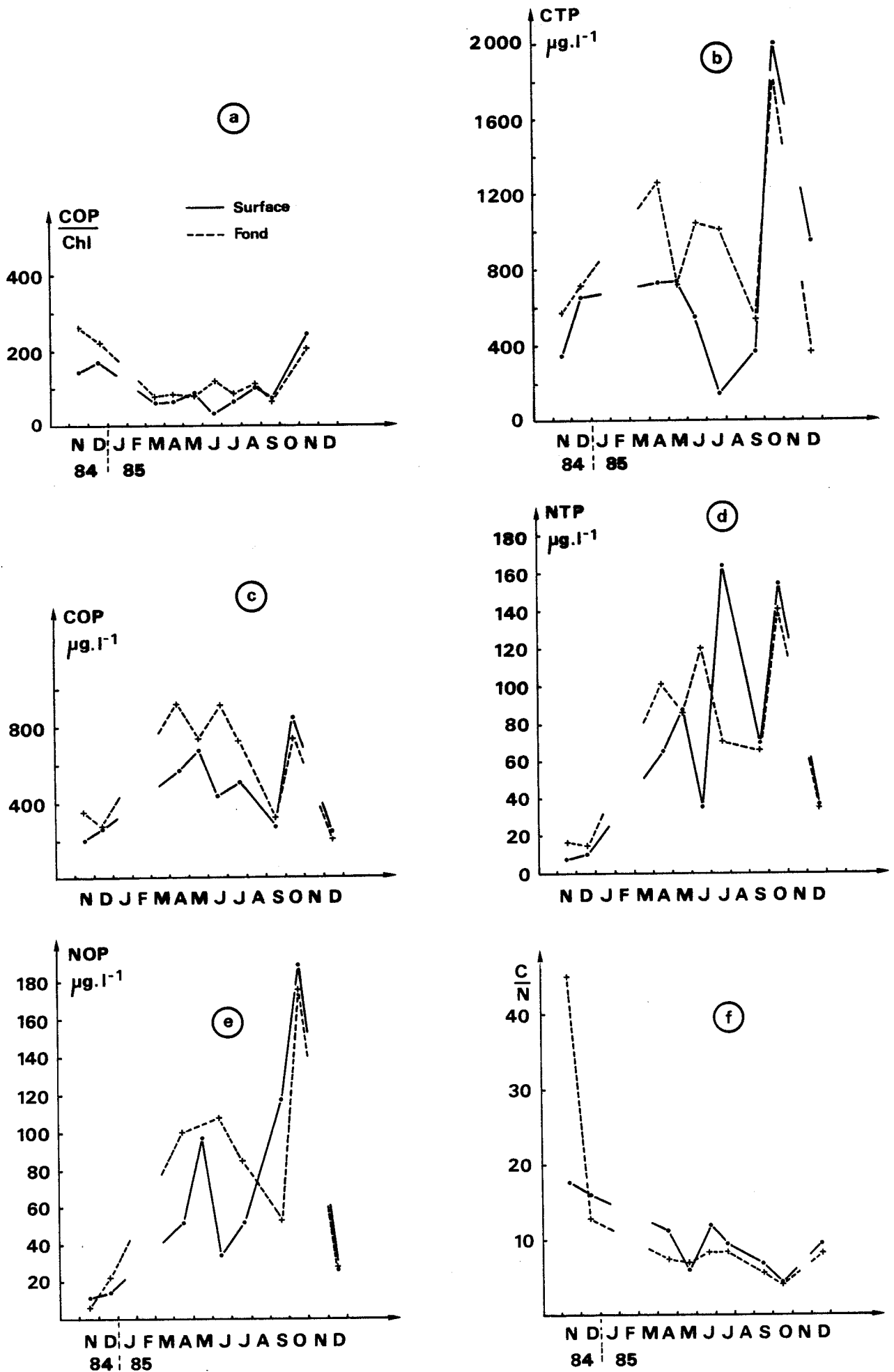


Figure 35 : Variations saisonnières de la fraction particulaire sur le banc du Dyck, durant l'année 1985.

plus élevées pendant la saison chaude. NOP (Fig. 35e) se caractérise par la présence de deux maxima (début d'été et automne).

Les rapports C/N (COP/NOP) (Fig. 35f) sont élevés durant l'hiver (C/N > 12) et même très élevés dans la masse d'eau proche du fond. Ils diminuent fortement au printemps, notamment dans la masse d'eau du fond, particulièrement riche en phytoplancton. Ils restent peu élevés en mai (période de bloom bactérien). On observe des valeurs très faibles en octobre (proche de 5), période de bloom phytoplanctonique automnal.

c) Les vases à *Abra alba* et l'Aa

Les rapports COP/Chl α sont plus faibles lorsque les populations phytoplanctoniques se développent, le C.O.P. est alors d'origine planctonique. Puis COP/Chl α reprend des valeurs élevées pendant la période hivernale tout comme sur le banc du Dyck (fig. 36a). Les concentrations trouvées sont également supérieures dans la masse d'eau proche du fond que dans la zone de subsurface.

Dans l'Aa, on observe aussi ce cycle saisonnier. Les teneurs en carbone particulaire sont importantes par rapport aux sites préalablement étudiés : les stations côtières sont fortement influencées par les apports telluriques d'où la richesse de la fraction particulaire sur le site des vases à *Abra alba* (Fig. 36b - c) ; dans l'Aa les concentrations en carbone particulaire sont également très élevées :

- Cap Gris-Nez (surface)	=	227 < COP $\mu\text{g.l}^{-1}$ < 553
- Banc du Dyck (surface)	=	208 < COP $\mu\text{g.l}^{-1}$ < 850
- Vases à " <i>Abra alba</i> " (surface)	=	332 < COP $\mu\text{g.l}^{-1}$ < 1652
- Aa	=	1068 < COP $\mu\text{g.l}^{-1}$ < 6590

Les relevés annuels montrent un pic très marqué en mai. On remarque que durant cette période les débits de l'Aa sont importants et d'autre part, la biomasse planctonique (phytoplancton et bactérioplancton) est encore élevée ce qui peut expliquer la charge en carbone importante. Les concentrations en C.T.P. et C.O.P. sont supérieures au fond par rapport à la surface (charge chlorophyllienne supérieure au fond).

Les variations de l'azote particulaire (Fig. 36d - e) sont du même

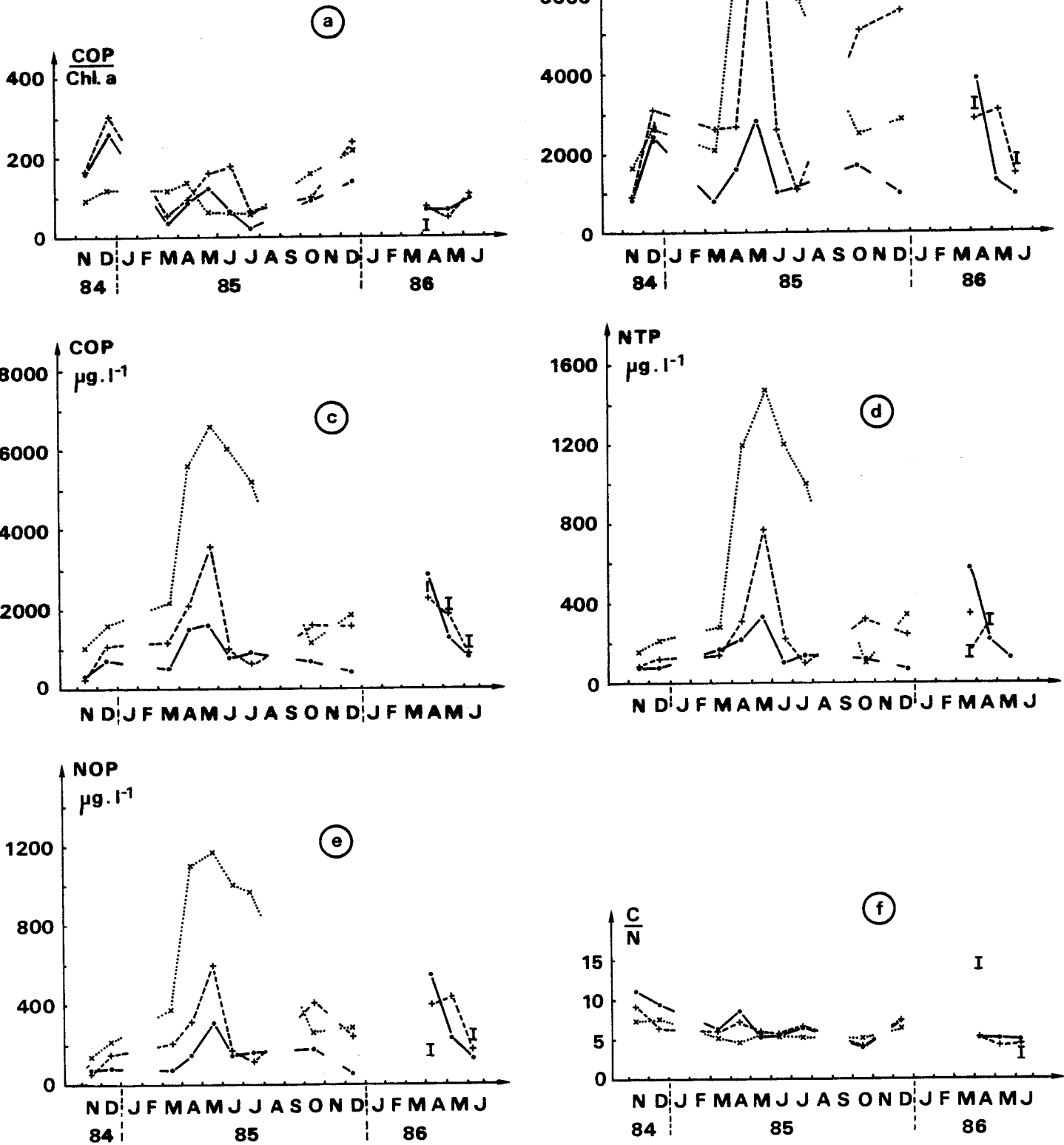


Figure 36 : Variations saisonnières de la fraction particulaire sur le site des vases à *Abra alba* et dans l'Aa (1985).

type, soit un pic marqué en mai et des teneurs supérieures au fond. Nous pouvons mettre en évidence l'existence d'un cycle saisonnier au cours duquel, les teneurs en N.T.P. et N.O.P. augmentent dès le printemps jusqu'en mai puis diminuent.

En ce qui concerne C/N (COP/NOP) (Fig. 36f), les valeurs obtenues sont très proches, aussi bien sur l'Aa que sur le site marin des vases à *Abra alba*. Les résultats diffèrent de ce que l'on a observé précédemment : les valeurs tendent vers 10 en hiver mais restent peu élevées par rapport aux autres sites, et diminuent au printemps pour rester stables durant toute la période estivale et automnale (C/N < 8 est plus souvent égal à 5 notamment dans l'Aa). Les résultats obtenus en 1986 concordent avec ceux de 1985.

3.2. La fraction dissoute

Les matières organiques dissoutes interviennent dans le domaine pélagique au niveau des processus biologiques et ceux-ci jouent un rôle au niveau de leur formation, évolution et décomposition.

Nous nous sommes intéressés à l'évolution du carbone organique dissous en Manche Orientale et Mer du Nord.

3.2.1. Evolution du carbone organique dissous sur le site "Cap Gris-Nez"

L'évolution saisonnière du C.O.D. est représentée sur la figure 37.

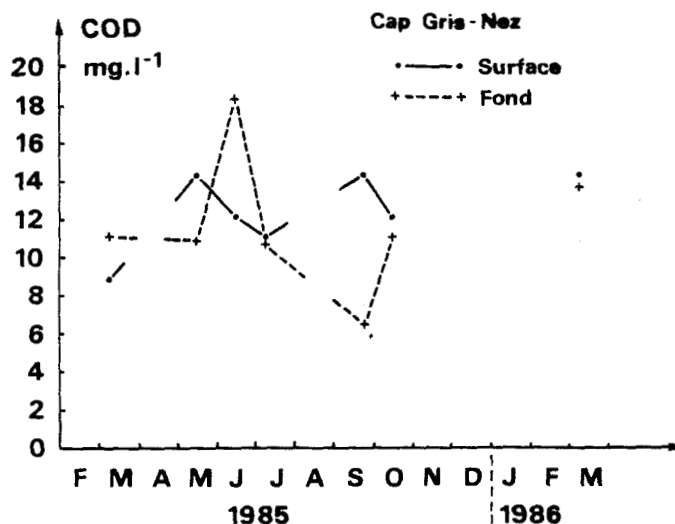


Fig. 37 : Evolution du COD, au cours de l'année 1985, sur le site du Cap Gris-Nez

Les teneurs varient entre $8,97 \text{ mg.l}^{-1}$ et $14,75 \text{ mg.l}^{-1}$ pour les eaux superficielles, entre $6,53$ et $18,56$ pour les eaux proches du fond. Le cycle révèle deux maxima pour les eaux de surface, en mai et en septembre (absence de prélèvements au mois d'avril), la masse d'eau de fond se caractérise par un pic en juin. Il semblerait que ces variations soient internes au système, les données météorologiques ne nous permettent pas d'attribuer ce phénomène à des apports telluriques.

3.2.2. Variations saisonnières du C.O.D. sur le banc du Dyck

Sur le Dyck, les concentrations en C.O.D. varient entre $1,48$ et $7,64 \text{ mg.l}^{-1}$ en surface et, $0,02$ et $3,70$ au fond. Les teneurs sont plus élevées en mai et septembre par rapport aux autres prélèvements. On peut aussi noter une augmentation sensible des valeurs obtenues au mois de décembre.

3.2.3. L'évolution du carbone organique dissous sur le site côtier des vases à *Abra alba* et sur l'Aa

L'évolution saisonnière du C.O.D. est représentée sur la figure 38.

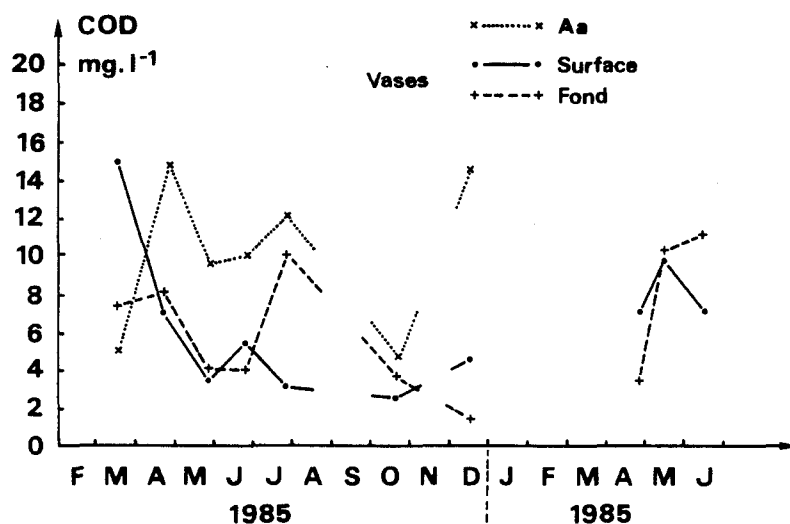


Fig. 38 : Evolutions saisonnières du COD sur le site des vases à *Abra alba* et dans l'Aa (1985)

Le cycle fait apparaître des teneurs élevées en surface au mois de mars ($15,04 \text{ mg.l}^{-1}$) qui diminuent jusqu'en mai pour réaugmenter sensiblement

en juin puis se stabiliser autour de 3 mg.l^{-1} le reste de l'été. On observe une augmentation des teneurs en décembre ($4,70 \text{ mg.l}^{-1}$). La masse d'eau proche du fond se comporte différemment : les teneurs sont élevées au printemps (mars-avril : $\approx 8 \text{ mg.l}^{-1}$), diminuent en mai et juin ($\approx 4 \text{ mg.l}^{-1}$) et réaugmentent brutalement au mois de juillet pour atteindre $10,16 \text{ mg.l}^{-1}$. Ensuite, les concentrations sont inférieures à 4 mg.l^{-1} .

En ce qui concerne l'Aa, les valeurs obtenues sont plus élevées que dans le milieu marin : elles varient entre $4,88$ et $14,92 \text{ mg.l}^{-1}$. Le cycle saisonnier tend à se rapprocher des observations faites sur le site côtier des vases à *Abra alba* pour les eaux du fond : un premier maximum apparaît en avril puis les teneurs se stabilisent autour de 10 mg.l^{-1} en mai et juin pour réaugmenter à nouveau en juillet. Au mois d'octobre, les concentrations en C.O.D. sont minimales et augmentent très fortement en décembre.

Les prélèvements effectués en 1986 montrent des valeurs croissantes d'avril à juin pour les eaux proches du fond (de $3,59$ à $11,12 \text{ mg.l}^{-1}$) tandis que la masse d'eau superficielle montre des valeurs proches de 7 mg.l^{-1} avec un pic en mai ($9,98 \text{ mg.l}^{-1}$).

Les résultats mettent en évidence un transport important de matière organique dissoute dans l'Aa durant la période hivernale ($14,92 \text{ mg.l}^{-1}$ de C.O.D. en décembre 1985). Les fortes valeurs relevées en mars sur le site des vases à *Abra alba* peuvent provenir d'une éventuelle influence de l'Aa qui aurait transporté des quantités importantes de C.O.D. les mois précédents. Les variations observées sont dues, soit à des apports internes au système (apports d'ordre biologique dus au plancton, par exemple), soit à des apports externes d'origine tellurique...

Ici aussi l'Aa apparaît comme un site particulièrement enrichi en C.O.D. et influence considérablement le site côtier qui lui est proche, les vases à *Abra alba*.

Le banc du Dyck, plus éloigné du littoral, peut être encore considéré comme eutrophe mais les teneurs moyennes en C.O.D. restent inférieures à celles relevées plus à la côte. Quant au site du Cap Gris-Nez, nous ne nous permettrons aucune comparaison vu les problèmes de conservation cités dans le chapitre "Méthodologie".

4. Discussion

L'ensemble des données physico-chimiques nous permettent d'approfondir nos connaissances hydrologiques du détroit du Pas-de-Calais, et notamment de distinguer l'existence de deux masses d'eaux définies par des caractéristiques physico-chimiques propres. Les évolutions saisonnières sont différentes. Des cycles simples et de moindre amplitude caractérisent l'évolution hydrologique des eaux du large (BENTLEY, 1984). Les eaux côtières sont soumises à des variations extrêmes perturbées par les apports telluriques et les tempêtes qui remettent en suspension les sédiments enrichis en matières organiques. Les travaux de LEE et FOLKARD (1969) sur les facteurs affectant la turbidité en Mer du Nord ont montré des observations semblables : ils ont démontré que les eaux d'origine Atlantique qui pénètrent dans le détroit du Pas-de-Calais se caractérisent par une salinité élevée et une turbidité faible tandis que les eaux côtières anglaises présentent une faible salinité et une turbidité élevée.

Les variations saisonnières concernant la température et l'éclairement, engendrent des modifications d'ordre qualitatif et quantitatif des populations planctoniques et de la matière organique disponible, notamment à l'interface pelagos-benthos. Nous avons montré l'existence d'une population algale très importante à l'interface eau-sédiment (concentrations en $Chl\alpha$ élevées trouvées au printemps 1986 lors des prélèvements effectués en scaphandre autonome) sur le site côtier de Gravelines, constituant ainsi une source de nourriture disponible pour les organismes benthiques ($73,20 \text{ mg } Chl\alpha \cdot m^{-3}$). Ceci est comparable aux travaux de CHRISTENSEN et KANNEWORFF (1985) qui ont trouvé, au large du Danemark, une biomasse chlorophyllienne élevée au niveau sédimentaire surtout aux mois de mars et avril. Ils ont montré également que le phytoplancton benthique constitue une source majeure de nourriture (études stomacales chez diverses espèces).

Nos résultats obtenus concernant les sels nutritifs dissous font apparaître les plus fortes concentrations en hiver, notamment sur le site des vases à *Abra alba*, dues aux arrivées d'eau douce contenant de fortes quantités de sels minéraux. De même, SEGEBARTH-ORBAN (1974) confirme, sur le littoral belge, que les augmentations en éléments nutritifs

correspondent à une diminution de la salinité. Selon JOHNSTON et JONES (1965) le sud de la Mer du Nord est particulièrement enrichi en éléments nutritifs par rapport à l'ensemble de la Mer du Nord, richesse provenant des grands fleuves tels que Rhin, Meuse, Escaut. Les travaux de ELKENS (1971) montrent un phénomène de dilution vers le large. La baisse brutale des concentrations en nutriments au printemps a été déjà observée au cours de nombreux travaux. Elle provient de l'assimilation du phytoplancton (LANCELOT et BILLEN, 1984). LAANBROEK et coll. (1985) ont décrit un phénomène identique aux Pays-Bas, notamment lors de l'apparition massive de *Phaeocystis pouchetii*. Les phosphates présentent des concentrations minimales pendant le bloom (mai) puis réaugmentent dès le mois de juin ; des observations similaires ont été relevées dans le lac salé de Grevelingen. Nos travaux montrent des faits identiques puisque la concentration en ions phosphate réaugmentent dès la fin du bloom (juin-juillet), observations valables également pour les autres sels minéraux.

L'ensemble des variations hydrologiques présentées précédemment peuvent provenir de trois types d'influences :

- les relations fond/agitation de la masse d'eau,
- les apports terrigènes,
- le cycle biologique au sein de la masse d'eau.

Toutes trois sont soumises aux variations saisonnières et dépendent les unes des autres.

La distribution de la matière organique particulaire dépend de nombreux facteurs, tels que la distance par rapport à la côte, l'action des marées, la faible profondeur, la teneur en sels nutritifs, les apports continentaux... Les travaux de JACOBS et EWING (1968) ont montré que les particules "pélagiques" trouvées dans les divers océans ont des origines très variées : terrigènes, volcaniques, chimiques... Les particules les plus fines ($< 1 \mu\text{m}$), tel que les argiles se retrouvent, même, dans les eaux les plus claires ; elles peuvent être transportées en suspension pendant de longues périodes par les courants et la circulation océanique (concentration moyenne mondiale : 0 - 19,9 mg/200 l).

Une particule peut être composée de substances organiques et inorganiques. DAVIS et PAYNE (1983) ont défini six catégories : les pelotes fécales, les phytodétritus, les diatomées, les restes de

crustacés, les cristaux minéraux, et les "autres", dont les proportions varient selon la saison de collecte de ces particules. La sédimentation des particules pélagiques (neige marine) constitue une source alimentaire non négligeable pour les organismes profonds (ROWE et GARDNER, 1979) ; une partie sera reminéralisée et alimente ainsi le stock de la fraction dissoute (WATSON et WHITFIELD, 1985). La composition des particules inertes dépend, soit de son âge, soit du stade de décomposition ou de reminéralisation de la particule. Dans la zone euphotique, les pigments photosynthétiques sont rapidement décomposés après la mort ainsi que le phosphore. L'azote et le carbone semblent plus réfractaires à la décomposition (MENZEL et RYTHER, 1964). GORDON (1970) montre que les agrégats constituent une source d'énergie pour de nombreux organismes puisqu'ils contiennent des protéines et des carbohydrates en proportions variables.

L'azote et le carbone particulaires ont été utilisés pour étudier la biomasse phytoplanctonique mais en réalité, ces analyses tiennent compte aussi du matériel détritique et hétérotrophique. La relation (exprimée sous forme de COP) avec la chlorophylle a (COP/Chl a) est en fait très variable. Nous avons relevé un cycle saisonnier concernant les rapports COP/Chl a , soit un rapport élevé (> 250 quel que soit le site) lorsque le phytoplancton est peu abondant et des valeurs plus faibles pendant les périodes de développement planctonique intense (< 60). COP/Chl a dépend d'un certain nombre de facteurs tels que la température, les conditions d'éclairement, la quantité de nutriments, des espèces algales présentes (LAANBROEK et coll., 1985). La diminution de COP/Chl a en période de bloom phytoplanctonique a été mise en évidence dans d'autres travaux [DAVIS et PAYNE (1983)] :

- COP/Chl a : 24 mgC/mg Chl a (ESTRADA, 1980)
- COP/Chl a : 10 - 40 mgC./mg Chl a (EPPLEY et coll., 1977).
- COP/Chl a : ≈ 30 mgC/mg Chl a sur le site Gris-Nez,
- : < 60 mgC/mg Chl a sur le site du Dyck,
- : < 50 mgC/mg Chl a sur le site des vases à *Abra alba*,
- : < 60 mgC/mg Chl a sur l'Aa.

} notre
étude

Néanmoins, BERMAN et POLLINGHER (1974) ont décrit, dans le lac Kinneret,

des variations saisonnières différentes puisque les rapports COP/Chl α étaient inférieurs avant et après le bloom et augmentaient considérablement pendant le bloom de *Peridinium*. Les phénomènes de "grazing" et de vieillissement d'une population phytoplanctonique se traduisent par une augmentation du rapport COP/Chl α (visible sur les différents profils (figure 34a - 35a - 36a) puisque COP/Chl α a tendance à croître immédiatement après le bloom végétal). Les cellules phytoplanctoniques se transforment en débris particuliers (SMETACEK et HENDRIKSON, 1979) qui ont tendance à augmenter lors d'un bloom (SMETACEK et coll., 1978). Pendant les saisons de croissance, la proportion de COP phytoplanctonique est supérieure à la proportion détritique, en hiver, le phénomène inverse est observé du fait de la teneur en débris de la colonne d'eau (SMETACEK et HENDRIKSON, 1979). Des variations importantes du rapport COP/Chl α ont été relevées par EPPLEY (1971) pouvant aller de 50 pour les eaux productives à 250 quand la production hétérotrophe est supérieure à la production autotrophe, ou, lorsqu'un élément devient limitant. Dans notre région, Manche-Mer du Nord, l'amplitude est plus importante.

L'utilisation des rapports C/N permet d'avoir une approche de l'évolution de la matière organique au cours de l'année. Selon LANCELOT et coll., (1986), une valeur de C/N égale à 5,6 est caractéristique d'un développement de cellules de *Phaeocystis pouchetii*, tandis que la valeur de 7,7 semble être caractéristique d'une population estivale phytoplanctonique sur le littoral Belge. Plus généralement, C/N proche de 6 caractérise la présence de phytoplancton.

Les particules inertes contiennent, en principe, peu de composés azotés mais plutôt une structure proche de la cellulose ou de la lignine, d'où l'hypothèse que les particules renfermant une proportion non négligeable de tissus vivants se caractérisent par un C/N bas ; C/N est d'autant plus faible que la particule renferme des composés azotés d'origine "protéine microbienne" (TAYLOR et ROFF, 1984). D'où l'intérêt des rapports C/N dans l'étude des particules en suspension notamment en tant que qualité alimentaire. En effet, l'apport de matière organique provenant de la colonne d'eau vers le sédiment constitue la source majeure alimentaire pour les microorganismes et les animaux benthiques, ainsi quantité et qualité nutritionnelles de cette matière particulière

sont primordiales (DAVIES et PAYNE, 1983). Ces mêmes auteurs ont montré, suite à des expériences de piégeage de particules, que le matériel organique piégé antérieurement au bloom phytoplanctonique était dominé par la présence de pelotes fécales d'origine zooplanctonique dont le rapport C/N est élevé (11,2 à 19) ; pendant la période de bloom (diatomées) le matériel collecté se caractérise par un C/N plus faible (5-6). Ce dernier augmente dès la fin du bloom (8,75-18,6). Des résultats similaires sont publiés par FLEMER et BIGGS (1971), soit des rapports C/N particulièrement élevés dans les zones estuariennes (> 30 pendant les périodes de crues, proches de 13 durant l'année dans la baie de Chesapeake, qui devraient approcher de 6 lors des périodes de bloom). Les compositions de flux de particules ont été étudiées par de nombreux auteurs. Nous avons réunis, ci-dessous (Tableau I) quelques valeurs de rapports C/N dans divers océans :

Tableau I : Récapitulatif des valeurs de C/N relevées dans diverses régions océaniques.

Auteurs	Lieux	Profondeur	C/N
HONJO (1978)	Mer des Sargasses	5400 m	6,9
KNAUER et coll. (1979)	N.E. Pacifique	50-250 m	11,2
KUAUER ET coll. (1979)	N.E. Pacifique	500-1050 m	19,0
HONJO et coll. (1982)	Pacifique Nord Océan Atlantique équatorial	500-1500 m	7,7
		2500-4000 m	10,3
HONJO et al. (1980)	Bassin de Panama	650-3000 m	9,5
(Méthode : piège à sédimentation) in WATSON et WHIFTIELD, 1985			
Nos résultats	Cap Gris-Nez	3,01 < Δ C/N < 43,10	
	Banc du Dyck	4,23 < Δ C/N < 45,00	
	Vases à <i>Abra alba</i>	3,95 < Δ C/N < 14,77	
	Aa	4,90 < Δ C/N < 6,66	

Une carence en éléments nutritifs du milieu provoque une évolution de C/N. Ceci met en évidence l'extrême variabilité de la composition

chimique des cellules phytoplanctoniques vis à vis du milieu extérieur. Un rapport C/N élevé indique une déficience en sels nutritifs (l'azote étant limitant par la croissance) ou, provient d'une augmentation du taux de matière organique détritique. Durant la période hivernale, les éléments azotés n'étant pas limitants, la deuxième possibilité expliquerait nos valeurs élevées [résultats analogues à ceux de LUCIA SOLORZANO, 1977, dans le Loch Etive (Ecosse)]. Un rapport faible révèle une population en phase de croissance exponentielle (ANDERSON et ROFF, 1980). En effet, lors des poussées planctoniques, C/N diminue brutalement. Il faut également remarquer que la composition chimique des particules change suivant la colonisation bactérienne (SMETACEK et HENDRIKSON, 1979). Nos résultats confirment ces observations, soit un rapport C/N ayant tendance à se rapprocher de 6 en période de poussée planctonique, qui augmente considérablement pendant les périodes hivernales.

Les concentrations en C.O.P. sont très variables selon le lieu et la saison de prélèvements : ci-après figure un tableau (II) où nous avons réuni divers résultats relevés dans la littérature :

Tableau II : Teneurs en carbone organique particulaire issues de différents lieux géographiques

LIEUX	COP $\mu\text{g.l}^{-1}$	AUTEURS
Océan Nord-Atlantique tempéré	19,7	GORDON, 1970
Mer des Sargasses	8,9-47,3	GORDON, 1970
Zones d'upwelling côte Ouest Afrique	41,0	GORDON, 1970
Eaux subtropicales	20,0	GORDON, 1970
Manche ouest (été)	350,0	HOLLIGAN et coll., 1984
Vineyard Sound (Massachusetts)	600-750	GOLDMAN et DENNETT, 1984
Convergence Antarctique	134,0	WANGERSKY, 1976
Cap Gris-Nez (Manche orientale)	200-550] Nos résultats
Banc du Dyck (Mer du Nord)	200-900	
Site côtier Vases à "Abra alba" (Mer du Nord)	300-3500	
Fleuve côtier Aa (Mer du Nord)	1000-6500	

La distribution du carbone organique particulaire à l'échelle océanique n'est pas du tout uniforme. Les variations géographiques et temporelles ont été trouvées par de nombreux auteurs (PARSONS et STRICKLAND, 1962 ; WANGERSKY et GORDON, 1965 ; HOBSON, 1967 ; MENZEL, 1967). L'ensemble de ces variations peuvent avoir pour origine les variations de productivité de surface couplées aux processus de transfert du matériel organique dans les eaux profondes ; une corrélation entre productivité de surface et concentration en COP dans les eaux profondes en Atlantique Nord, a été démontrée (GORDON, 1970 ; WANGERSKY, 1976).

Parallèlement nous avons mis en évidence des concentrations en COP

plus élevées pendant la période estivale, période pendant laquelle l'activité biologique est intense. De même, les travaux de STADELMAN et coll. (1974) ont montré la présence de fortes teneurs en COP lorsque les concentrations en Chlorophylle α étaient élevées alors que les valeurs relevées en hiver étaient basses. En ce qui concerne l'azote organique particulaire, les concentrations sont également très variables :

$20 < \mu\text{g.NOP.l}^{-1} < 250$ (STADELMAN et coll., 1974) (Lac Ontario).

L'étude de la matière organique dissoute (MOD) dans l'eau de mer pose un certain nombre de problèmes dus aux faibles concentrations rencontrées d'une part, et, à la présence des sels d'autre part. Il existe un faible nombre de travaux, surtout en zone côtière. Le terme MOD englobe de nombreux composés biochimiques tels que amino-acides, carbohydrates, lipides... et son rôle paraît très diversifié. La MOD intervient au niveau trophique, solubilisation des hydrocarbures, stimulation de la croissance phytoplanctonique, chélation des métaux, interactions avec les minéraux carbonatés, formation de la matière particulaire... (KERR et QUINN, 1975).

La quantité de carbone organique dissous dans les océans a été estimée à environ 10^{18} g et constitue un des majeurs réservoirs de carbone organique (GERSHEY et coll., 1979). Une partie du dioxyde de carbone fixé par photosynthèse par le phytoplancton marin est perdue, soit par excrétion, ou relargage de matière organique, et contribue ainsi à pourvoir le pool de COD (LANCELOT, 1979).

Malgré le faible nombre de travaux réalisés dans le domaine des eaux côtières, nous avons représenté, dans le tableau ci-après (Tableau III) quelques valeurs recueillies dans la littérature.

Les travaux de WAFAR et LE CORRE (1981) en baie de Morlaix (Manche Occidentale) ont mis en évidence un cycle saisonnier où l'évolution du COD révèle plusieurs maxima dus, soit à des apports internes (cycle biologique), soit à des apports externes (rivières). Durant la période hivernale, lorsque l'activité biologique est réduite, WAFAR et LE CORRE (1981) ont montré qu'il existe une bonne corrélation entre COD et salinité, ce qui signifie que les rivières constituent alors la source principale de MOD. Nous n'avons pas suffisamment de valeurs hivernales pour confirmer une telle hypothèse.

SMETACEK et HENDRIKSON (1979) signalent l'absence apparente de cycle annuel, ce qui indiquerait que le pool de COD est conservatif et stable. Une partie du COD provient également d'une minéralisation et une transformation du COP en COD suite à une intervention bactérienne. Le bilan du carbone organique des océans n'est pas seulement limité aux quantités introduites directement par les rivières mais il faut également prendre en compte les quantités de COP et COD liées à une production primaire phytoplanctonique.

CHAPITRE IV

L'ACTIVITE PHYTOPLANCTONIQUE

ET BACTERIENNE DANS

LE DETROIT DU PAS-DE-CALAIS

CHAPITRE IV : L'ACTIVITE PHYTOPLANCTONIQUE ET BACTERIENNE
DANS LE DETROIT DU PAS-DE-CALAIS

A - LA PRODUCTIVITE PHYTOPLANCTONIQUE

1. Les variations spatiales

La région est caractérisée par un gradient côte-large, déjà observé lors de travaux consacrés à l'hydrologie ou à l'étude des populations planctoniques (BRYLINSKI et coll., 1984 ; BRYLINSKI, 1986 ; DEWARUMEZ et coll., 1986 ; QUISTHOUDT et coll., 1986) : les eaux côtières et celles du large forment deux masses d'eau bien individualisées et séparées par une zone de mélange. Nous avons mis en évidence une densité plus importante des populations phytoplanctoniques dans la zone côtière. En effet la concentration en chlorophylle α diminue toujours vers le large. Un phénomène semblable est observé pour la production primaire photosynthétique. Au niveau du Cap Gris-Nez, les plus fortes valeurs sont relevées dans la frange côtière [$21,7 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ et $2,7$ au large (avril 84)]. Elles diminuent brutalement à partir de la station 5 et restent alors plus ou moins stables. Paradoxalement, l'indice de productivité (P/B) augmente vers le large (Fig. 39). Bien que plus riche en cellules phytoplanctoniques, la frange littorale paraît moins productive que la zone du large ; les conditions y seraient moins favorables [pénétration de la lumière médiocre due à une turbidité importante, agitation turbulente, changements d'immersion rapides...(QUISTHOUDT, 1987)].

La région étudiée en Mer du Nord présente des caractéristiques semblables quant au gradient de production primaire décroissant avec l'éloignement de la côte : au mois de mars, on passe d'une production maximale à la station 1 équivalente à $31,36 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$, à des valeurs de l'ordre de $6,32$ au large. En avril, ce gradient est encore plus accentué ($51,17$ à la côte contre $10,17 \text{ mg.C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ au large) (Fig. 40a-b).

L'indice de productivité réagit différemment puisqu'il tend à être supérieur à proximité de la côte. Une étude plus approfondie montre qu'au mois de mars, la productivité est maximale à la station 1 (P/B = 7,61), alors que la température est de $8,56^\circ\text{C}$, la turbidité avoisine $7,2 \text{ NTU}$ et la teneur en chlorophylle α équivaut à $4,12 \text{ mg.m}^{-3}$. Elle diminue brutalement et reste faible entre les stations 2 et 5 (P/B ≈ 4), parallèlement, on s'aperçoit que :

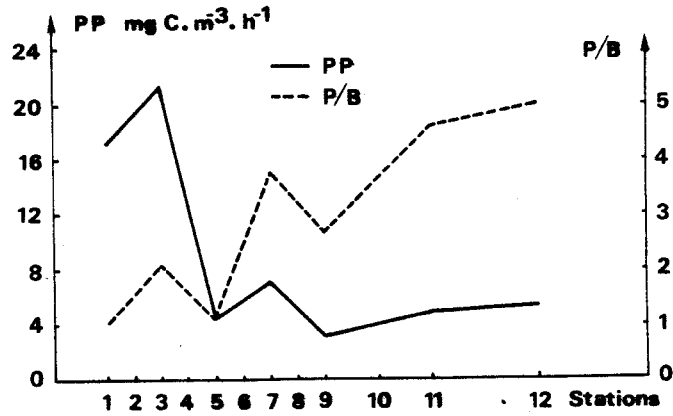


Figure 39 : Variations spatiales de la production primaire potentielle (PP) et de la productivité (P/B) au large du Cap Gris-Nez (avril 1984).

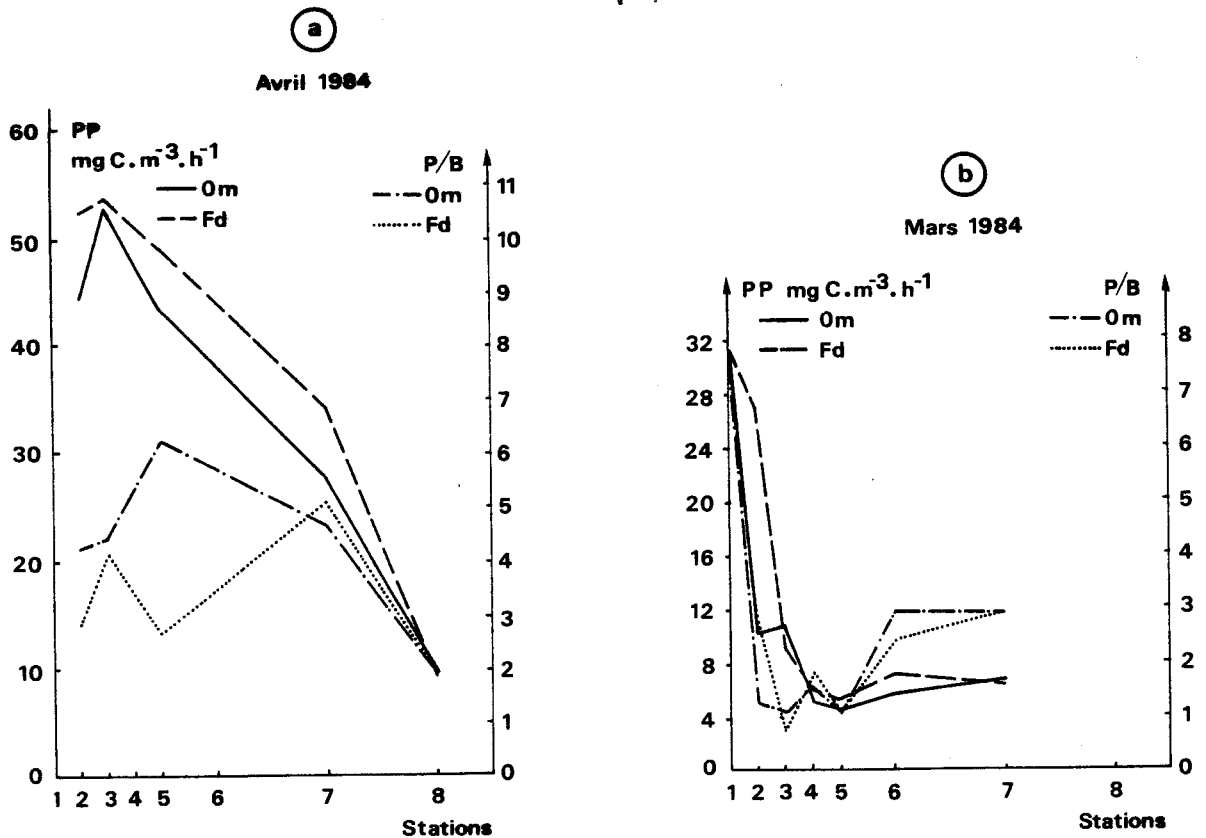


Figure 40 : Variations spatiales de la production primaire potentielle (PP) et de la productivité (P/B) au large de Dunkerque.

- la température diminue ($5,68 < T^{\circ}\text{C} < 5,94$),
- la turbidité augmente ($4,60 < \text{NTU} < 11,10$),
- les teneurs en chlorophylle α augmentent ($3,50 < \text{Chl}\alpha < 10,23$),

A partir de la station 6, la productivité réaugmente (5,98) alors que :

- la température ne change pas ($5,61^{\circ}\text{C}$),
- la turbidité diminue (7,8 NTU),
- la quantité de chlorophylle α diminue ($2,02 \text{ mg.m}^{-3}$).

Ceci montre que l'indice de productivité dépend de plusieurs facteurs dont la température mais principalement de la turbidité de la masse d'eau, qui engendre une modification qualitative et quantitative de l'éclairement pénétrant dans l'eau. La biomasse phytoplanctonique ne semble pas intervenir directement.

Au mois d'avril, la productivité est optimale à la station 5 ($T = 8,77^{\circ}\text{C}$; 2,6 NTU ; $6,88 \text{ mg.m}^{-3}$ de $\text{Chl}\alpha$). Les stations situées plus à la côte présentent un indice plus faible bien que la température soit plus élevée ($9,22 < T^{\circ}\text{C} < 10,37$), que la concentration en chlorophylle α soit plus forte ($6,89 < \text{Chl}\alpha < 11,66$) mais la turbidité est considérablement plus élevée ($3,60 < \text{NTU} < 17,60$). Au niveau de la station 7, nous avons relevé un rapport P/B plus faible qu'à la station 5 bien que les conditions hydrologiques soient semblables.

Les radiales effectuées en Mer du Nord semblent montrer une différenciation entre les eaux de surface et les eaux du fond. En effet, la biomasse phytoplanctonique paraît supérieure dans la masse d'eau du fond ; parallèlement, la production primaire y est plus forte. Par contre, l'indice est plus élevé, il indique une meilleure productivité dans la masse d'eau superficielle (zone euphotique).

La production phytoplanctonique est plus importante en Mer du Nord, qu'au niveau du site prospecté en Manche orientale (étude qui sera approfondie dans le paragraphe 2) :

Cap Gris-Nez (avril 84) : $2,7 < \text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1} < 21,7$

Dunkerque (avril 84) : $10,17 < \text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1} < 51,17$

La coupure entre les deux masses d'eau (eaux côtières et eaux du large) mise en évidence lors du transect Boulogne-Douvres s'observe également pour les descripteurs biologiques (QUISTHOUDT et coll., 1987). Les taux de chlorophylle α chutent de $\approx 4,0$ à $2,0 \text{ mg.m}^{-3}$ entre les stations 5 et 6 (Fig. 41). Corrélativement, la production primaire

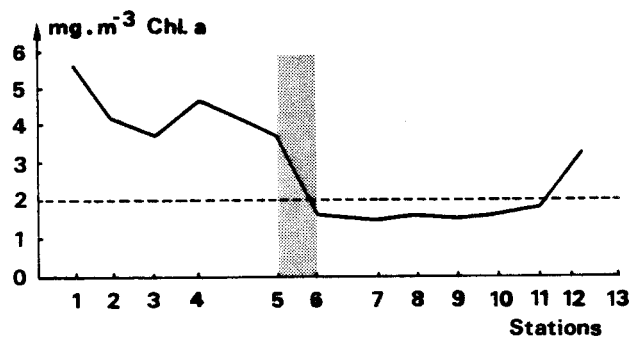


Figure 41 : Variations spatiales des teneurs en chlorophylle *a* sur le transect Boulogne sur mer - Douvres.

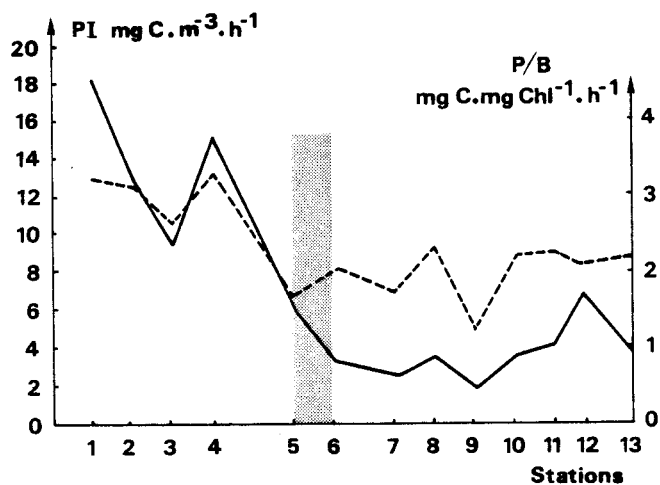


Figure 42 : Variations spatiales de la production primaire potentielle et de la productivité sur le transect Boulogne sur mer - Douvres.

autotrophe passe d'une moyenne de 12 à moins de 4 $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ entre ces mêmes stations (Fig. 42). Les valeurs trouvées sont relativement élevées pour la saison et traduisent la fin de la poussée phytoplanctonique automnale. En effet, au large du Cap Gris-Nez les valeurs maximales sont de l'ordre de 40 $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ au printemps, et les valeurs minimales de l'ordre de 2 $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ en hiver. Ces valeurs sont comparables à celles trouvées plus au nord par LANCELOT (1979, 1984).

Les eaux apparaissent assez productives sur l'ensemble du détroit, avec un rapport P/B supérieur ou égal à 2. Production et productivité sont plus fortes près de la côte qu'au large, mais non dans le même rapport : on constate que la variation est dans un rapport de 1 à 6 pour la production et de 1 à moins de 2 pour la productivité. Cela s'explique, sans doute par la turbidité plus faible au large, induisant une meilleure productivité grâce à des conditions d'éclairement plus favorables.

2. Comparaison et évolution de la production primaire autotrophe sur chaque site étudié

Divers facteurs interviennent sur les causes de variation de la production des microorganismes photoautotrophes : la température du milieu, la présence des nutriments, la biomasse phytoplanctonique, l'éclairement... Dans un premier temps, nous nous intéresserons aux résultats obtenus concernant la lumière.

2.1. Relevés pyranométriques et pénétration de la lumière dans le milieu marin

Nous avons effectué des relevés d'énergie lumineuse à l'aide d'un quantamètre installé sur le toit de la Station Marine de Wimereux.

Chaque valeur journalière correspond à une intégration sur 24 heures. Nous avons calculé la quantité d'énergie transmise par mois (Fig. 43).

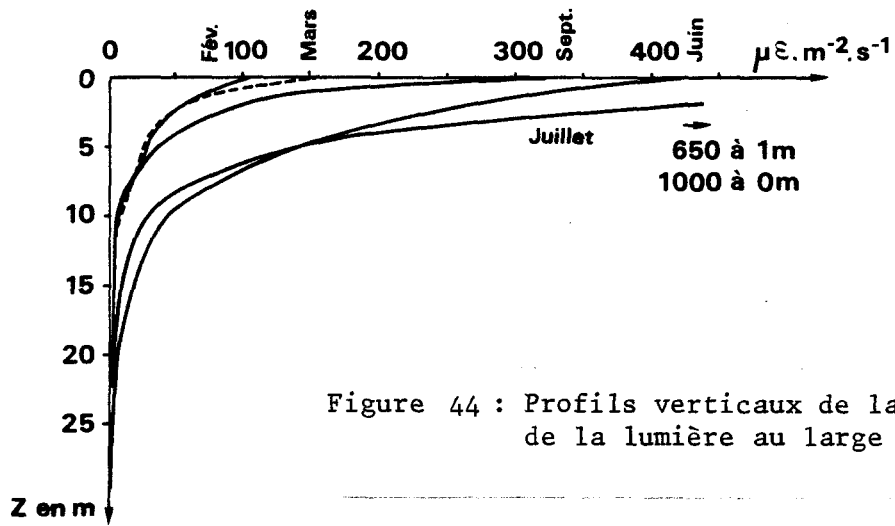


Figure 44 : Profils verticaux de la pénétration de la lumière au large du Cap Gris-Nez

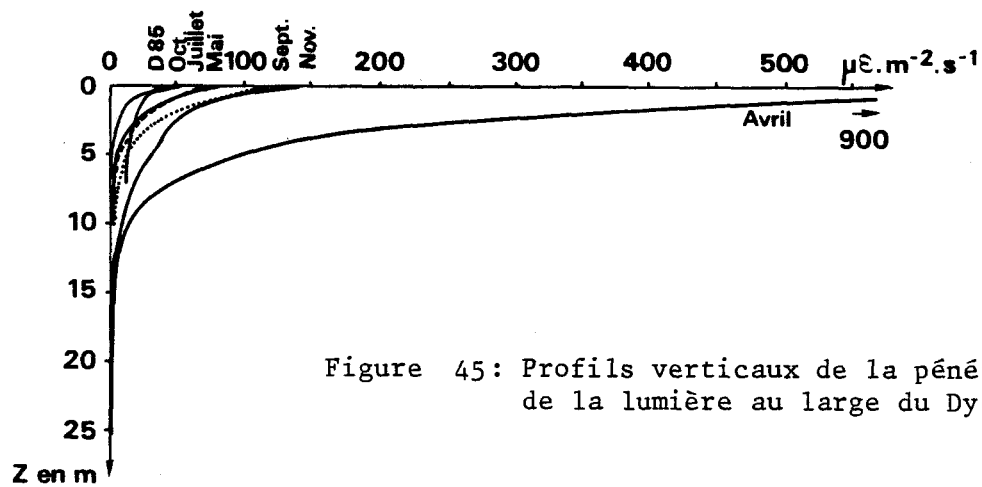


Figure 45 : Profils verticaux de la pénétration de la lumière au large du Dyck

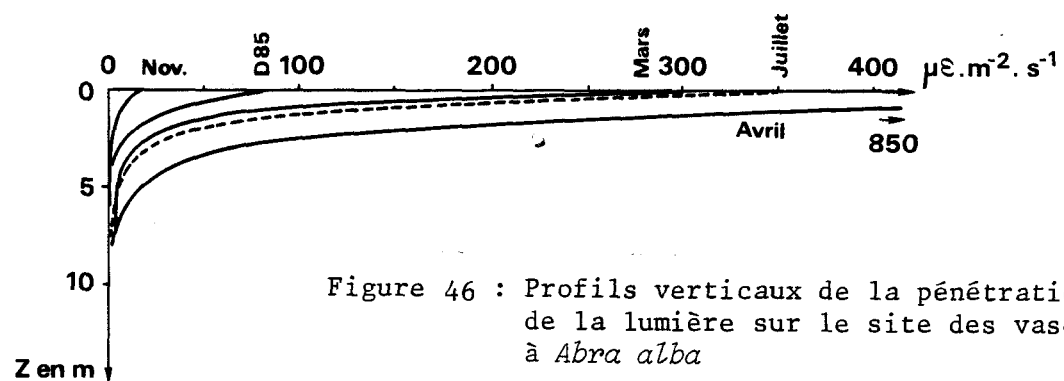


Figure 46 : Profils verticaux de la pénétration de la lumière sur le site des vases à *Abra alba*

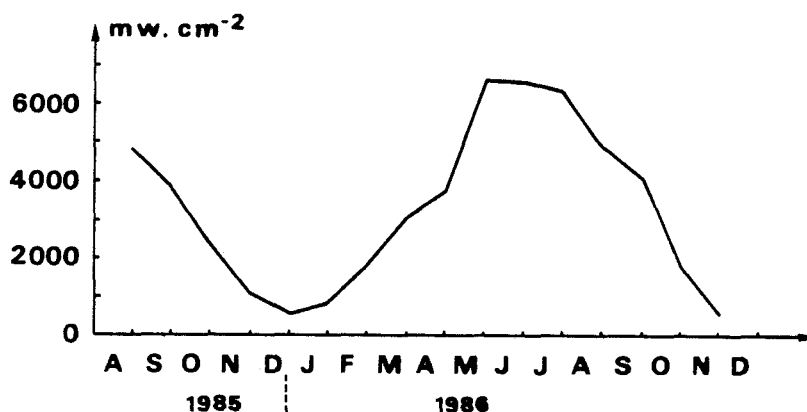


Fig. 43 : Variations annuelles de la quantité d'énergie lumineuse transmise par mois (intégration sur 24 h) à Wimereux

On obtient une courbe d'allure sinusoïdale minimale en hiver (novembre, décembre, janvier : relevés $< 10\ 000\ \text{mW.cm}^{-2}$) qui amorce une augmentation dès le mois de février, maximale en été (mai, juin, juillet : relevés $> 60\ 000\ \text{mW.cm}^{-2}$), puis qui diminue progressivement.

D'autre part, au cours de chaque campagne nous avons réalisé des profils verticaux de mesures de pénétration de la lumière. On s'aperçoit que la réflexion est très importante et varie selon l'énergie solaire ($7 < \% \text{ réflexion} < 91$).

Si l'on considère que nous avons 100% de lumière en subsurface, on peut montrer que 50% de l'énergie lumineuse sont perdus dans la couche superficielle quel que soit le site.

L'éclairement s'atténue en fonction de la profondeur et de la turbidité de l'eau. Nous avons défini la profondeur photique (zone où la respiration est égale à la photosynthèse, soit 1% de l'éclairement total) sur chaque profil (Fig. 44-45-46).

D'une manière générale, elle est fonction du lieu et des conditions météorologiques et hydrologiques du milieu. Sur le tableau (Tableau IV) suivant sont représentées les limites inférieures et supérieures obtenues au cours des différentes campagnes :

Tableau IV : Variations de la profondeur photique sur les trois sites étudiés

Lieux	Profondeur photique
Cap Gris-Nez	5,0 < 1% hv < 18,0 m
Dyck	6,0 < 1% hv < 15,0 m
Vases à <i>Abra alba</i>	1,5 < 1% hv < 5,0 m

BROUARDEL et JOSEPH (1978) ont trouvé des valeurs de profondeur équivalentes à 1% de lumière de l'ordre de 3 à 4 mètres, exceptionnellement 7 mètres dans le bassin de l'avant-port ouest de Dunkerque.

2.2. La production primaire photosynthétique

Afin d'évaluer la production annuelle, un suivi mensuel d'un point fixe a été réalisé sur chacun des sites.

a) Le Cap Gris-Nez

Après une poussée phytoplanctonique printanière (valeur > 10 mg.m⁻³) les teneurs en chlorophylle α diminuent brutalement et restent plus ou moins stables le reste de l'année (< 2 mg.m⁻³).

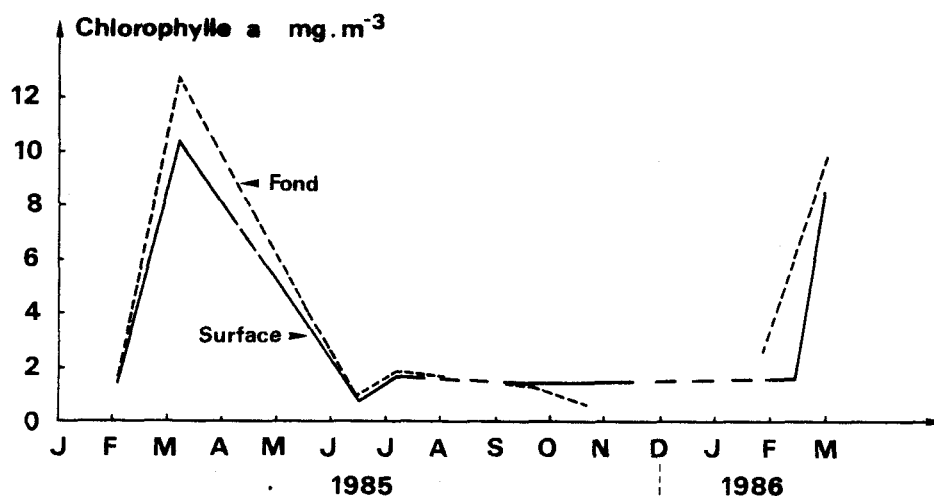


Fig. 47 : Variations annuelles des teneurs en chlorophylle α sur le site du Cap Gris-Nez

Il existe une similitude entre les concentrations chlorophylliennes

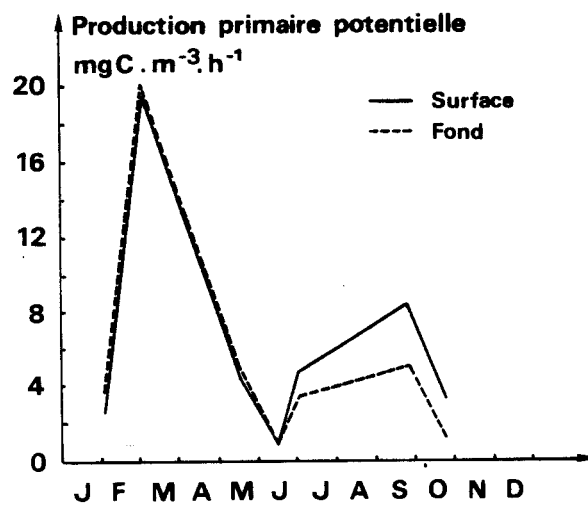


Figure 49 : Variations saisonnières de la production primaire potentielle au large du Cap Gris-Nez.

de la surface et du fond (sauf lors du bloom) (QUISTHOUDT, 1987). Les phéopigments montrent un maximum printanier très prononcé dans la masse d'eau du fond (Fig. 48).

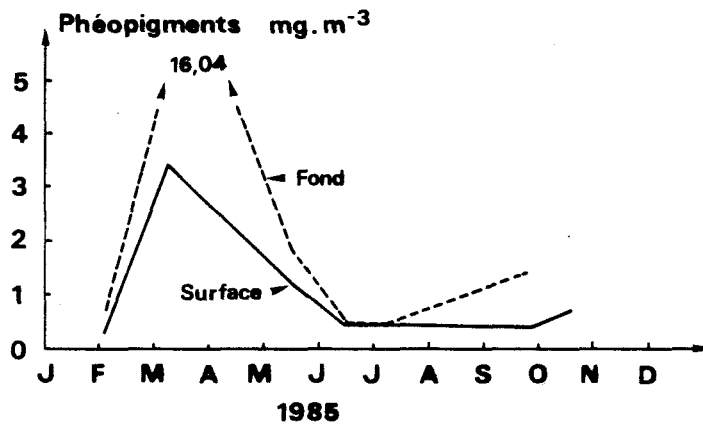


Fig. 48 : Variations des phéopigments durant l'année 1985 sur le site du Cap Gris-Nez

Un deuxième pic apparaît en automne mais dont l'ampleur est très atténuée. Il pourrait correspondre aux produits de dégradation de la chlorophylle α produite lors d'une poussée automnale qui n'a pas été décelée. Quant à la production primaire potentielle, le profil (Fig. 49) fait apparaître deux pics : l'un au printemps, l'autre en automne. Lors de la reprise de l'activité biologique (mois de mars), on relève des valeurs de production élevées ($> 20 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$) similaires en surface et au fond. Ces valeurs baissent rapidement pour être inférieures à 1 mg de carbone produit par m^3 et par heure en juin. On observe ensuite une augmentation des valeurs qui atteignent un deuxième maximum en septembre mais de moindre importance, bien que l'on ne décèle alors aucune augmentation des teneurs en chlorophylle α . Puis, on retourne vers des conditions hivernales ($\approx 2 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$). Il faut noter que le deuxième pic fait apparaître une différence de production entre les eaux de surface et celles du fond.

La production obscure (flacons noirs) correspond à une absorption non photosynthétique. Les variations annuelles sont similaires à celles observées sous éclaircissement saturant. Nous confirmons en cela les résultats de BROUARDEL qui en 1963, avait déjà mis en évidence de telles

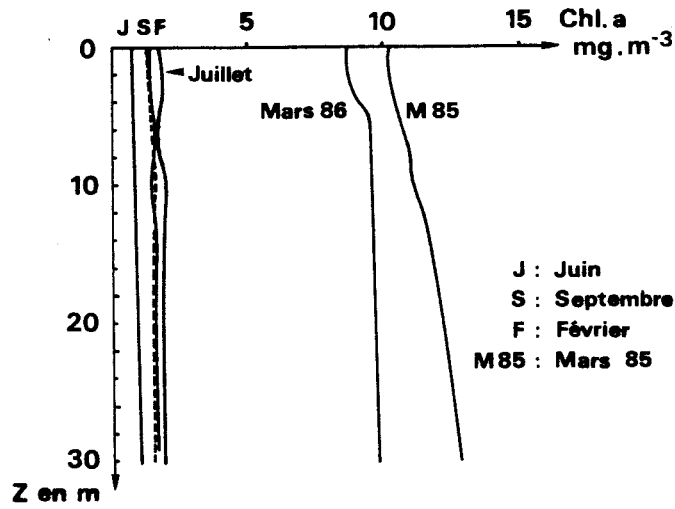


Figure 50: Profils verticaux des taux de chlorophylle α , au large du Cap Gris-Nez.

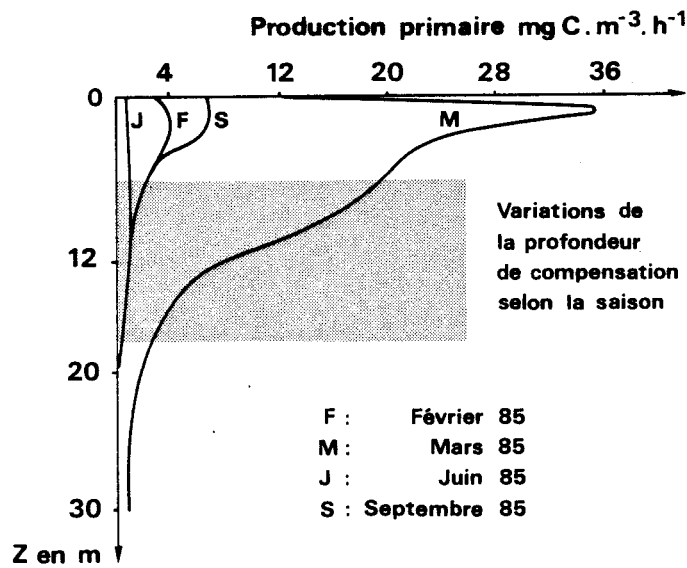


Figure 51: Profils verticaux de production primaire, au large du Cap Gris-Nez.

variations.

Les profils verticaux concernant chlorophylle α , lumière et production apportent des résultats complémentaires : en règle générale, la colonne d'eau n'est pas stratifiée, du moins en ce qui concerne la chlorophylle α (Fig. 50). Nous avons montré précédemment que la profondeur de compensation varie entre - 5 m et - 18 m. L'influence de la saison apparaît aussi sur l'allure des profils verticaux et met particulièrement en évidence les périodes d'activité intense (Fig. 51). De plus, la production varie selon la profondeur : les plus fortes valeurs s'observent en subsurface (- 2 m à - 10 m) puis elles décroissent jusqu'à un minimum correspondant à la profondeur de compensation (1% de lumière) (BROUARDEL et coll., 1963 ; BIENFANG et coll., 1977 ; EL SAYED et coll., 1982 ; JOIRIS et coll., 1985). La production de la colonne d'eau à différentes périodes de l'année a été calculée selon la relation suivante :

$$P_{\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}} = \int_0^Z P(z) dz$$

Nos résultats permettent de confirmer que la colonne d'eau présente une production maximale au printemps (308 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en mars 1985, soit, environ $2,5 \text{ gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$). Le minimum se situe autour de $13 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Les valeurs concordent avec d'autres résultats trouvés dans le détroit du Pas-de-Calais (EL SAYED et coll., 1982).

En utilisant le même principe de calcul, nous avons estimé la production annuelle. Elle équivaut à environ, 336 gC.m^{-2} pour l'année 1985 (QUISTHOUDT, 1987). Cette valeur est très forte : le détroit du Pas-de-Calais est une zone de production intense puisque cette valeur est proche de celles estimées pour les zones d'upwelling (BEADLE et coll., 1985).

b) Le banc du Dyck

Pendant la période étudiée, nous avons pu montrer la succession de trois pics de chlorophylle α (Fig. 52) :



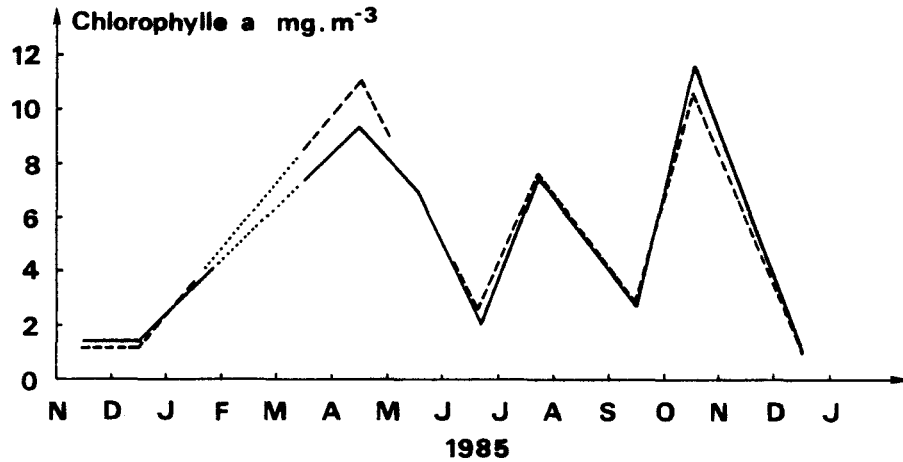


Fig. 52 : Variations temporelles des teneurs en chlorophylle α sur le banc sableux du Dyck, en 1985

Le premier maximum apparaît au printemps et correspond au premier bloom. L'absence de prélèvements au mois de mai nous prive d'informations quant à la période optimale du bloom. Nous avons relevé des valeurs élevées en avril ($11,15 \text{ mg.m}^{-3}$ au fond) ce qui semble caractériser une poussée phytoplanctonique assez tardive. Les valeurs diminuent progressivement jusqu'en juin ($2,48 \text{ mg.m}^{-3}$ au fond) puis une deuxième poussée apparaît en juillet ($7,55 \text{ mg.m}^{-3}$ au fond). Le dernier bloom automnal se produit en octobre avec $11,85 \text{ mg.m}^{-3}$ de chlorophylle α en surface. Puis nous retournons vers des valeurs hivernales ($1,05 \text{ mg.m}^{-3}$ en surface). La colonne d'eau semble homogène puisqu'il n'y a pas de différence significative entre les eaux superficielles et celles du fond. Les pheopigments sont en faible proportion au printemps alors que les populations phytoplanctoniques sont nombreuses mais en phase de croissance. Les quantités augmentent parallèlement aux chlorophylles en juillet et en octobre, les populations planctoniques se renouvellent encore mais une partie de la population est en phase sénescence.

Parallèlement, la production primaire potentielle (Fig. 53) se caractérise par l'existence de trois maxima (eaux de surface) :

- $10,68 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ en avril 85
- $21,94 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ en juillet 85
- $38,38 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ en octobre 85

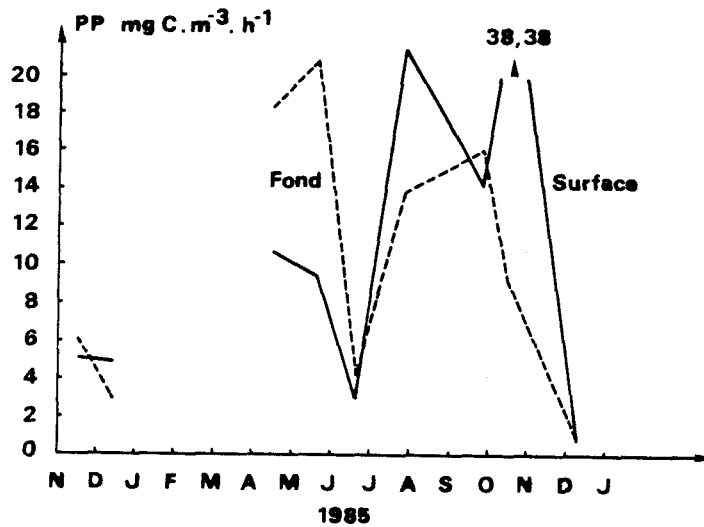


Fig. 53 : Variations temporelles de la production primaire potentielle en Mer du Nord (banc du Dyck)

On remarque que la production potentielle printanière est la plus faible, contrairement à ce que nous avons observé au Cap Gris-Nez. Sur les deux sites, elle diminue fortement au mois de juin mais est supérieure sur le Dyck ($< 1 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ au Cap Gris-Nez et $\approx 3 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ sur le Dyck). Le maximum de production obtenu au mois d'octobre concorde avec une augmentation de la biomasse phytoplanctonique ; ce phénomène n'a pas été observé sur le site du Cap Gris-Nez.

L'ensemble de ces remarques ne concerne que la masse d'eau superficielle. En effet, la figure 53 met en évidence un profil différent pour la zone proche du fond. Deux pics apparaissent ($21,69 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ en mai et $16,07$ en septembre), décalés dans le temps, ne correspondant pas à une poussée phytoplanctonique. Seules les valeurs hivernales semblent se rapprocher de celles obtenues en surface.

La production obscure semble être plus stable sauf une valeur plus élevée en avril (au fond) et un pic au mois de septembre (Fig. 54).

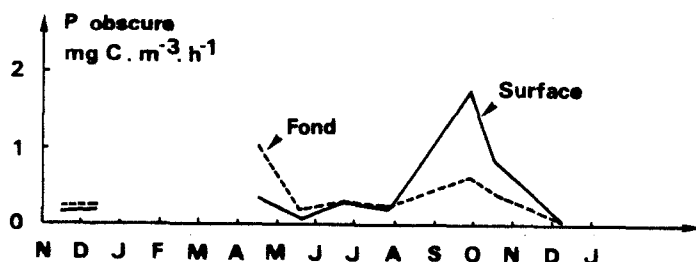


Fig. 54 : Fluctuations de la production obscure, au cours d'un cycle annuel (1985), sur le banc du Dyck.

L'exploitation des profils verticaux confirme l'absence de stratification pour la chlorophylle α (Fig. 55).

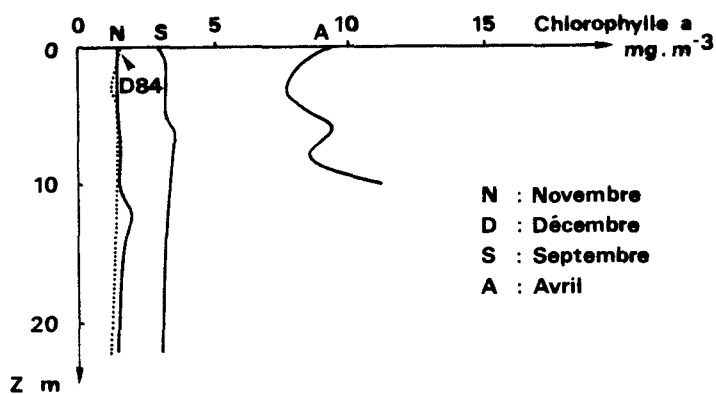


Fig. 55 : Profils verticaux de Chlorophylle α à différentes périodes de l'année sur le banc sableux du Dyck

Néanmoins, il est possible d'avoir des fluctuations verticales importantes (ex : $\Delta\text{Chl}\alpha \approx 3,5 \text{ mg.m}^{-3}$ visibles sur le profil du mois d'avril) qui tendent vers une hétérogénéité de la colonne d'eau avec une concentration chlorophyllienne supérieure au fond. Les profondeurs photiques relevées sont assez proches de celles obtenues en Manche orientale quoique sensiblement moins élevées. Tout comme précédemment les

périodes d'activités intenses sont visibles sur la figure 56.

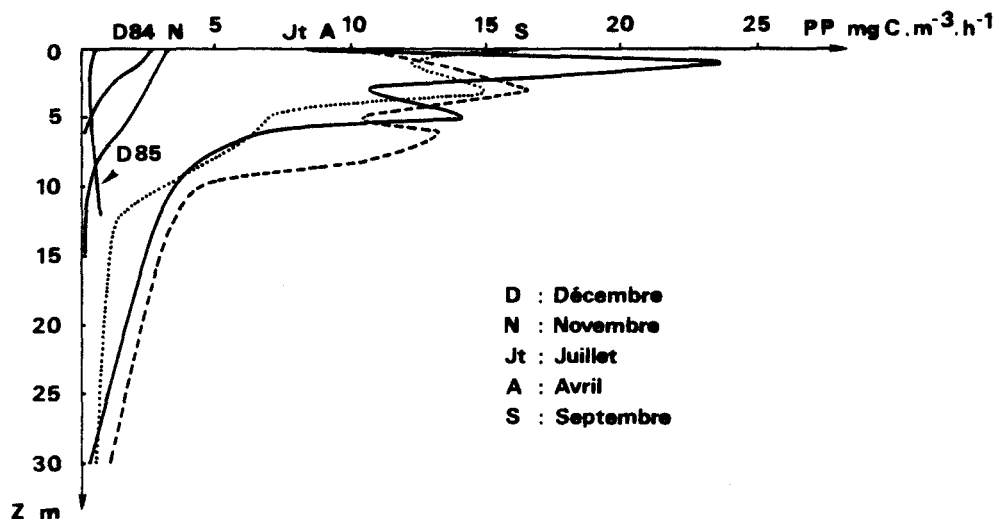


Fig. 56 : Profils verticaux de production primaire obtenus à différentes périodes de l'année en Mer du Nord (banc du Dyck)

On peut mettre en évidence un phénomène d'inhibition en surface. La production maximale s'observe alors dans la tranche - 1 à - 4 m. Ceci n'a été observé que lors des périodes de forte activité ; en effet, pendant la saison de repos (novembre-décembre) la production décroît progressivement de la surface vers les profondeurs croissantes.

Nous avons intégré ces valeurs de production à l'ensemble de la colonne d'eau et défini ainsi la production de la colonne d'eau à différentes périodes de l'année.

La production maximale est relevée au printemps ($171,60 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en avril 1985, soit, $1,4 \text{ gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ environ), le minimum se situe autour de $8 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ au mois de décembre.

A priori, ces résultats sont nettement inférieurs à ceux obtenus en Manche orientale ($308 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en mars) mais il est nécessaire de rappeler l'absence de prélèvements au mois de mars sur le Dyck.

Nous avons tenté d'évaluer approximativement la production primaire autotrophe annuelle (en 1985) sur le banc du Dyck : elle avoisinerait 350 gC.m^{-2} .

c) Les Vases à *Abra alba* et l'Aa

La station suivie sur le site des vases à *Abra alba* est, comme nous

l'avons vu, proche du littoral et soumise aux influences terrestres (Aa).

Les valeurs en chlorophylle a relevées au cours de cette étude sont comparables à celles citées par NIHOUL (1985) au large de la côte belge, à savoir un maximum en avril-mai correspondant à l'apparition du bloom de *Phaeocystis pouchetii* (HECQ, 1982). La figure 57 illustre ces observations : un maximum de chlorophylle a est obtenu en avril (15,71 mg.m^{-3} en surface) puis les concentrations diminuent progressivement pour réaugmenter très sensiblement en octobre. Ce profil est beaucoup plus accentué avec l'analyse de la masse du fond où 2 pics se détachent :

- bloom printanier : mars-avril-mai
- bloom automnal : septembre-octobre

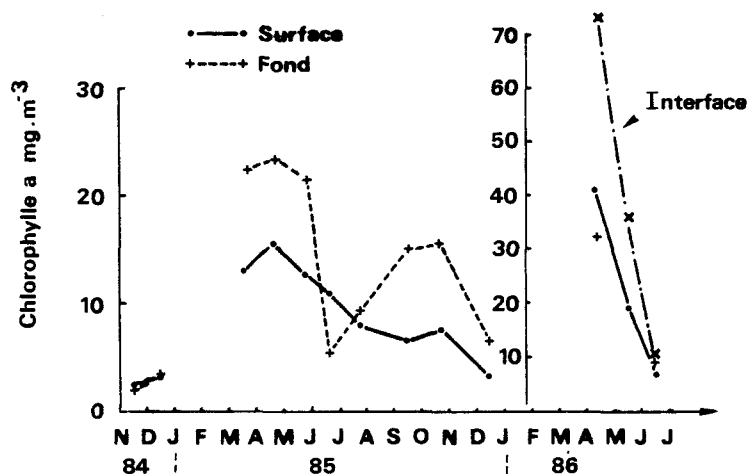


Fig. 57 : Variations saisonnières des taux de chlorophylle a sur le site des vases à *Abra alba*

La concentration phytoplanctonique alors présente en zone côtière paraît trop importante pour être entièrement consommée par les herbivores, le plancton mort est recyclé par les bactéries hétérotrophes (JOIRIS et coll., 1982). MOMMAERTS et son équipe mettent en évidence une augmentation des nitrates et ammonium après l'efflorescence du phytoplancton (MOMMAERTS et coll., 1979). Les concentrations obtenues en 1986 lors des prélèvements effectués en plongée sous-marine sont très élevées. Elles indiquent que l'abondance des populations phytoplanctoniques est très forte à l'interface eau-sédiment :

	Avril 85	Avril 86
Surface	15,71 mg.m ⁻³	41,46 mg.m ⁻³
Fond	23,42 mg.m ⁻³	32,51 mg.m ⁻³
Interface eau-sédiment	-	73,20 mg.m ⁻³

Les observations obtenues sur l'Aa diffèrent légèrement de celles concernant le milieu marin. La figure 58 montre la présence d'un seul pic dont le maximum atteint 96,07 mg.m⁻³ et qui s'étale dans le temps (mai-juin-juillet).

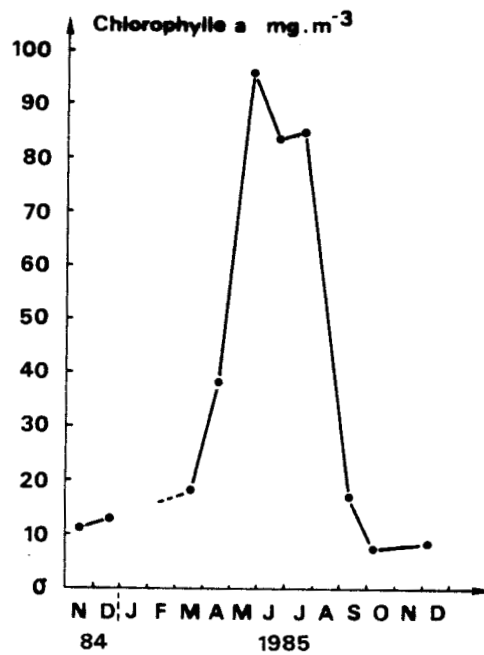


Fig. 58 : Variations saisonnières des taux de chlorophylle α dans l'Aa, en 1985

L'Aa montre une grande richesse phytoplanctonique estivale. Les concentrations restent toujours élevées ($\geq 7,66$ mg.m⁻³).

Quant aux phéopigments, les variations sont de faible amplitude dans le milieu marin aussi bien en surface qu'au fond sauf au mois d'octobre

où l'on peut déceler un pic, marqué surtout pour la masse d'eau du fond. Ceci caractérise l'apparition d'une population en phase de sénescence (Fig. 59).

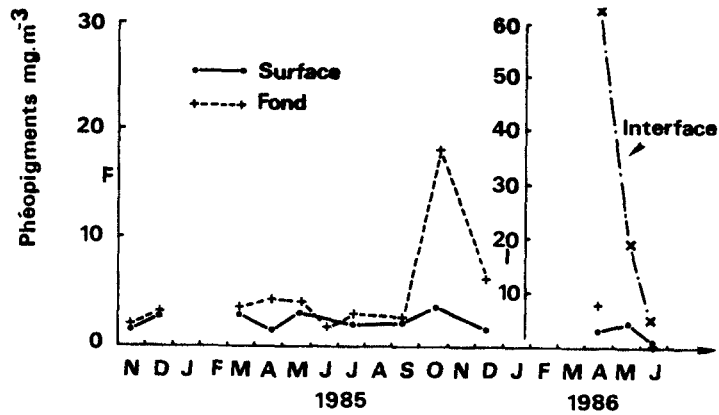


Fig. 59 : Fluctuations des phéopigments sur le site côtier des vases à *Abra alba* en 1985 et 1986

Dans l'Aa, un pic apparaît au mois de mai puis les variations restent plus ou moins stables et proches de 5 mg.m^{-3} (Fig. 60).

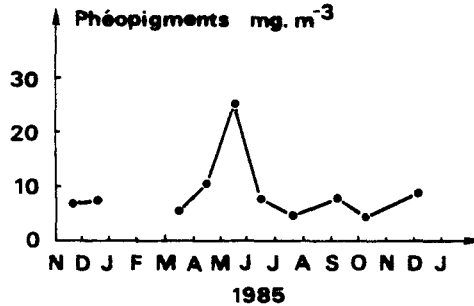


Fig. 60 : Variations des phéopigments dans l'Aa durant l'année 1985

La figure 61 fait apparaître trois pics de production primaire potentielle en surface :

- $36,03 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ (mars)
- $29,22 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ (mai)
- $33,31 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ (octobre)

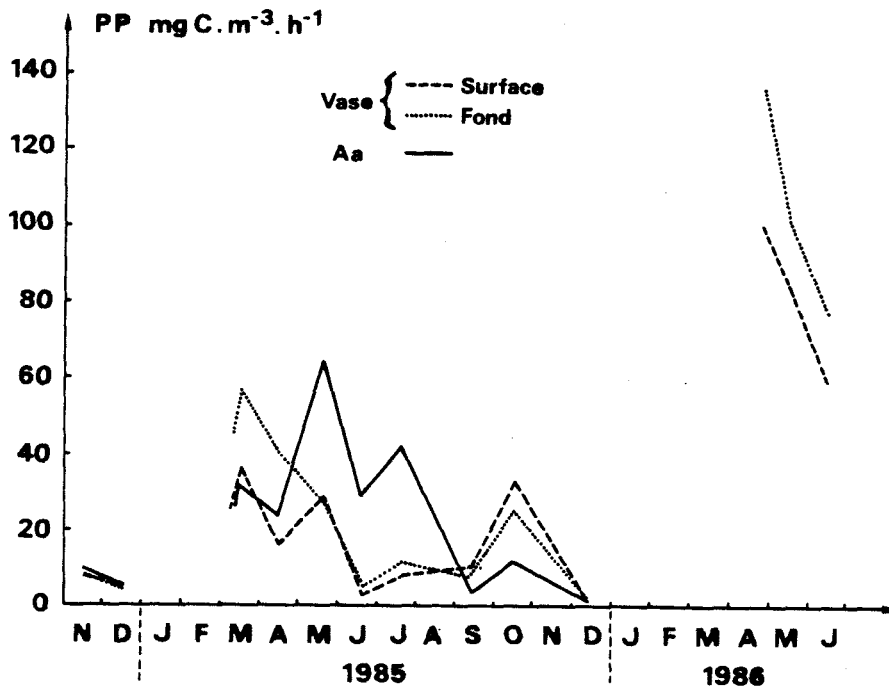


Fig. 61 : Variations saisonnières de la production primaire potentielle sur le site des vases à *Abra alba*

La valeur la plus élevée se situe au printemps alors que sur le Dyck elle équivalait à l'automne. Ces taux de production sont les plus importants par rapport à l'ensemble des sites étudiés notamment avec les résultats obtenus en 1986 ($\approx 105 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ en surface et 136 au fond en avril). L'existence de ces trois pics ne correspond pas à trois blooms phytoplanctoniques : la biomasse reste supérieure à 10 mg.m^{-3} de chlorophylle α de mars à juin, un deuxième bloom a lieu en automne.

La masse d'eau du fond laisse apparaître deux maxima de production :

- $57,94 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ (mars)
- $25,06 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ (octobre)

Aucun décalage dans le temps n'apparaît ici. Les masses d'eau de surface et de fond évoluent en parallèle ; mais il existe une différence de production entre ces deux masses d'eaux accentuée lors des blooms, le reste de l'année, les valeurs restent proches.

La production obscure montre des variations plus discrètes ; les eaux de surface fluctuent légèrement au cours de la période estivale.

L'analyse des profils verticaux (chlorophylle α) montre une

homogénéité verticale pendant les périodes de faible production (par exemple : novembre - décembre) et une hétérogénéité de la colonne d'eau, lorsque le phytoplancton est abondant (Fig. 62).

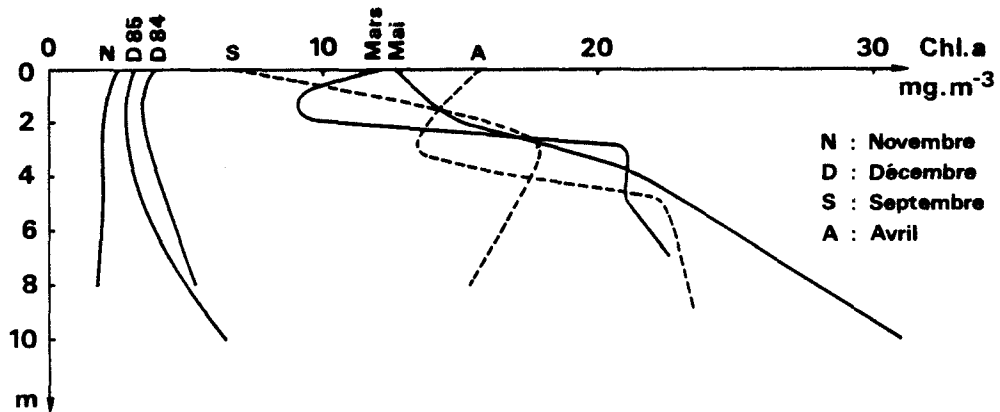


Fig. 62 : Profils verticaux des concentrations en chlorophylle α obtenus à différentes périodes de l'année sur le site des vases à *Abra alba*

En effet, les mois de mars et avril montrent une décroissance en subsurface puis une augmentation progressive vers le fond ($7 < \Delta \text{Chl}\alpha \text{ mg.m}^{-3} < 11$). Au mois de mai, on observe une constante augmentation jusqu'au fond, tandis que, septembre se caractérise par un maximum à - 3 m. La profondeur photique est réduite sur ce site d'études ($1,5 \text{ m} < 1\% < 5,0 \text{ m}$) étant donné la forte turbidité mais il faut tout de même signaler que la sonde - 5 m équivaut à la moitié de la colonne d'eau.

La figure 63 retrace l'allure des profils verticaux de production photoautotrophe. Ici aussi, on visualise les périodes d'activités accrues.

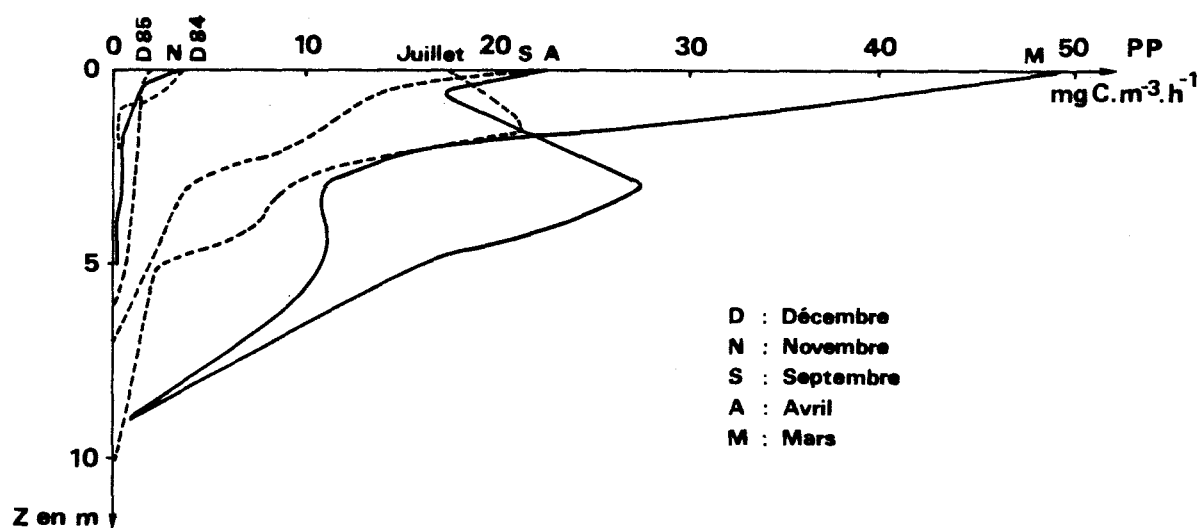


Fig. 63 : Profils verticaux de production primaire, obtenus à différentes périodes de l'année, sur le site des Vases à *Abra alba*

Le phénomène d'inhibition en surface n'est observé que sur quelques profils seulement, notamment celui de juillet. En avril, le maximum de production est relevé à - 3 m alors que l'éclairement de surface est particulièrement élevé ($850 \mu\text{e.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (au mois de juillet, le maximum se situe à - 1,50 m et l'éclairement de surface avoisine $350 \mu\text{e.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Une intégration sur la colonne d'eau a été calculée comme précédemment. Le maximum est relevé au mois d'avril avec $145,53 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (soit $\approx 1,2 \text{ gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$), alors que le maximum printanier de production potentielle fut relevé en mars. C'est en hiver (décembre) que nous observons la plus faible valeur ($2,60 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

Les résultats sont nettement plus faibles que ceux obtenus en Manche orientale bien que la charge en phytoplancton et la production potentielle soient supérieures sur le site des vases à *Abra alba*. Les valeurs obtenues sur le Dyck sont aussi supérieures malgré une biomasse plus faible. L'estimation de la production primaire annuelle est de

l'ordre de 237 gC.m^{-2} pour l'année 1985 (MAILLARD-QUISTHOUDT, 1988).

L'étude hydrologique nous a montré que l'Aa constitue un milieu particulier puisqu'il s'agit d'un fleuve côtier qui subit des intrusions d'eau marine. C'est un site enrichi en sels nutritifs, propice au développement des populations phytoplanctoniques (nous avons mis en évidence une croissance optimale durant les mois de mai, juin et juillet et dont la biomasse atteint des valeurs supérieures à 85 mg.m^{-3} de chlorophylle α).

Quant à la production primaire, nous obtenons un profil en "dents de scie" (Fig. 61). Le premier pic important se produit en mai ($64,26 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$), production potentielle maximale concordant avec le bloom optimum de phytoplancton ($96,07 \text{ mg.m}^{-3}$ de $\text{Chl}\alpha$). La production accuse une diminution en juin ($29,42 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$) pour réaugmenter le mois suivant ($42,21 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$). Les valeurs sont peu élevées en septembre et augmentent sensiblement en octobre puis on retourne vers des conditions hivernales ($< 5 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$).

Durant les périodes d'activités biologiques intenses les valeurs obtenues dans l'Aa sont supérieures à celles trouvées dans le milieu marin, sinon elles varient de manière identique.

Les taux de production non photosynthétique sont supérieurs à ceux provenant du milieu marin. Il semblerait que le profil soit similaire à celui concernant la production potentielle.

3. La productivité en Manche orientale et Mer du Nord

Nous considérons comme indice de productivité le rapport Production-Biomasse (P/B).

3.1. Le Cap Gris-Nez

La figure 64 retrace l'évolution temporelle de la productivité en Manche orientale.



Fig. 64 : Fluctuations saisonnières de l'indice de productivité en Manche Orientale (Cap Gris-Nez), durant l'année 1985

On s'aperçoit que l'indice P/B augmente durant la période estivale (QUISTHOUDT, 1987) ; il est plus important dans la masse d'eau superficielle. Cela signifie que la productivité est meilleure en été, bien que la biomasse phytoplanctonique n'atteigne pas sa valeur maximale. Les conditions du milieu semblent plus favorables : maximum thermique, turbidité moindre, éclaircissement optimum, agitation moindre... Ce résultat est confirmé par la figure 65 où sont représentés les rapports P/B en fonction de la profondeur, à différentes périodes de l'année.

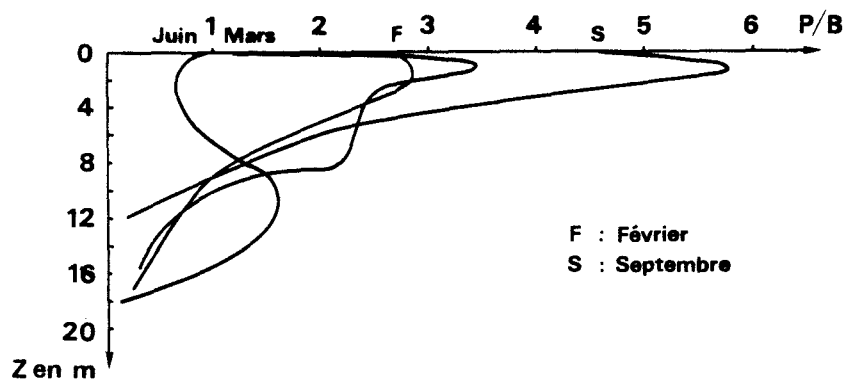


Fig. 65 : Profils verticaux de productivité obtenus au large du Cap Gris-Nez à différentes saisons

L'utilisation du calcul d'intégration sur la colonne d'eau confirme le fait que la productivité maximale est obtenue en été, la colonne d'eau est moins productive au printemps, le minimum en surface est ainsi relevé au mois de juin. Comme pour la production primaire, il existe un facteur limitant en surface qui engendre l'apparition d'un maximum de productivité en subsurface. La figure 65 met en évidence un maximum à la profondeur - 10 m en juin, période à laquelle la profondeur de compensation était maximale (- 18 m).

3.2. Le banc du Dyck

Sur ce site en Mer du Nord, on obtient un résultat semblable aux observations précédentes : la productivité est supérieure pendant la période estivale (de juillet à septembre) (Fig. 66).

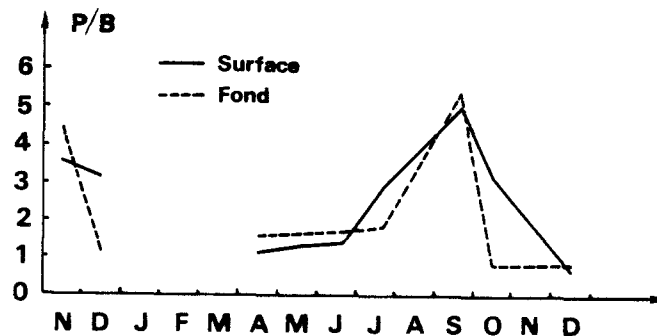


Fig. 66 : Variations de la productivité sur le banc du Dyck durant l'année 1985

On observe une décroissance plus précoce qu'en Manche orientale puisque P/B diminue dès le mois d'octobre. Les valeurs entre eaux de surface et eaux de fond sont plus proches ; notons qu'en octobre la masse d'eau du fond a déjà atteint son taux hivernal (Fig. 66).

La représentation graphique de P/B en fonction de la profondeur (Fig.67) fait apparaître les périodes de forte activité aussi bien à l'échelle saisonnière qu'au niveau des profondeurs.

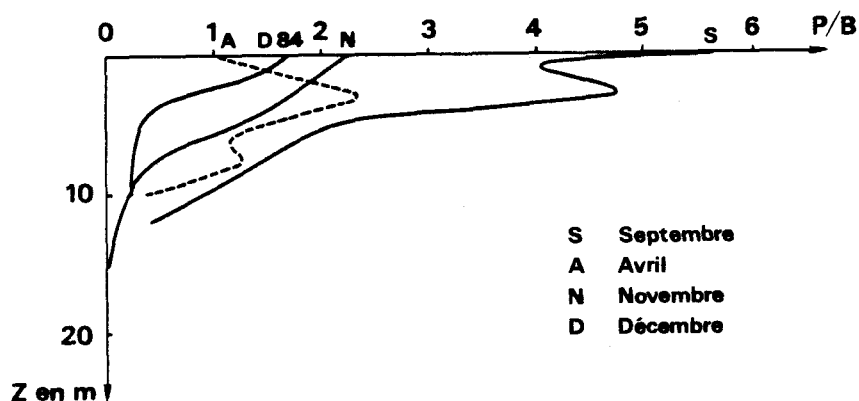


Fig. 67 : Variations de la productivité en fonction de la profondeur, à différentes périodes de l'année sur le banc du Dyck

Il faut également souligner que la productivité est sensiblement plus faible au printemps sur le Dyck qu'au Cap Gris-Nez, identique en juillet et supérieure en fin d'été. Lorsque l'on intègre ces résultats sur la hauteur d'eau, on s'aperçoit que la productivité est similaire en été sur les deux sites et plus faible sur le Dyck au printemps, comme nous l'avons déjà décrit.

3.3. Les vases à *Abra alba*

Ce site côtier présente les mêmes caractéristiques, à savoir un indice de productivité supérieur en fin d'été.

Néanmoins, on observe (Fig. 68) plusieurs pics : mars, mai et octobre. Contrairement à ce que nous avons mis en évidence sur le Dyck, le maximum se produit en octobre et non en septembre.

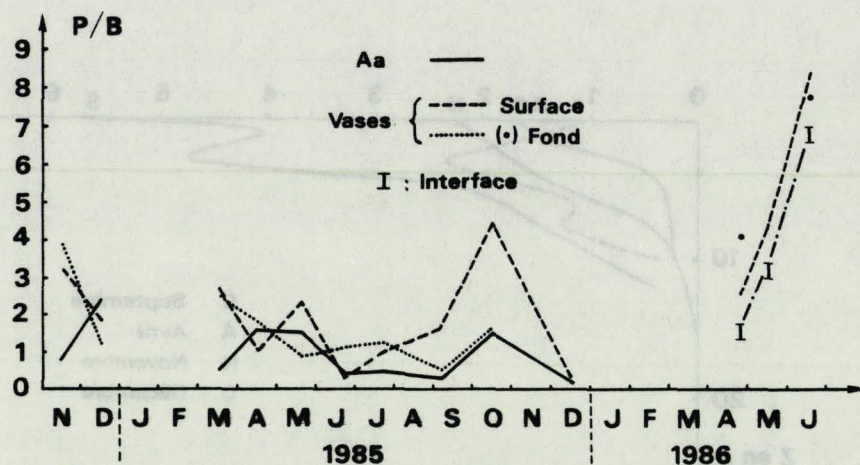


Fig. 68 : Variations saisonnières de la productivité sur le site côtier suivi en Mer du Nord et dans l'Aa (en 1985-1986)

En règle générale, la masse d'eau du fond est moins productive bien que plus riche en chlorophylle α .

Les résultats obtenus en 1986 (avril-mai-juin) sont largement supérieurs à ceux de 1985 ; de plus, ils augmentent avec l'approche de l'été ce qui tend à confirmer les observations précédentes, soit une meilleure productivité en période estivale.

Lorsque l'on applique le calcul d'intégration à l'ensemble de la colonne d'eau, on s'aperçoit d'une part, que la productivité est très faible par rapport au Dyck et au Cap Gris-Nez et d'autre part, que la colonne d'eau a tendance à être plus productive au printemps (mars-avril) qu'en fin d'été (il semblerait qu'à cette époque seule la couche superficielle soit "active").

Nous pouvons mettre également en évidence un phénomène d'inhibition en surface pendant les périodes de reprise d'activité biologique (Fig. 69).

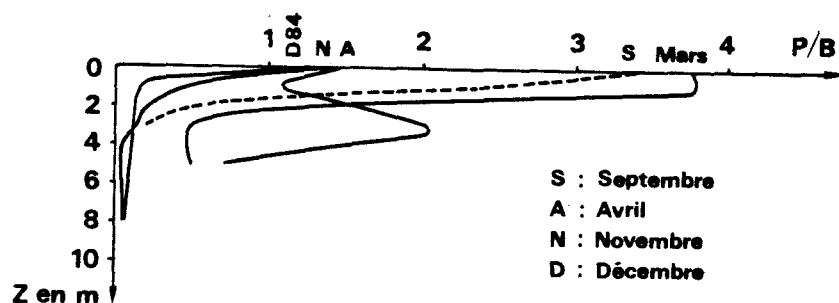


Fig. 69 : Profils verticaux de P/B, obtenus à différentes périodes de l'année sur le site des Vases à *Abra alba*

Quant à l'Aa, l'indice P/B n'excède pas la valeur de 2. Par conséquent, malgré la richesse des populations phytoplanctoniques, le rendement productif est médiocre. Nous y observons deux périodes plus productives : printemps et fin d'été (Fig. 68).

4. Conclusion

En règle générale, la production primaire est plus élevée dans la frange littorale : les valeurs les plus fortes sont obtenues sur le site des vases à *Abra alba*, suivi du banc du Dyck puis le site du Cap Gris-Nez (l'Aa étant un cas particulier). Quel que soit le site, nous avons mis en évidence des périodes d'activités intenses, notamment au printemps et en automne ; sur les deux sites en Mer du Nord, un troisième pic de production a été décelé mais ne concerne que la masse d'eau superficielle. Les pics de production primaire apparaissent plus tardifs sur le Dyck que sur les vases à *Abra alba*.

Les profils verticaux concernant les teneurs en pigments chlorophylliens montrent une certaine homogénéité de la colonne d'eau sauf lors des périodes de forte activité, notamment sur le site côtier en Mer du Nord où l'on a observé des profils hétérogènes.

La profondeur photique varie d'une campagne à l'autre, d'un site par rapport à un autre, en fonction de nombreux facteurs (nature du sédiment, météorologie, conditions hydrologiques...) : nous avons pu définir une

tendance : la "hauteur photosynthétique" est réduite sur le site des vases à *Abra alba*, augmente sur le Dyck et sur le site du Gris-Nez (bien entendu, il faut tenir compte de la sonde).

Nous avons observé, quel que soit le site, et pour un certain nombre de campagnes, que l'intensité photosynthétique est maximale à une certaine profondeur.

D'autre part, nous nous sommes aperçus que pour une quantité d'énergie lumineuse mesurée juste sous la surface de l'eau il peut y avoir inhibition ou non. Donc le facteur lumière peut être limitant mais il dépend d'un autre paramètre. Une étude plus approfondie montre que suivant la transparence de l'eau il peut y avoir présence ou absence de ce phénomène d'inhibition :

Quantité de lumière mesurée sous la surface de l'eau $\mu \text{ e.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	Transparence de l'eau m	Inhibition
150	4,0	oui
150	1,8	non
300	4,0	oui
300	1,0	non

L'ensemble des données montre également que lorsque l'énergie lumineuse reçue est forte et qu'au même moment la transparence du milieu est importante, alors le maximum de production s'observe à une profondeur supérieure :

Quantité d'énergie lumineuse reçue $\mu \text{ e.m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	Transparence de l'eau m	Profondeur correspondant au maximum de production m
350	1,8	1,5
850	1,8	3,0
900	3,0	3,0
450	7,5	10,0

Par conséquent, l'inhibition en surface dépend d'un facteur limitant qui est "lumière-transparence". On peut suggérer une autre hypothèse basée sur les variations de l'inhibition selon la nature du phytoplancton existant dans la masse d'eau.

Lorsque l'on intègre la production primaire sur l'ensemble de la colonne d'eau, nous avons montré qu'elle est maximale au printemps : la production de carbone (mg) produit par mètre carré et par heure est supérieure au large du Cap Gris-Nez ($308 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) suivie du Dyck ($171,6 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et du site des vases à *Abra alba* ($145,5 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

De même, la production annuelle (pour 1985) sur chacun des sites équivaut à environ :

- 336 gC.m^{-2} au Cap Gris-Nez,
- 350 gC.m^{-2} sur le Banc du Dyck,
- 237 gC.m^{-2} sur les vases à *Abra alba*.

BROUARDEL et JOSEPH (1978) ont trouvé des taux de production primaire maximum de l'ordre de $2650 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ dans le bassin de Dunkerque.

Quant à la productivité, nous avons mis en évidence :

- qu'elle est meilleure en été, quel que soit le site,
- qu'elle est supérieure dans la masse d'eau superficielle, sur chacun des sites,
- que son taux peut varier suivant la turbidité du milieu.

Il semblerait que la productivité soit supérieure en Manche orientale (Cap Gris-Nez), décroît progressivement sur le Dyck, pour être minimale sur le site des vases à *Abra alba* (l'indice P/B est médiocre dans l'Aa).

Nous avons essayé de déterminer le facteur responsable d'un bloom phytoplanctonique. En fonction des observations réalisées au cours de ce travail, plusieurs facteurs peuvent agir :

- au niveau des sels nutritifs disponibles, le stock a été renouvelé pendant la période hivernale, par conséquent, ils ne sont pas limitants.
- le facteur température pourrait intervenir mais nous avons pu déceler des poussées végétales précoces alors que la température était encore proche du minimum thermique. Ce facteur n'est probablement pas à rejeter, mais il n'est pas déterminant.
- le facteur qui semblerait déclencher un bloom végétal peut être

l'augmentation brutale de la quantité d'énergie lumineuse reçue (Fig. 43).

D'autres travaux ont montré qu'il existe une relation étroite entre température et lumière dans la régulation photosynthétique du phytoplancton.

Des incubations dépourvues de bicarbonate marqué nous a permis de mesurer l'accroissement de chlorophylle α . On s'aperçoit que sous éclairage naturel (incubations "in situ simulé") l'augmentation de chlorophylle α est réduite pendant les périodes de faible activité biologique ($0,01 < \Delta \text{ Chl}\alpha \text{ mg.m}^{-3}.\text{h}^{-1} < 0,17$), et croît lors des blooms printaniers ($0,08 < \Delta \text{ Chl}\alpha \text{ mg.m}^{-3}.\text{h}^{-1} < 0,8$), (valeurs provenant du Cap Gris-Nez). Sous éclairage saturant, la production de chlorophylle α varie dans une proportion plus large ($0 < \Delta \text{ Chl}\alpha \text{ mg.m}^{-3}.\text{h}^{-1} < 1,41$). L'augmentation est optimale au printemps, nulle en automne, elle est également supérieure dans la couche d'eau de surface. Ce phénomène de multiplication cellulaire doit intervenir dans les mesures de production potentielle et de productivité, et intervient aussi, dans le pourcentage d'erreur de la méthode utilisée.

5. Discussion

Les travaux de LAANBROEK et coll. (1985) aux Pays-Bas ("Oosterschelde basin") mettent en évidence des variations saisonnières de la production primaire phytoplanctonique : la diminution bien marquée des concentrations en sels nutritifs dissous (silicate, ammonium, nitrate) est corrélée à l'augmentation brutale des teneurs en chlorophylle a , et à l'augmentation de la production primaire ; un premier bloom apparaît au mois d'avril (*Cryptomonas* spp., flagellés de 0 à 4 μm , *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira* spp.) suivi d'une deuxième poussée de plus grande ampleur au mois de mai concernant l'espèce *Phaeocystis pouchetii*. SOURNIA et coll. (1987) ont montré, au large de Roscoff, des phénomènes identiques à nos observations, soit un bloom phytoplanctonique printanier qui correspond à l'essentiel de la production primaire, suivi de poussées estivales et automnales ; les variations saisonnières des sels nutritifs sont analogues à ce que nous avons pu observer, notons que les fluctuations de la biomasse chlorophyllienne sont inférieures par rapport au littoral Nord/Pas-de-Calais (0,02 à 5,50 $\mu\text{g Chl}a.l^{-1}$). LANCELOT et BILLEN (1984) montrent, dans le détroit du Pas-de-Calais et sur le littoral belge, que la production primaire totale est plus ou moins constante de mi-octobre à mars (100 à 250 $\text{mgC}.m^{-2}.j^{-1}$). Le bloom phytoplanctonique débute en avril et la production particulière devient majoritaire ; mais lorsque les nitrates sont épuisés, la production dissoute domine (LANCELOT, 1983). La production primaire totale est maximale pendant le bloom et peut atteindre 72 $\text{gC}.m^{-2}$ pour la période du 1er avril au 30 juin (Ostende) (LANCELOT et BILLEN, 1984) ; JOIRIS et coll. (1982) l'ont estimée à 215 $\text{gC}.m^{-2}$ du 15 mars au 15 juillet dans la même région en 1979-1980. Les eaux côtières du littoral belge, présentent, durant le bloom printanier, l'apparition d'une espèce dominante : *Phaeocystis pouchetii* (*Haptophyceae* coloniale) dont la biomasse est élevée (17 $\mu\text{g Chl}a.l^{-1}$) et produit jusqu'à 3 $\text{gC}.m^{-2}.j^{-1}$ (LANCELOT, 1979 ; LANCELOT et MATHOT, 1985).

Nous avons observé un phénomène identique dans le détroit du Pas-de-Calais et le littoral français. En 1985, l'apparition de *Phaeocystis pouchetii* est massive au mois d'avril, (à Dunkerque), et forme ainsi l'essentiel de la biomasse pigmentaire (15,71 et 23,42 $\text{mg}.m^{-3}$

de chlorophylle α en surface et au fond) et produit 16,82 et 41,25 $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ respectivement en surface et au fond (GROSSEL, 1985) :

Périodes	Nombre de cellules/ cm^3
mars 1985	5 100
avril 1985	54 000
mai 1985	3 800

Phaeocystis pouchetii (HARIOT) Lagerheim est une espèce côtière commune qui apparaît au printemps dans divers endroits du globe : l'Océan Atlantique nord, l'Océan Pacifique nord et l'Océan Antarctique (GIESKES et KRAAY, 1975, 1977 ; BOLTER et DAWSON, 1982). Des densités très élevées ont été mises en évidence pendant le bloom printanier (3.10^{10} cellules par m^3) (LANCELOT, 1982) ; elles constituent plus de 65% de la production primaire annuelle (JOIRIS et coll., 1982). Cette espèce algale a la particularité de fabriquer un mucilage constitué principalement de polysaccharides de haut poids moléculaire (GUILLARD et HELLEBUST, 1971). Ceci est intéressant pour l'activité bactérienne (nous y reviendrons pour la suite). Les travaux de LANCELOT (1984) ont montré chez cette espèce, des modifications du métabolisme, qui sont sous le contrôle de l'azote inorganique ambiant [élément principal limitant la production primaire en Mer du Nord (PICHOT, 1980)]. En début de bloom printanier, alors que l'azote n'est pas limitant, les cellules de *Phaeocystis pouchetii* poussent activement et leur synthèse protéique est importante ; la diminution de la concentration d'azote dans le milieu, non seulement, réduit la synthèse protéique au bénéfice de polysaccharides, mais induit également la formation d'enveloppes de mucopolysaccharides autour de groupes cellulaires. Ainsi, la dominance de *Phaeocystis pouchetii* crée la particularité de cet écosystème en Mer du Nord (JOIRIS et coll., 1982 ; LANCELOT, 1984).

De nombreux travaux ont montré l'existence de cycles nycthéméraux affectant la production primaire : la fixation du carbone n'a lieu que pendant les heures d'éclairement, de même, des données de chlorophylle α indiquent que la biomasse phytoplanctonique suit un rythme sinusoïdal, à savoir une croissance le jour et des concentrations inférieures la nuit

dues au "grazing" (FUHRMAN et coll., 1985). Nous avons obtenu ce type de résultats d'une part en ce qui concerne la production primaire avec des incubations à la lumière et à l'obscurité et d'autre part, en ce qui concerne la biomasse phytoplanctonique où nous avons montré des augmentations de chlorophylle α , plus élevées sous éclairage saturant que sous éclairage naturel et, fonction du nombre de cellules présentes. Antérieurement, SOURNIA (1967) avait mis en évidence des variations nycthémérales de la capacité photosynthétique de la chlorophylle α ; de plus, la production primaire peut varier au cours d'un cycle de 24 h indépendamment des concentrations en chlorophylles.

Lorsque l'éclairement est très fort, il se produit un phénomène de photoinhibition en surface, notamment en été (STADELMANN et coll., 1974 ; EL-SAYED et WEBER, 1982 ; LANCELOT, 1983 ; GOLDMANN et DENNETT, 1984 ; PENNOCK et SHARP, 1986). Nous avons montré que le maximum d'activité photosynthétique se produit en subsurface, à une profondeur correspondant à un éclairement de 25% par rapport à l'éclairement de surface, EL-SAYED et WEBER (1982) trouvent des résultats similaires. Il semblerait que des cellules végétales soumises à des éclairagements d'intensité variable ont des taux d'activité photosynthétique plus élevés que, lorsqu'elles sont soumises à un éclairement d'intensité constante (GOLDMAN et DENNETT, 1984).

Trois facteurs interviennent sur la photoinhibition lors d'incubation d'échantillons dans des flacons :

- 1° l'éclairement sous lequel était la population avant confinement
- 2° l'éclairement de l'incubation
- 3° la durée de l'incubation

(GOLDMAN et DENNETT, 1984).

HARRIS (1980) suggère que les effets de la photoinhibition se manifestent non seulement à une intensité lumineuse supérieure à $200 \mu\text{e.m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($\approx 50 \text{ W.m}^{-2}$), mais à une exposition à la lumière solaire supérieure à 800 ou 1000 $\mu\text{e.m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($\approx 200.250 \text{ W.m}^{-2}$) pendant une période de 30 minutes. Le seuil minimum à partir duquel se produit une photoinhibition peut varier suivant la saison (GOLDMAN et DENNETT, 1984). Les raisons de ce phénomène sont encore mal perçues : MARRA (1978) et, HOBSON et HARTLEY (1983) n'ont pas mis en évidence de diminution de la productivité des eaux côtières en surface à la fin du printemps-début d'été, alors que l'irradiation en

surface est maximale, mais une diminution prononcée avant et après cette période. HOBSON et HARTLEY (1983) attribuent cette diminution saisonnière de la photosynthèse à une plus grande sensibilité des diatomées aux rayonnements UV (les diatomées représentent l'espèce dominante durant la période de photoinhibition). On ne peut écarter cette possibilité mais il paraît peu probable que les rayonnements UV traversent les parois de verre des flacons et la couche d'eau de refroidissement de l'incubateur (GOLDMAN et DENNETT, 1984). Ce phénomène paraît très intéressant puisque nous obtenons des résultats plus ou moins analogues. Sur le Dyck et le site des vases à *Abra alba*, il y a photoinhibition en surface, seulement en avril et en juillet alors que l'intensité lumineuse en surface est importante mais pour des valeurs d'éclairement identique on n'observe pas d'inhibition à d'autres périodes de l'année. Dans notre situation il faut également faire intervenir la turbidité du milieu car elle doit jouer un rôle important. Néanmoins, de nombreux travaux ont montré l'effet inhibiteur d'un éclairage saturant sur certaines espèces de diatomées ($\approx 150 \mu\text{e.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) (RICHARDSON et coll., 1983). Le rôle de la turbidité a été évoqué dans les travaux de PENNOCK et SHARP (1986) puisqu'ils ont trouvé une diminution de la production due à une diminution de la quantité d'énergie lumineuse dans une zone de turbidité importante ; P/B diminue également. D'autre part, ils ont trouvé les plus fortes valeurs de production en fin d'été alors que la température de l'eau est maximale, tout comme l'éclairement et la turbidité très faible ; P/B est maximale également.

Les variations spatiales et verticales de la production primaire sont conditionnées par la quantité de lumière disponible. PENNOCK (1985) montre que des concentrations en MES de 7 à 20 mg.l^{-1} , suffisent pour limiter la croissance phytoplanctonique ; le bloom résulte d'une augmentation de l'intensité lumineuse moyenne.

Il ne faut pas négliger le facteur température ainsi que le rôle des sels nutritifs dissous (PENNOCK et SHARP, 1986).

Nous avons représenté un tableau (tableau V) qui regroupe différentes valeurs de production primaire photosynthétique et de biomasse dans diverses parties du globe :

Tableau V : Valeurs de production primaire et de biomasse phytoplanctonique relevées dans divers lieux géographiques

LIEUX	Chlorophylle <i>a</i> mg.m ⁻³	Production primaire mgC.m ⁻³ .h ⁻¹	AUTEURS
Iles Orcades	1,41	0,89	EL.SAYED-WEBER (1982)
Iles Orcades	11,58	15,13	EL.SAYED-WEBER (1982)
English Channel	-	10,00	JOIRIS et BERTELS (1985)
Sud de la Mer du Nord	-	8,00	JOIRIS et BERTELS (1985)
Mer Noire (Romanian coast)	0,10 - 3,10	0,40 - 24,70	BOLOGA et coll. (1984)
Lac Ontario	-	1,30 - 34,50	STADELMANN et coll. (1974)
Cap Gris-Nez	1,42 - 12,82	0,80 - 21,18] Nos résultats
Banc du Dyck	1,05 - 11,85	0,73 - 38,38	
Vases à <i>Abra alba</i>	1,97 - 23,42	1,20 - 57,94	
Aa	11,06 - 96,07	1,34 - 64,26	

Quel que soit le lieu géographique étudié, des variations saisonnières ont toujours été mises en évidence (STADELMAAN et coll., 1974 ; BOLOGA et coll., 1984 ; PENNOCK et SHARP, 1986 ; QUISTHOUDT, 1987...).

Nous avons estimé sur chacun des sites en Manche Orientale et Mer du Nord, une production primaire phytoplanctonique annuelle. Le tableau ci-après (tableau VI) permet de recaler ces valeurs avec d'autres résultats recueillis dans la littérature :

Tableau VI : Taux de production primaire annuelle relevés dans divers lieux géographiques

LIEUX	Production primaire annuelle gC.m ⁻²	AUTEURS
Méditerranée	60 - 82 (1964)	TRAVERS (1975)
Golfe de Marseille	88 (octobre 64- octobre 65)	MINAS (1968)
Lac Ontario	190 (1970)	GLOOSCHENKO et coll. (1974)
Lac Ontario	170 - 270 (1972-1973) (littoral) (large)	STADELMANN et coll. (1974)
Mer Baltique (Hanö Bight)	154 - 194 (1973-1976)	ACKEFORS et LINDAHL (1979)
Mer Baltique (East of Gotland)	128 - 170 (1973-1976)	ACKEFORS et LINDAHL (1979)
Mer de Bothnie (Nord)	100	ACKEFORS et coll. (1978)
Mer du Nord	70 - 200	HUMMEL et ZIJLSTRA (1978)
Océan Atlantique Nord : Golfe du Maine	150 - 200	SHERMAN et coll. (1978)
" : Georges Bank	450	SHERMAN et coll. (1978)
" : Sud Nouvelle Angleterre	150	SHERMAN et coll. (1978)
Océan Atlantique Central	150 - 200	SHERMAN et coll. (1978)
Delaware Estuary	307 (1981-1985)	PENNOCK et SHARP (1986)
Baie de New-York	370 - 820	MALONE (1976)
Cap Gris-Nez	336	QUISTHOUDT (1987)
Banc du Dyck	350	Nos résultats
Vases à <i>Abra alba</i>	237	Nos résultats

Comme nous l'avons décrit précédemment, les écosystèmes turbides présentent généralement des taux de production plus faibles lorsque la lumière apparaît comme facteur limitant : dans l'estuaire Delaware (U.S.A.), la production annuelle varie de 70 gC.m^{-2} dans la zone la plus turbide à 392 gC.m^{-2} dans la région centrale (PENNOCK et SHARP, 1986). Ceci semble s'appliquer à nos résultats.

La valeur du rapport de la production à la biomasse est un paramètre intéressant mais les résultats obtenus sont difficilement comparables en raison des multiples méthodes d'évaluation de la production et de la biomasse. Ce quotient représente ce que nous avons appelé "productivité", on l'appelle également taux de turnover. JACQUES (1970) observe à Banyuls (Mer Méditerranée) un cycle annuel comparable à ce que nous avons observé, soit un minimum hivernal et printanier et un maximum pendant la saison estivale. P/B dépend de la température, des conditions d'éclairement, des nutriments disponibles et des espèces algales présentes (EPPELLEY, 1972). STADELMANN et coll. (1974) ont trouvé des valeurs P/B (Production potentielle) qui varient entre 1,1 et 4,5 pour des stations du large et 1,6 à 5,7 $\text{mgC.}(\text{mg Chl}a)^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour des stations côtières (Lac Ontario) avec les plus faibles valeurs pendant l'hiver. Les travaux de PENNOCK et SHARP (1986) dans l'estuaire Delaware (U.S.A.) montrent des variations de P/B (production potentielle par unité de chlorophylle a) très prononcées suivant la saison considérée : 1,9-1,4 à $7,0 \text{ } \mu\text{gC.}(\mu\text{g Chl}a)^{-1}.\text{h}^{-1}$ entre hiver et été. Les facteurs qui semblent affecter ce rapport, dans ce cas présent, semblent être la température et la composition spécifique ; de plus, PENNOCK et SHARP (1986) trouvent que P/B, en fonction de la température, réagit selon une loi exponentielle. Nos résultats ne nous permettent pas une telle affirmation (sur le site en Manche orientale ceci peut être vrai mais qu'à partir d'un certain seuil).

Ci-contre figurent quelques valeurs de productivité mesurées dans diverses régions du globe (Tableau VII) :

Tableau VII : Taux de productivité relevés dans diverses régions du globe

LIEUX	P/B $\mu\text{gC.} [\mu\text{gChl}a]^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	AUTEURS
Zone côtière Oregon	8,6 (6,0 - 21,0)	CURL et SMALL, 1965
Zone côtière Nouvelle Ecosse : 1 m	5,8 (0,9 - 19,1)	PLATT et JASSBY, 1976
Bedford Basin Nouvelle Ecosse	5,5 (2,0 - 13,1)	HARRISON et PLATT, 1980
Baie de New York	11,3 (2,0 - 30,8)	MALONE et NEALE, 1981
Beaufort Channel Caroline du Nord	6,9 (1,9 - 19,8)	WILLIAMS et MURDOCH, 1966
Narragansett Bay Rhode Island	3,9 (1,3 - 9,5)	DURBIN et coll., 1974
Chesapeake Bay	3,9 (1,3 - 10,3)	FLEMER, 1970
Bristol Channel R.U.	- (\approx 1,0 - < 7,0)	JOINT et POMROY, 1981
Fraser River Estuaire	2,1 (0,9 - 4,8)	TAKAHASHI et coll., 1973
Delaware estuary	3,8 (1,0 - 22,7)	PENNOCK et SHARP, 1986
in PENNOCK et SHARP, 1986		
Cap Gris-Nez	(1,58 - 6,50)] Nos résultats
Banc du Dyck	(1,67 - 5,67)	
Vases à <i>Abra alba</i>	(1,35 - 4,40)	
Aa	(0,15 - 2,38)	

On peut noter que l'amplitude des variations peut être étendue et varie de manière importante suivant le lieu géographique considéré.

Au point de vue productivité (P/B) nous avons pu classer les sites étudiés ainsi :

Cap Gris-Nez > Dyck > Vases à *Abra alba* > Aa

On s'aperçoit que cette classification correspond aux eaux les moins turbides vers les eaux les plus turbides.

D'un point de vue activité phytoplanctonique, le littoral Nord/Pas-de-Calais se caractérise par une biomasse chlorophyllienne qui peut atteindre des concentrations élevées. D'autre part, la production primaire décroît lorsque l'on s'éloigne de la zone côtière, inversement l'indice de productivité semble supérieur au large, avec des valeurs élevées en fin d'été notamment dans la zone euphotique. Cet écosystème montre une homogénéité verticale de la colonne d'eau en ce qui concerne la biomasse phytoplanctonique sauf en période de forte activité, où ce phénomène d'hétérogénéité se trouve amplifié en zone côtière.

Nous avons également pu observer l'existence d'une photoinhibition de l'activité photosynthétique en surface à cette certaine période de l'année, plus particulièrement en été lorsque la turbidité est réduite.

B - L'ACTIVITE BACTERIENNE

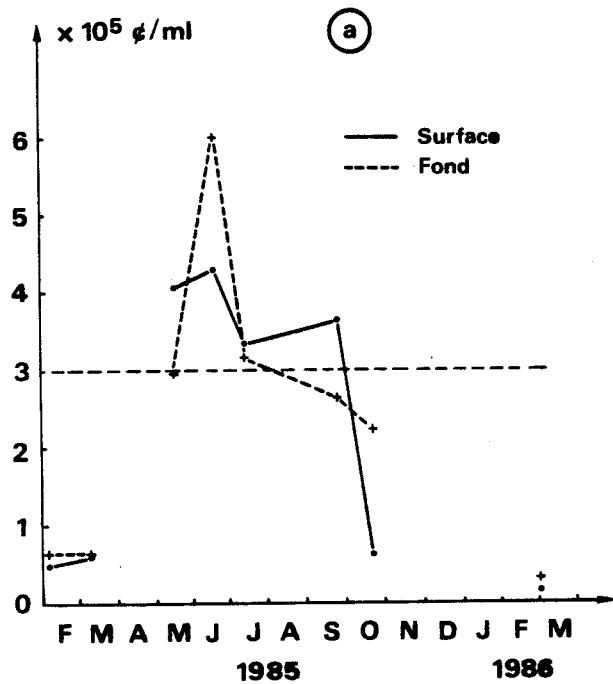
1. La biomasse bactérienne

1.1. Résultats

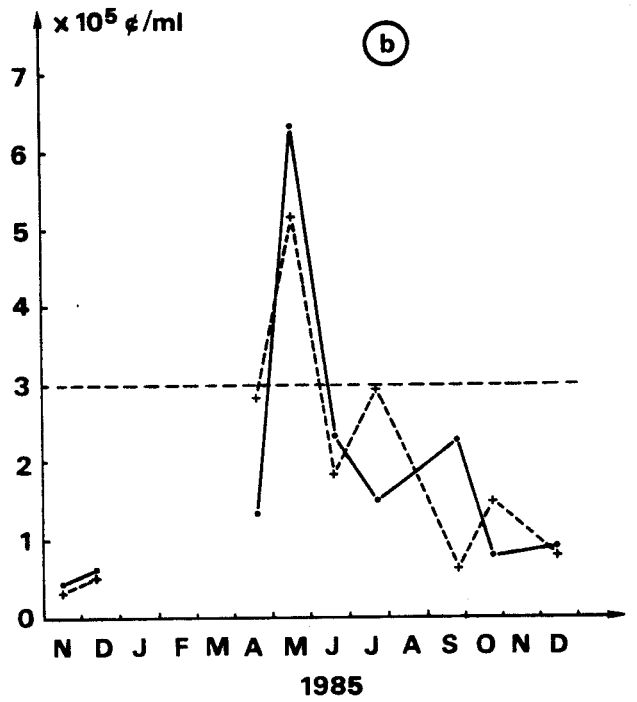
L'ensemble des résultats recueillis à la station "Cap Gris-Nez" est représenté sur la figure 70a. Nous avons mis en évidence un développement bactérien plus intense en début d'été ($4,3 \cdot 10^5$ cellules.ml⁻¹ en surface et $6,05 \cdot 10^5$ cellules.ml⁻¹ au fond au mois de juin). Durant toute la période estivale (de mai à septembre), la biomasse bactérienne reste supérieure ou proche de $3 \cdot 10^5$ cellules par millilitre. Dès l'automne, la densité de la population décroît (octobre) et se stabilise pendant l'hiver ($< 1 \cdot 10^5$ cellules.ml⁻¹). Cette période de repos se caractérise par une homogénéité des numérations entre masse d'eau superficielle et masse d'eau du fond. On observe une différenciation de ces deux masses d'eau lors du pic maximal où la population bactérienne benthique devient plus importante. En dehors de cette période, les densités semblent légèrement supérieures en surface. L'ensemble des comptages montre la supériorité des bactéries libres par rapport aux bactéries fixées. Les formes sont diverses, le plus souvent sphériques, ou sous forme de bâtonnets, de vibrions, spiralées, soit, multiformes. Tout en restant extrêmement prudents quant à l'interprétation des différences de fluorescence, nous avons observé un plus grand nombre de fluorescences vertes. Les fluorescences rouges apparaissent en mars, mai et juin mais en plus faible proportion.

Sur le banc sableux du Dyck (Fig. 70b), nous observons l'existence d'un bloom bactérien très marqué au mois de mai ($6,36 \cdot 10^5$ cellules.ml⁻¹ en surface et $5,17 \cdot 10^5$ cellules.ml⁻¹ au fond). La masse d'eau superficielle semble plus affectée que la masse d'eau proche du fond. Les densités décroissent brutalement et fluctuent entre $1,5$ et $3 \cdot 10^5$ cellules.ml⁻¹ pendant la période estivale, puis diminuent en automne pour être inférieures à $1 \cdot 10^5$ cellules.ml⁻¹ en hiver. On peut noter que les fluctuations estivales (de juillet à septembre) s'inversent entre masse d'eau de surface et masse d'eau de fond. L'ensemble des comptages fait apparaître un plus grand nombre de bactéries fixées sur des particules que de bactéries libres, par rapport aux observations précédentes (Cap Gris-Nez). Rappelons que la nature du substrat diffère (cailloutis sur le site Manche orientale et sables fins sur le Dyck) ainsi que les

Cap Gris-Nez



Banc du Dyck



Vases à *Abra alba*

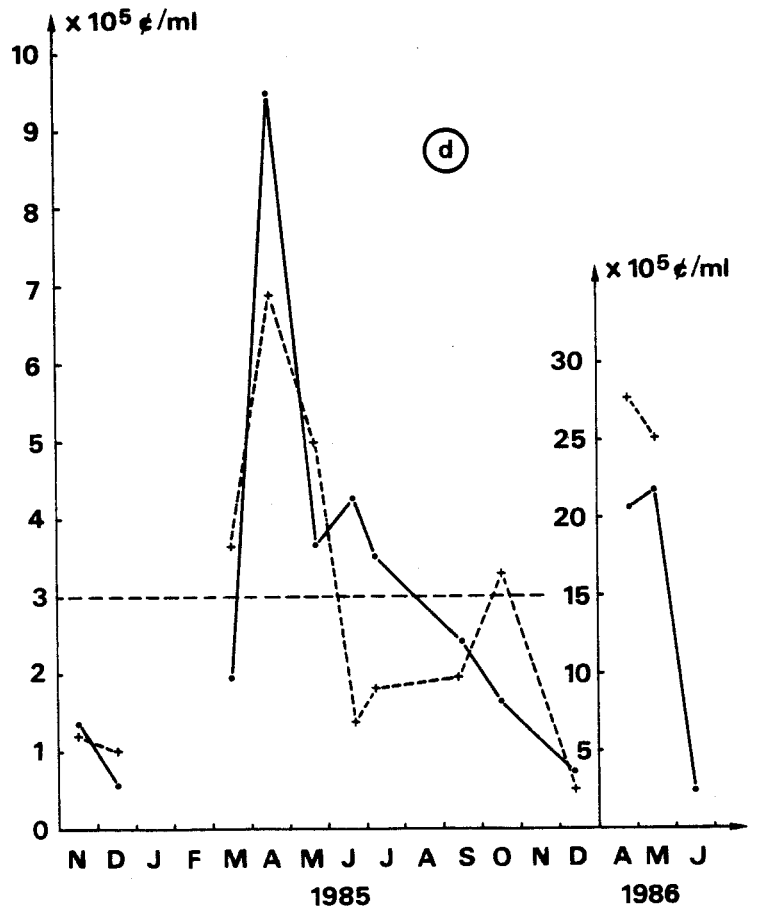
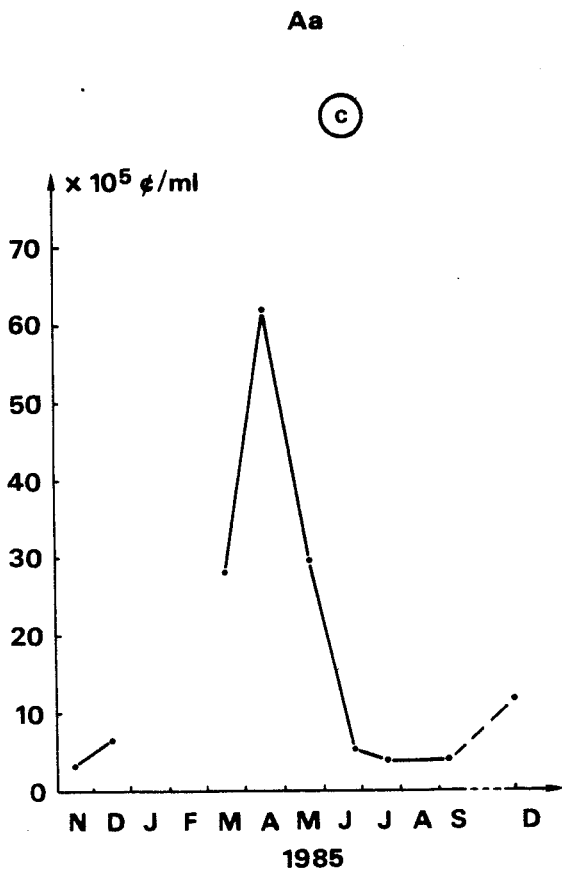


Figure 70 : Variations saisonnières de la biomasse bactérienne sur chaque site étudié.

conditions hydrologiques. Comme précédemment, nous retrouvons plus de bactéries de fluorescence verte mais néanmoins des cellules bactériennes de fluorescence rouge apparaissent au printemps et en été (avril, mai, juillet).

Par comparaison avec le site du Cap Gris-Nez, l'ampleur du bloom est ici supérieure. La masse d'eau superficielle présente une densité bactérienne plus forte alors que le phénomène inverse est observé en Manche orientale. Il faut également remarquer que le pic maximal n'apparaît pas à la même période :

- mois de juin au Cap Gris-Nez,
- mois de mai sur le Dyck.

La température de l'eau en mai, sur le Dyck, est de 10,62°C en surface et 8,49°C au fond. Le mois précédent, elle avoisinait 7,00°C (aussi bien en surface qu'au fond), température probablement trop faible pour déclencher le bloom. Sur le site du Cap Gris-Nez, les températures sont de l'ordre de 9,17°C en mai (surface et fond) et de 13,00°C en juin. Ce léger décalage de température peut être déterminant pour le développement des bactéries. Nous avons mis en évidence des densités supérieures sur le Dyck au moment du bloom mais les fluctuations estivales se situent dans une fourchette de valeurs inférieures à celles du Cap Gris-Nez.

Les résultats obtenus sur l'Aa sont représentés sur la figure 70c. On s'aperçoit que la biomasse bactérienne est nettement plus importante que sur les autres sites. Le développement bactérien débute au mois de mars et atteint son maximum en avril ($62,18 \cdot 10^5$ cellules.ml⁻¹ et T = 11,70°C). Puis nous observons une décroissance progressive de la population jusqu'en juin où elle se stabilise ($< 10 \cdot 10^5$ cellules.ml⁻¹). Par conséquent, nous obtenons un profil modifié. Le site côtier des vases à *Abra alba* (Fig. 70d) semble être influencé par le rejet de l'Aa : en effet, nous mettons en évidence un bloom au mois d'avril (T ≈ 8,00°C - $9,48 \cdot 10^5$ cellules.ml⁻¹ en surface et $6,83 \cdot 10^5$ au fond). Les densités bactériennes diminuent par la suite tout en restant relativement importantes durant la période estivale ($> 3 \cdot 10^5$ cellules.ml⁻¹ d'avril à août). Les valeurs minimales sont relevées en hiver, comme sur les autres sites étudiés.

Tout comme nous l'avons décrit sur le Dyck, la masse d'eau superficielle paraît plus riche en cellules bactériennes, lors du bloom

et, en règle générale, pendant la période estivale. En hiver, on retrouve une certaine homogénéité de la colonne d'eau. Les sites des vases à *Abra alba* et Aa se caractérisent par un grand nombre de bactéries fixées à des particules et très peu de cellules bactériennes libres ; cette observation est à rapprocher des conditions hydrologiques déjà décrites (forte turbidité).

Sur l'ensemble des sites, nous avons mis en évidence une période favorable au développement bactérien (avril à juin), fonction de la température et des conditions hydrologiques. Les populations bactériennes restent nombreuses durant l'été (sauf cas particulier de l'Aa), phénomène bien visualisé en Manche orientale. On observe une décroissance en automne et des valeurs minimales en hiver.

Les prélèvements effectués en plongée sous-marine (vases à *Abra alba* : avril-mai-juin 86) montrent des biomasses très supérieures à celles trouvées précédemment. Les échantillons prélevés au fond sont plus riches en cellules bactériennes :

	Surface	Fond	Interface Eau-sédiment
Avril 86	20,75 . 10 ⁵	27,74 . 10 ⁵	18,98 . 10 ⁵
Mai 86	21,77 . 10 ⁵	25,29 . 10 ⁵	-
Juin 86	2,66 . 10 ⁵	-	5,85 . 10 ⁵

(valeurs exprimées en nombre de cellules par ml).

Notons, en avril à l'interface eau-sédiment, les valeurs sont moindres qu'en surface.

1.2. Discussion

La bactériologie des mers et des océans est limitée aux bactéries sélectionnées par ces écosystèmes. Des microbiocénoses extrêmement riches et variées peuplent les milieux chargés en sels minéraux ; les germes ubiquistes, indifférents aux salinités, halorésistants représentent en effet, plus des trois quarts de l'ensemble (BRISOU, 1980). Ils parviennent dans les mers par la voie des airs, des eaux de ruissellement, des rivières, des fleuves, transportés par les animaux,

par l'homme. Parmi cette masse bactérienne, les populations halophiles obligatoires représentent environ 7 à 17% (BRISOU, 1980). Les milieux marins constituent des écosystèmes favorables à la sélection d'organismes halophiles (Fig. 71).

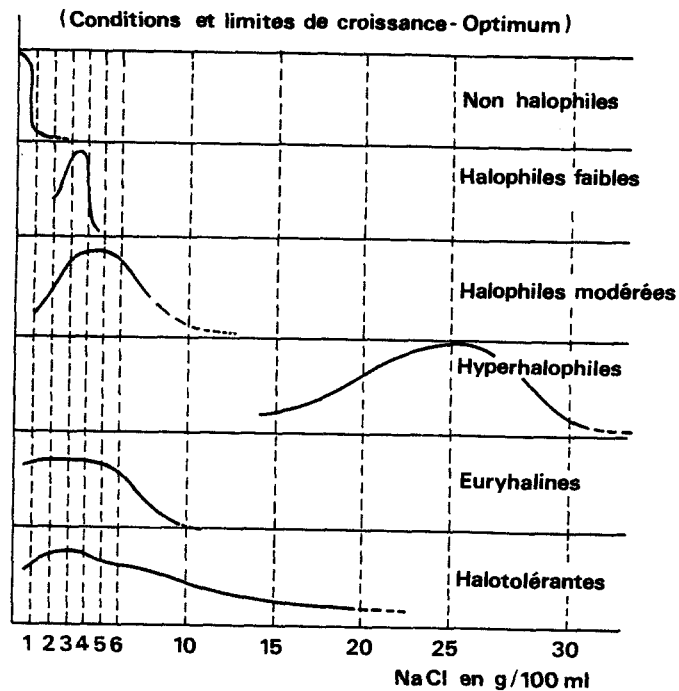


Fig. 71 : Répartition schématique des bactéries halophiles dans le monde bactérien. Aire de répartition de la majorité : 1,5 à 10 g/100 ml.

(In BRISOU, 1980)

Dans le tableau VIII, sont réunis quelques dénombrements bactériens relevés dans la littérature.

Tableau VIII : Dénombrements bactériens relevés à divers endroits du globe

LIEUX	Nombre de bactéries par ml	AUTEURS
Cape Lookout, N.C. (eaux côtières superficielles)	$6,6 \cdot 10^5$	FERGUSON et RUBLEE (1976)
Afrique du Sud (eaux côtières)	$6,3 \cdot 10^6$	FERGUSON et RUBLEE (1976)
Mer du Nord (eaux côtières - Gravelines)	$1,5 \cdot 10^5 - 5,2 \cdot 10^7$	DELATTRE ET coll. (1979)
Bristol Channel	5 à $12 \cdot 10^6$	JOINT et POMROY (1982)
Côte Californienne	$5,76 \cdot 10^5 - 3,26 \cdot 10^6$	FURHMAN (1981)
Côte Californienne	$1,84 \cdot 10^5 - 2,39 \cdot 10^5$	ALLDREDGE et coll. (1978)
Baie de Tokyo	10^5	MAEDA et TAGA (1983)
Cap Gris-Nez	< 1 à $6,05 \cdot 10^5$] Nos résultats
Banc du Dyck	< 1 à $6,36 \cdot 10^5$	
Vases à <i>Abra alba</i>	< 1 à $9,48 \cdot 10^5$	
Aa	< 10 à $62,18 \cdot 10^5$	

Soit, selon TOM FENCHEL (1984), des numérations qui atteignent environ $2 \cdot 10^5 - 10^6$ cellules.ml⁻¹ pour les eaux de type océanique et 1 à $3 \cdot 10^6$ cellules.ml⁻¹ dans les régions productives.

D'après FERGUSON et RUBLEE (1976), les bactéries marines sont de petite taille (cocci : $0 \approx 0,5 \mu\text{m}$). Leur nombre décroît avec la profondeur :

- eaux de surface : $1,6 \cdot 10^6$ cellules.ml⁻¹ (au large de l'Afrique du Sud).
- à - 4200 m : $34 \cdot 10^3$ cellules.ml⁻¹

(HOBBIE et coll., 1977).

La couche superficielle des systèmes aquatiques (interface) est composée de substances hydrophobes ; la zone neustonique ("neuston layer") est particulièrement riche en nutriments, en carbone organique dissous (COD $\approx 2000 \text{ mgC.l}^{-1}$) et présente un enrichissement bactérien, soit dans la zone

neustonique $6,05 \cdot 10^{10}$ cellules.ml⁻¹, tandis qu'en subsurface $4,59 \cdot 10^6$ cellules.ml⁻¹ (SEWELL et coll., 1981).

En épifluorescence, nous avons montré que la plupart des cellules bactériennes montre une fluorescence verte confirmant ainsi les travaux antérieurs (FRANCISCO et coll., 1973 ; DELATTRE et coll., 1979 qui en obtiennent environ 90%).

Les bactéries sont considérées comme décomposeurs, et leur abondance est un indice d'activité potentielle. DELATTRE et coll. (1979) ont également trouvé des variations saisonnières de la biomasse bactérienne.

La plupart des bactéries marines sont cultivées à une température d'incubation variant de 10 à 25°C avec un optimum de 15 à 18°C ; la température d'incubation joue un rôle capital dans la vitesse de croissance des microorganismes. Chacune accepte un maximum, un minimum, un optimum thermique, plus ou moins spécifique, qui caractérise la description des groupes, des espèces (BRISOU, 1980). A basse température, les réactions biochimiques sont plus lentes et certains métabolismes sont inhibés. Les bactéries psychrophiles représentent 16 à 75% des microbiocénoses naturelles, ce qui implique une large répartition au sein des océans dont la température moyenne ne dépasse guère + 5°C (BRISOU, 1980).

Nous avons montré, que pendant la période hivernale, la biomasse bactérienne est réduite et atteint un maximum à des températures plus élevées (le bloom se situe entre 8 et 13°C suivant le site étudié). Nous supposons qu'il existe des successions d'espèces tout au long de l'année suivant les conditions hydrologiques. La salinité intervient également quant à la répartition des espèces (BRISOU, 1980), aussi, la quantité et la qualité de la matière organique dissoute disponible jouent un rôle considérable dans le comportement des microbes, notamment en présence de concentrations salines croissantes (BRISOU, 1980). Au niveau des estuaires, les matières en suspension existent en forte concentration, et les populations bactériennes ont tendance à être fixées sur les particules (CLARKE et JOINT, 1986). Ces résultats confirment nos observations sur le site des vases à *Abra alba*. L'activité bactérienne peut être affectée, suivant que la bactérie se retrouve en resuspension dans l'eau ou, déposée sur le sédiment car elle subit alors des changements de type concentration en oxygène dissous, concentration en

matière organique, variation de la salinité ; le rapport bactéries fixées-bactéries libres augmente lorsque la turbidité atteint son maximum mais jamais le nombre de bactéries fixées n'a dépassé le nombre de cellules libres (CLARKE et JOINT, 1986). Ces mêmes auteurs ont montré qu'il existe une différence entre eau douce et eau de mer (dans l'estuaire Tamar), avec légèrement plus de bactéries fixées aux particules en eau douce : paradoxalement, les bactéries libres dominent dans l'estuaire, d'où leur hypothèse : "la remise en suspension de particules sédimentaires provoque la libération de composés organiques qui stimuleraient la production bactérienne et par conséquent, augmenteraient le nombre de bactéries libres. Alternativement, l'augmentation des MES entraîne une diminution de l'efficacité avec laquelle les "prédateurs" pourraient contrôler la population bactérienne ; ainsi, la production ne devrait pas augmenter avec la turbidité, mais la prédation devrait être diminuée". Des estimations concernant la production bactérienne et le broutage par le microzooplancton sont nécessaires pour départager ces deux hypothèses.

Les études de bactériologie appliquée aux sédiments marins sont limitées, bien que les microorganismes jouent un rôle fondamental comme élément de base de la chaîne alimentaire.

Les facteurs responsables du contrôle de l'abondance des bactéries dans les sédiments sont complexes ; la flore bactérienne semble plutôt localisée dans la zone superficielle et présente des variations saisonnières. Nous avons échantillonné à l'interface eau-sédiment (en plongée sous-marine) et mis en évidence une biomasse parfois supérieure à celle de la colonne d'eau. La température et le type de sédiment (topographie et dimension des grains) agissent sur l'abondance d'une population bactérienne (YAMAMOTO et LOPEZ, 1985). Il semblerait que les sables envasés offrent des conditions favorables au développement de la microflore. Un autre facteur paraît encore plus important que la taille des particules, il s'agit des variations de la teneur en composés organiques existants dans le milieu (CAMMEN, 1982). DALE (1974) a montré que l'abondance bactérienne dans les sédiments marins est corrélée avec la concentration en carbone et azote indépendamment de la taille des grains. Ceci est confirmé par les travaux de RUBLEE (1982).

Le site des vases à *Abra alba* présente l'ensemble de ces caractères, à la

fois, un sédiment envasé, riche en matières organiques carbonées et azotées, d'où la présence d'une biomasse bactérienne non négligeable. YAMAMOTO et LOPEZ (1985) ont signalé que des échantillons enrichis en protéines (source azotée) augmentent leur abondance bactérienne. Les protéines adsorbées sont nécessaires à la croissance des microorganismes comme source d'énergie. La protéine favorise aussi la fixation de la bactérie au substrat. Dans le milieu naturel, la plupart des surfaces sont chargées négativement (MARSHALL, 1976) ainsi que la majorité des microorganismes ; par conséquent, les forces électrostatiques doivent rendre difficiles la fixation d'une bactérie à la surface d'une particule. Chaque sédiment présente un caractère distinctif, fonction du type de particule (arrondie, angulaire...). Ainsi la colonisation bactérienne dépend de nombreux facteurs. Certains sédiments sont défavorables à une telle colonisation, c'est le cas de la silice, avec ou sans enrichissement protéique. Les bactéries n'occupent qu'un petit pourcentage de la surface totale disponible. Les microcolonies semblent localisées dans les infractuosités et non sur la totalité de la surface du grain de sable (CLAVIER-RAULT, 1981). Certains microorganismes produisent des polymères extracellulaires afin de s'ancrer à la surface du grain (MARSHALL, 1976) et peuvent ainsi contrôler les nutriments disponibles. On peut imaginer une région autour d'une cellule bactérienne dans laquelle les gradients de dépression permettent l'adsorption des nutriments disponibles à la cellule (YAMAMOTO et LOPEZ, 1985).

Les recherches de WIESE et RHEINHEIMER (1978) témoignent que les microorganismes ont tendance à coloniser les fissures des particules et se protègent ainsi des actions mécaniques. Dans les sédiments particulièrement exposés aux usures mécaniques, 95% des bactéries sont fixées, tandis que dans les sédiments profonds (action mécanique réduite) le nombre de bactéries libres dans l'eau interstitielle augmente considérablement. Il a été montré récemment que l'activité bactérienne dans l'eau "libre" est sensiblement identique à celle de l'eau interstitielle mais inférieure à celle du sédiment aérobie (POULICEK, 1987). La biomasse bactérienne, tous types de sédiments confondus, varie entre 1.10^8 et 507.10^8 cellules par gramme de sédiment (MEYER-REIL, 1984). Le carbone bactérien fluctue entre 5 et $452 \mu\text{g.g}^{-1}$ de sédiment sec (les faibles valeurs sont trouvées sur les plages tandis que les valeurs

plus fortes proviennent des zones peu profondes, des sédiments des plages coralliennes tropicales et des zones subtidales des prairies océaniques). Par comparaison avec ce que représente la matière organique totale contenue dans le sédiment, la biomasse bactérienne est faible (0,2 à 2%) soit 1,2 à 1,5% du carbone bactérien (MEYER-REIL et coll., 1980).

L'ensemble de nos résultats confirment ces observations, soit une biomasse particulièrement élevée lorsque les matières organiques sont abondantes, tel que dans l'Aa ou encore, sur le site côtier des vases à *Abra alba*. De plus, le nombre de bactéries fixées prédominent dans les zones enrichies en particules (sites de la Mer du Nord), alors que nous avons mis en évidence plus de bactéries libres en Manche orientale (site du Cap Gris-Nez), où la nature du sédiment est très différente.

2. L'activité bactérienne

2.1. Résultats

L'activité bactérienne est considérée comme le principal agent de minéralisation (KUZNETSON, 1952) et notamment dans l'écosystème pélagique où les bactéries sont responsables de la transformation du carbone organique particulaire (COP) sous forme dissoute (COD) (CARLUCCI et coll., 1984). La mesure du potentiel hétérotrophe reflète l'activité bactérienne in situ.

2.1.1. Le Cap Gris-Nez

L'ensemble des observations concernant les mesures de vitesse d'assimilation d'un substrat en fonction de sa concentration (v en $\text{mg.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$) tend à se rapprocher d'une cinétique.

En effet, quelle que soit la campagne de prélèvement, v augmente avec une concentration de glucose croissante dans le milieu. Dans la plupart des cas, v est maximale pour une concentration de glucose équivalente à 15 ou 20 $\mu\text{g.l}^{-1}$ (Fig. 72). Il semblerait que la masse d'eau proche du fond se caractérise par une réponse "plus latente" vis-à-vis des faibles concentrations de glucose au printemps et en automne (mars-octobre), tandis que pour les eaux superficielles, v augmente plus rapidement. Au cours d'un cycle annuel, les variations de la vitesse d'assimilation du substrat [pour une concentration donnée (ex. : 15 $\mu\text{g.l}^{-1}$)] montrent un maximum en mai puis nous observons une décroissance des valeurs (Fig. 73).

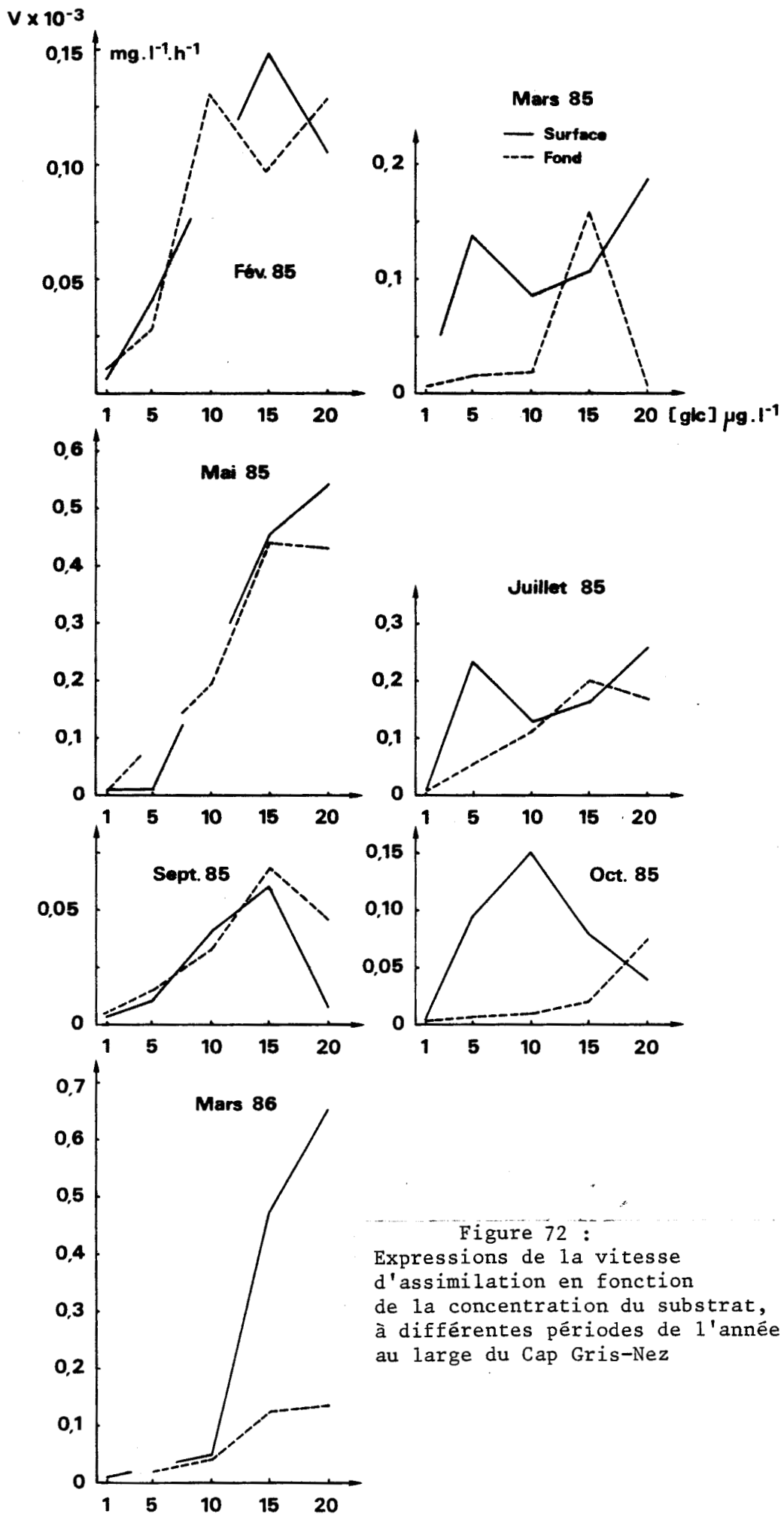


Figure 72 :
Expressions de la vitesse
d'assimilation en fonction
de la concentration du substrat,
à différentes périodes de l'année,
au large du Cap Gris-Nez

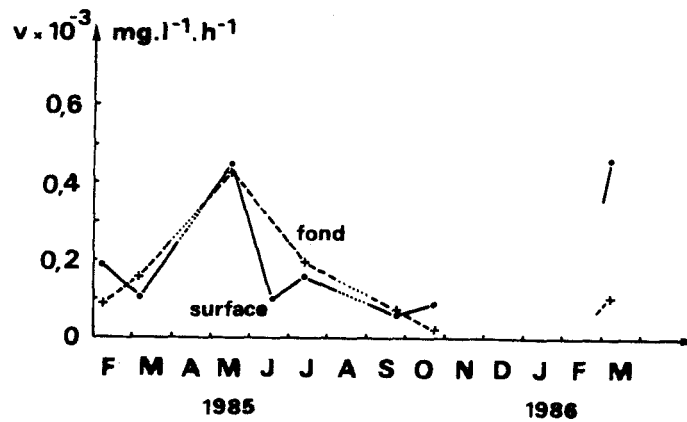


Fig. 73 : Fluctuations de la vitesse d'assimilation du glucose au cours d'un cycle annuel, sur le site du Cap Gris-Nez

Les eaux de surface et de fond se comportent de façon similaire. Ces observations concordent avec celles obtenues lors des comptages en épifluorescence : soit un accroissement des populations microbiennes et une vitesse d'assimilation optimale pendant la période estivale. De même, la fraction assimilée (FA) suit une courbe d'allure similaire avec un pic au mois de mai (Fig. 74). L'assimilation paraît identique en surface et au fond. Quant à la fraction respirée, elle augmente sensiblement en mai tout en restant minime. L'absorption (qui englobe assimilation et respiration) s'accroît également en mai puis décroît.

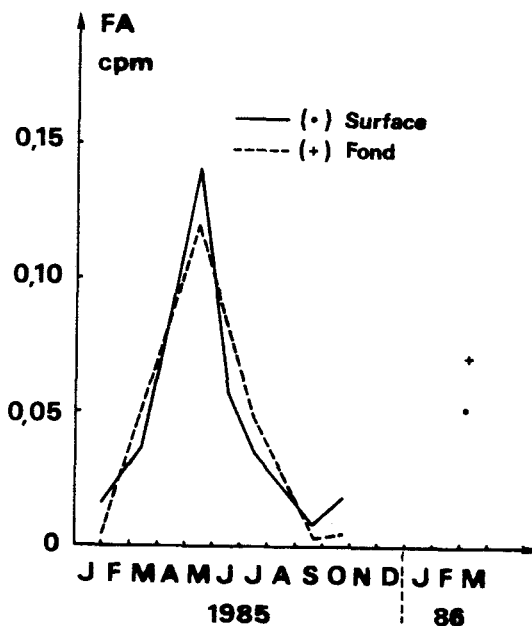


Fig. 74 : Variations de la Fraction Assimilée sur le site du Cap Gris-Nez au cours de l'année 1985

Nous avons aussi mesuré les temps de turn-over, temps nécessaire à la population bactérienne pour utiliser la totalité du substrat. Les temps de turn-over de l'assimilation (Fig. 75) montrent des variations saisonnières bien marquées : un maximum hivernal (250 h en surface et 800 au fond, en février) qui décroît au printemps jusqu'à un minimum (21 h en surface et 24 au fond, en mai) qui réaugmente intensément dès l'automne.

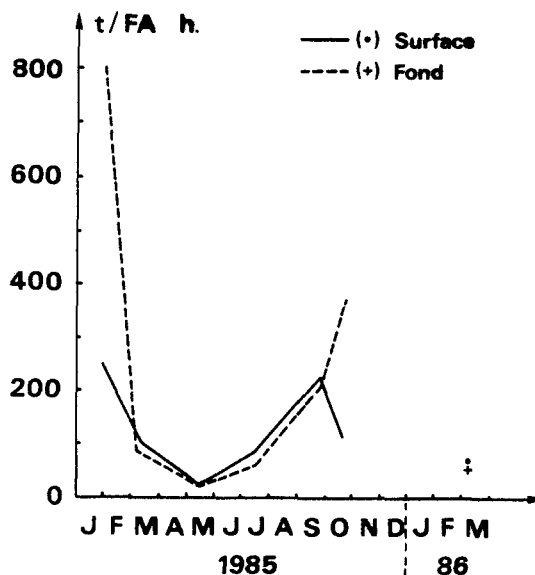


Fig. 75 : Variations saisonnières du temps de turn-over au large du Cap Gris-Nez

Pendant la période estivale, les populations bactériennes sont en phase de développement intense, ce qui explique un temps de turn-over plus court que pendant la saison froide. En ce qui concerne les temps de turn-over pour la respiration et l'absorption, nous retrouvons le même comportement. D'autre part, nos résultats ne montrent pas de différence marquée entre les eaux de surface et les eaux de fond si ce n'est qu'en période hivernale où le turn-over semble plus important au fond.

Nous avons représenté (Fig. 76) des exemples de courbes obtenues suite à l'application de la linéarisation de Lineweaver-Burk.

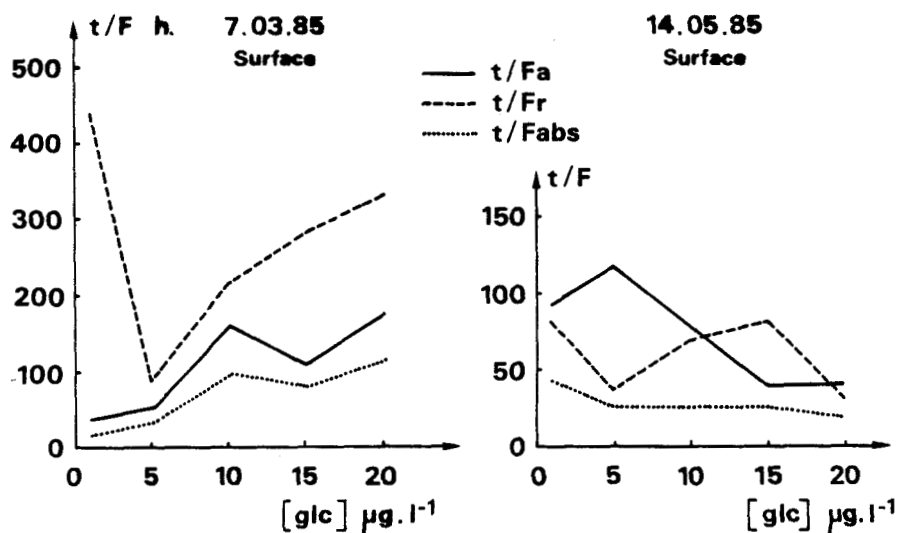


Fig. 76 : Représentations graphiques des temps de turn-over calculés selon la linéarisation de Lineweaver-Burk, en fonction de la concentration en substrat

Nous obtenons d'une part des cinétiques de type enzymatique et d'autre part des courbes en lignes brisées de pente parfois négative. Ce type de résultat figure dans la littérature, les causes sont diverses (Voir discussion). Par conséquent, il est parfois difficile, voire impossible de calculer certains paramètres.

Si l'on considère que la production obscure mesurée au cours des expériences de production primaire, représente la production bactérienne, on s'aperçoit (Fig. 77) que le profil diffère des observations

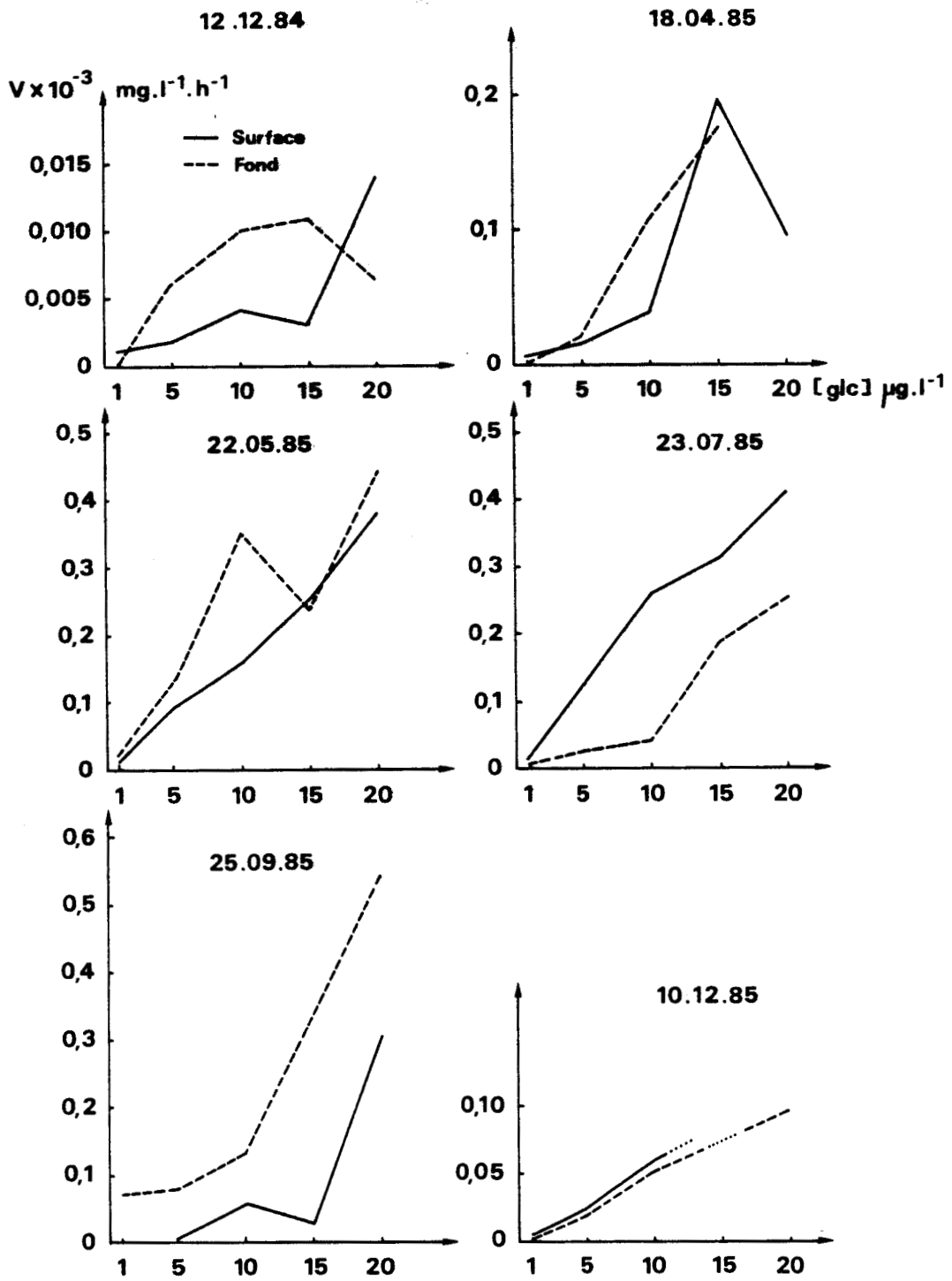


Figure 78 : Expressions de la vitesse d'assimilation en fonction de la concentration de substrat, sur le banc du Dyck à différentes périodes de l'année.

précédentes : nous obtenons un pic au mois de mars puis un second pic en septembre mais de moindre importance. L'allure de ce profil se rapproche de celui obtenu lors de la mesure de la production primaire photosynthétique.

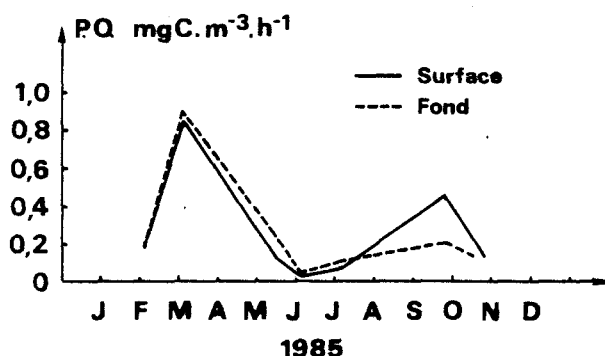


Fig. 77 : Fluctuations saisonnières de la production obscure mesurée au large du Cap Gris-Nez

Au mois de mars, le bloom bactérien ne s'est pas encore produit ; les mesures de potentiel hétérotrophe montrent des pics décalés dans le temps. Lors des expériences de production obscure, il pourrait s'agir d'une réponse d'assimilation à l'obscurité par le plancton.

2.1.2. Le banc du Dyck

L'ensemble des mesures de vitesse d'assimilation (v) du glucose en fonction des concentrations croissantes, montre des profils d'allure cinétique (Fig. 78). Le maximum correspond le plus souvent à une concentration équivalente à $20 \mu\text{g.l}^{-1}$. On peut mettre en évidence une différenciation plus distincte, qu'au Cap Gris-Nez, entre eaux superficielles et eaux de fond. En effet, les campagnes effectuées avant et après le bloom bactérien semblent se caractériser par une vitesse d'assimilation plus élevée dans la masse d'eau proche du fond, tandis que pendant la période estivale (juin-juillet) les eaux superficielles ont des valeurs supérieures. On remarque aussi que pendant les périodes où les eaux de surface ont des vitesses d'assimilation inférieures, elles présentent également un temps de latence plus long (la cinétique s'accroît de façon plus prononcée à partir de $15 \mu\text{g.l}^{-1}$ de substrat).

L'étude de v au cours d'un cycle annuel nous a montré, au large du Cap Gris-Nez, l'existence d'un pic en mai ($0,45 \text{ mg.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour $[s] =$

15 $\mu\text{g.l}^{-1}$) puis une décroissance des valeurs ($< 0,08 \text{ mg.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en octobre pour $[\text{s}] = 15 \mu\text{g.l}^{-1}$). Sur le Dyck, les résultats diffèrent quelque peu puisque nous obtenons des valeurs de v croissantes du mois d'avril au mois de juillet puis seulement une décroissance automnale ($0,31 \text{ mg.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en juillet, $< 0,01 \text{ mg.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en automne). Les deux masses d'eau (surface et fond) se comportent de façon similaire, toutefois on peut noter qu'en été, v est supérieure ; en hiver, la masse d'eau proche du fond aurait tendance à montrer des valeurs légèrement plus élevées ou identiques (selon la concentration de substrat présente dans le milieu). Par comparaison avec les valeurs de biomasses bactériennes où l'on obtenait un véritable pic en mai, puis des valeurs plus faibles et fluctuantes en été diminuant encore à l'approche de l'hiver, on ne peut mettre en évidence un pic, néanmoins la vitesse d'assimilation du substrat est optimale en été, alors que les populations bactériennes sont abondantes et actives. Les observations concernant la fraction assimilée, sur le banc du Dyck, sont identiques à celles du Cap Gris-Nez, soit l'apparition d'un pic au mois de mai puis des valeurs décroissantes, proches en surface et au fond (Fig. 79).

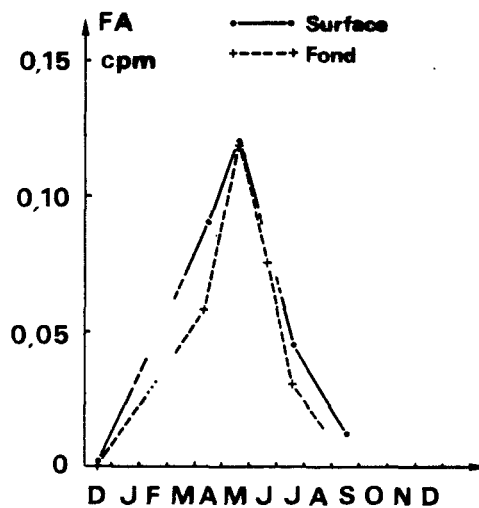


Fig. 79 : Evolutions de la Fraction Assimilée au cours de l'année 1985, sur le banc du Dyck

La fraction respirée se comporte de façon semblable, tout comme l'absorption.

Le temps de turn-over de l'assimilation montre aussi un profil

similaire à celui observé au Cap Gris-Nez (Fig. 80), soit une courbe en U.

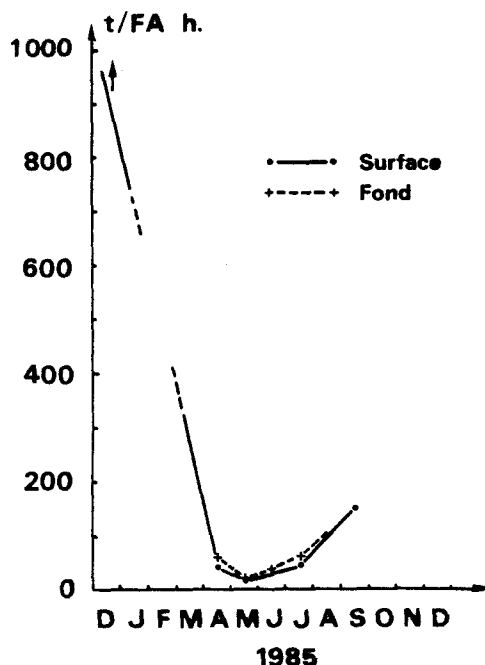


Fig. 80 : Variations temporelles du temps de turn-over en Mer du Nord (Banc du Dyck)

Le minimum est relevé au mois de mai (population bactérienne en pleine activité) puis nous mettons en évidence une augmentation régulière des temps de recyclage, à l'approche de l'hiver. Les résultats obtenus en surface et au fond sont très proches. Le devenir des temps de turn-over concernant respiration et absorption est d'allure similaire, soit une courbe en U.

Nous avons représenté sur la figure 81 des exemples de courbes tracées après la linéarisation de Lineweaver-Burk. Comme sur le site du Cap Gris-Nez nous obtenons :

- soit des cinétiques de type enzymatique,
- soit des courbes en lignes brisées,
- soit des pentes négatives.

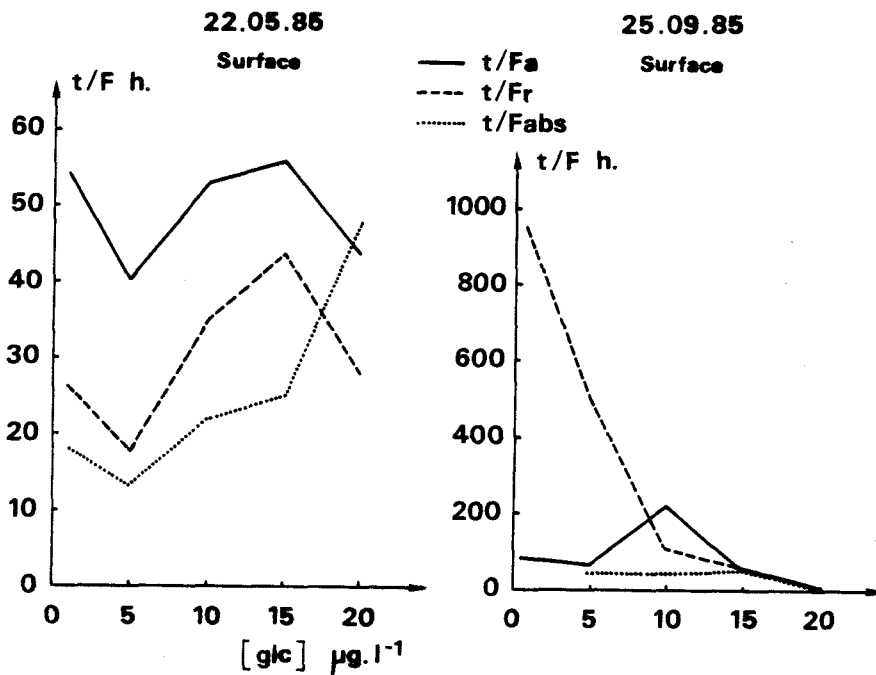


Fig. 81 : Exemples de courbes de temps de turn-over obtenus après la linéarisation de Lineweaver-Burk, exprimées en fonction de la concentration de glucose (sur le banc du Dyck)

Quant à la production obscure (Fig. 54), il est difficile de corréler ces résultats avec les mesures de potentiel hétérotrophe, ou avec les numérations de cellules bactériennes. Car le profil montre un pic en septembre alors que cela ne correspond pas à une période de grande activité bactérienne.

2.1.3. Les sites des Vases à *Abra alba* et l'Aa

Les différentes mesures de v lors de chaque mission mettent en évidence également sur ce site, une cinétique. Les courbes indiquent une

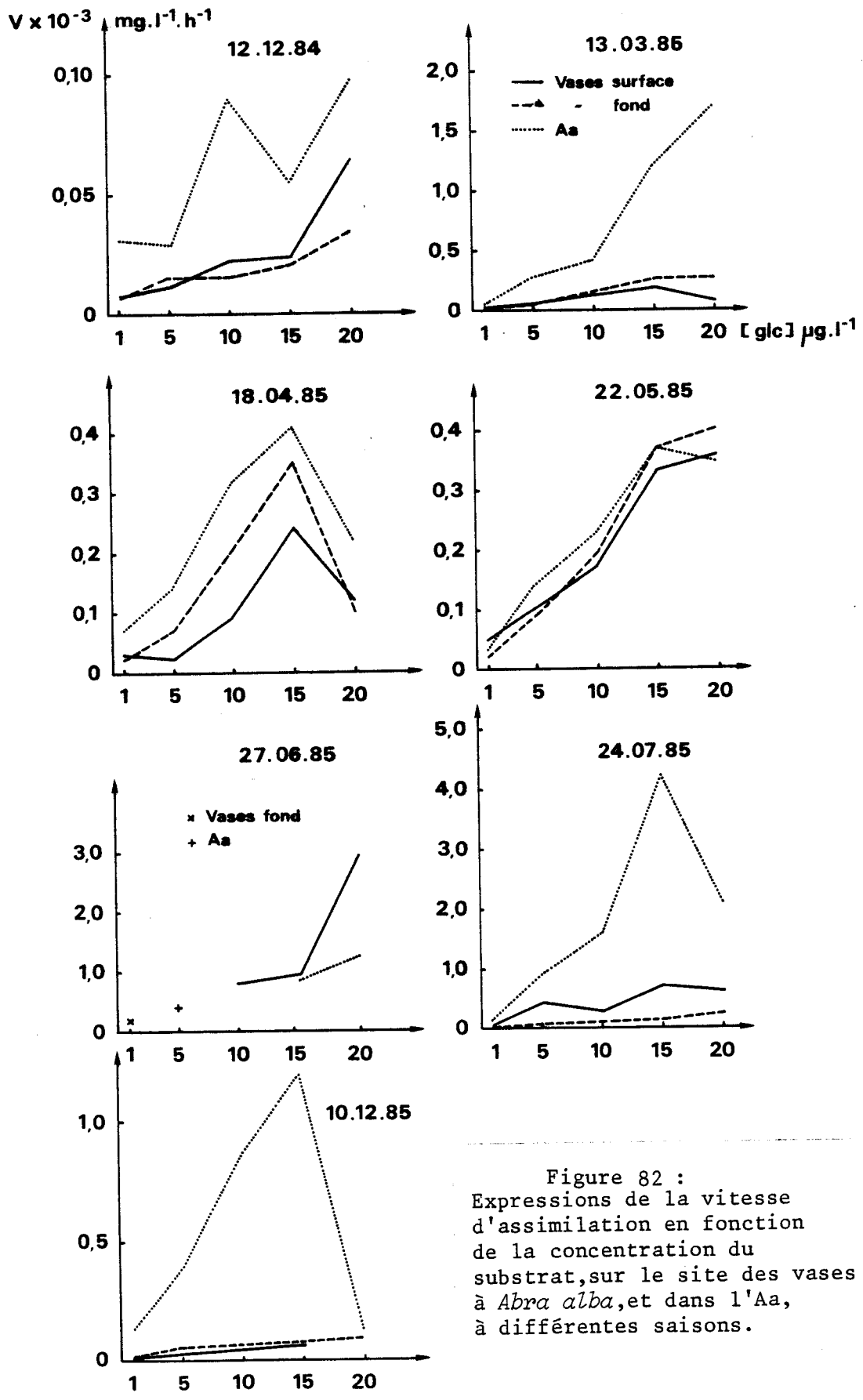


Figure 82 :
Expressions de la vitesse
d'assimilation en fonction
de la concentration du
substrat, sur le site des vases
à *Abra alba*, et dans l'Aa,
à différentes saisons.

valeur maximale pour une concentration de substrat équivalente à 15 ou 20 $\mu\text{g.l}^{-1}$ (Fig. 82).

On peut remarquer que pendant la période hivernale (décembre), la vitesse d'assimilation est similaire en surface et au fond. Puis au printemps (mars-avril), les eaux proches du fond ont tendance à montrer des valeurs supérieures. Le phénomène s'inverse en période d'activité bactérienne plus intense (juin-juillet). Ce type d'observation se retrouve sur le Dyck. Les valeurs relevées sur l'Aa suivent la même cinétique mais sont nettement plus élevées (sauf en mai et juin).

Au cours d'un cycle annuel sur le site des vases à *Abra alba*, nous pouvons mettre en évidence une augmentation régulière de v de mars à mai. Puis au mois de juin, une croissance brutale des valeurs avec l'apparition d'un pic ($0,98 \text{ mg.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour $[s] = 15 \mu\text{g.l}^{-1}$), et des résultats décroissants jusqu'à un minimum hivernal ($\leq 0,05 \text{ mg.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour $[s] = 15 \mu\text{g.l}^{-1}$) (Fig. 83).

Au point de vue numération bactérienne, nous avons observé une augmentation intense des populations au mois d'avril, augmentation que l'on ne retrouve pas au niveau du potentiel hétérotrophe ; ce dernier paraît être plus un indice d'activité in situ que de taille de la population. Cette observation s'applique aussi au site de l'Aa, puisque le nombre de cellules bactériennes présentes était maximum en avril et diminuait jusqu'en juillet pour se stabiliser pendant la fin d'été et d'automne. Alors que v augmente au mois de mars, décroît jusqu'en juin et atteint son maximum en juillet ($4,27 \text{ mg.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour $[15 \mu\text{g.l}^{-1}]$). On observe un décalage entre la population de l'Aa et la population marine qui lui est proche.

La fraction assimilée (Fig. 84) présente un profil très proche à celui de v . A savoir, des valeurs peu importantes en hiver, augmentant au mois d'avril pour atteindre un maximum en juin. Puis décroissent fortement à l'approche de l'automne, ceci sur le site des vases à *Abra alba*. Sur l'Aa, la fraction assimilée (FA) suit le profil de v , soit un premier maximum en mars, une décroissance jusqu'en juin, puis l'apparition d'un pic en juillet. La fraction assimilée nous renseigne aussi sur l'activité de la population microbienne in situ.

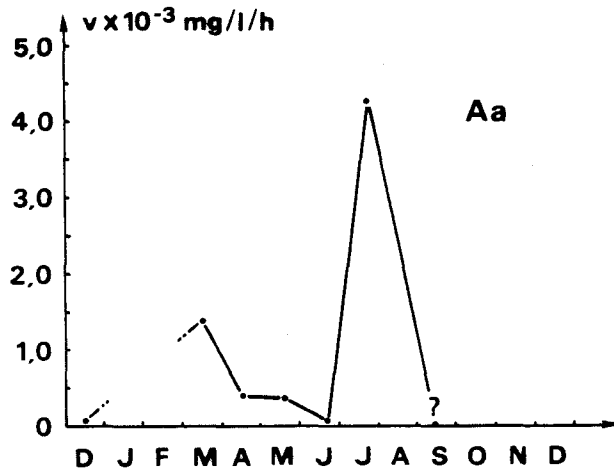
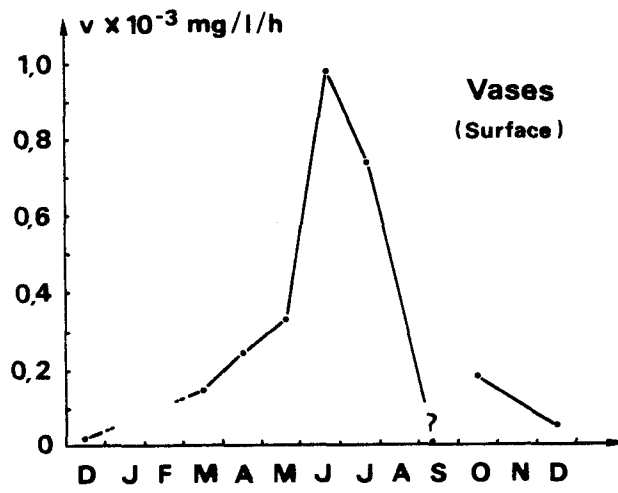


Figure 83 : Variations de la vitesse d'assimilation du glucose au cours d'un cycle annuel sur le site des vases à *Abra alba* et l'Aa.

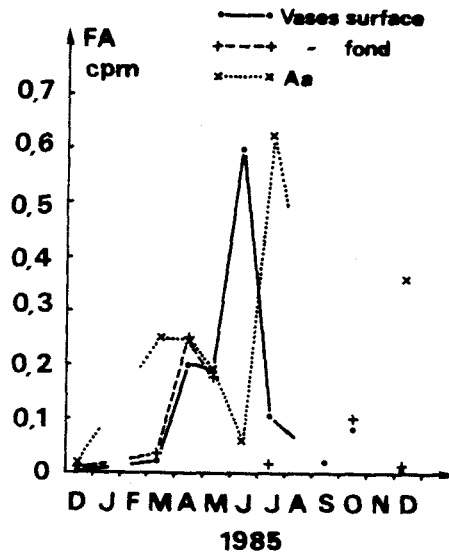


Fig. 84 : Evolutions saisonnières de la Fraction Assimilée sur le site des vases à *Abra alba* et dans l'Aa (en 1985)

Les calculs des temps de turn-over donnent des valeurs élevées en période hivernale qui diminuent considérablement au printemps et en été pour réaugmenter en automne. Ces observations sont similaires à celles effectuées sur les deux autres sites (Fig. 85).

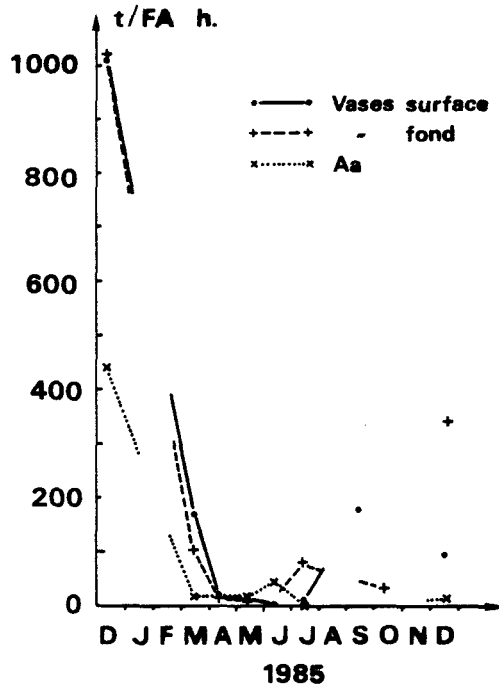


Fig. 85 : Variations temporelles du temps de recyclage (t/FA) sur le site côtier des vases à *Abra alba* et dans l'Aa, durant l'année 1985

Quant aux tracés obtenus après la linéarisation selon Lineweaver-Burk, ils sont du même type que ceux du Cap Gris-Nez et du Dyck (cf. chapitre discussion).

L'étude de la production primaire à l'obscurité paraît se rapprocher ici de ce que l'on pourrait appeler "production bactérienne". En effet le profil réalisé (Fig. 86) semble plus distant de celui obtenu en production primaire photosynthétique.

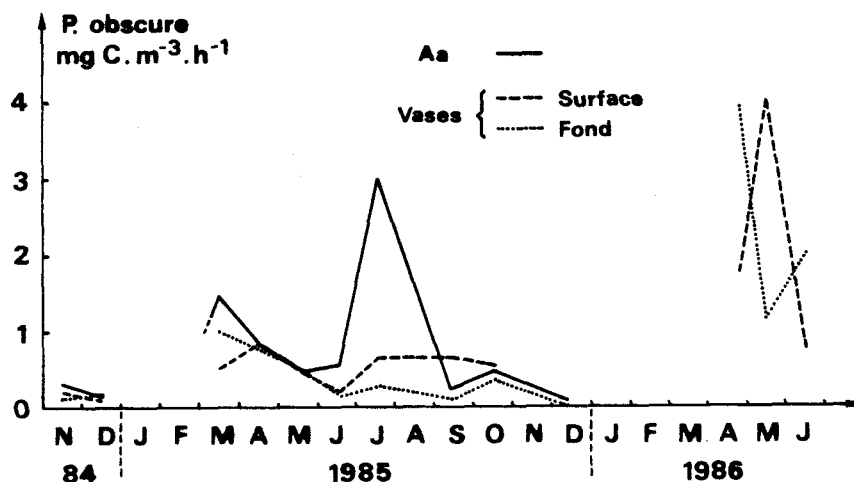


Fig. 86 : Fluctuations de la production obscure pendant le cycle étudié sur le site côtier en Mer du Nord et dans l'Aa

Nous observons (pour les eaux de surface) une augmentation de la production obscure au mois d'avril et en été, périodes pendant lesquelles les populations microbiennes sont en phase d'activité (turn-over faible) (notons qu'en juin la production diminue alors que le potentiel hétérotrophe est élevé). Sur le site de l'Aa, la production obscure varie de façon identique au potentiel hétérotrophe.

Les résultats obtenus suite aux prélèvements réalisés en plongée sous-marine, figurent ci-dessous :

v ($\text{mg.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$) [s] = $10 \mu\text{g.l}^{-1}$	Subsurface	Fond	Interface eau-sédiment
Dates de campagnes			
29.4.86	$0,083 \cdot 10^{-3}$	$1,083 \cdot 10^{-3}$	$1,016 \cdot 10^{-3}$
14.5.86	$0,410 \cdot 10^{-3}$	$0,573 \cdot 10^{-3}$	$0,353 \cdot 10^{-3}$
17.6.86	$0,020 \cdot 10^{-3}$	-	$0,463 \cdot 10^{-3}$

L'analyse de ces quelques données montre que :

- La vitesse d'assimilation du glucose est inférieure dans la zone superficielle par rapport à celle de la masse d'eau proche du fond où la biomasse bactérienne est supérieure.

- L'activité semble meilleure dans la masse d'eau proche du fond

qu'à l'interface eau-sédiment mais, au niveau sédimentaire ce sont probablement des populations différentes qui n'assimilent pas de la même façon.

- Les pics d'activité maximale sont décalés dans le temps suivant la masse d'eau considérée (29 avril pour le fond, 14 mai pour la subsurface). Rappelons qu'en avril, nous avons décelé une dessalure importante (31,34‰) en surface, ce qui a pu provoquer une modification des populations de surface.

- Nous avons montré (chapitre hydrologie) l'apparition d'un bloom phytoplanctonique au mois d'avril caractérisé par une biomasse phytoplanctonique très élevée à l'interface eau-sédiment. Ceci engendre une augmentation considérable des substances relarguées par les phytoplanctontes, ce qui représente, ainsi, une source d'énergie assimilable pour les bactéries d'où l'apparition d'un développement intensif des populations microbiennes dans la "zone benthique", d'abord, puis, dans la colonne d'eau. Ce fait est confirmé par l'apparition des pheopigments en avril, à l'interface eau-sédiment provenant des dégradations phytoplanctoniques alors qu'en surface les concentrations sont encore faibles. Les concentrations des sels nutritifs dissous diminuent de façon plus marquée en surface qu'au fond (bloom chlorophyllien plus élevé en surface que dans la masse d'eau du fond) mais nous ne disposons d'aucune valeur pour l'interface eau-sédiment. En ce qui concerne la production primaire à l'obscurité, elle montre un pic en avril au fond et un pic en mai en surface ; variations identiques à celles de l'activité bactérienne.

2.2. Etude comparative

Quel que soit le site étudié, la vitesse d'assimilation d'un substrat (glucose) de concentration croissante (de 1 à 20 $\mu\text{g.l}^{-1}$) obéit à une réponse de type cinétique dont la saturation équivaut à une concentration de 15 ou 20 $\mu\text{g.l}^{-1}$ de glucose. Sur le site choisi en Manche Orientale (Cap Gris-Nez), la masse d'eau proche du fond semble répondre de manière plus atténuée et plus latente, que dans les eaux superficielles au printemps et en automne (mars-octobre). Tandis que sur le Dyck, nous avons mis en évidence un phénomène différent : avant et après le bloom bactérien, les eaux du fond présentent des vitesses d'assimilation élevées par rapport à la couche de subsurface ; pendant la

période estivale (juin-juillet) l'inverse apparaît. Le même type d'observation est possible sur le site des vases à *Abra alba*.

La vitesse d'assimilation révèle des variations saisonnières où l'activité des populations in situ est réduite pendant la saison hivernale et s'accroît en période estivale. Les ordres de grandeur varient d'un site à l'autre :

- Cap Gris-Nez ([s] = 15 µg.l ⁻¹)	: 0,061 < v mg.l ⁻¹ .h ⁻¹ . 10 ⁻³ (surface) < 0,456	0,023 < v mg.l ⁻¹ .h ⁻¹ . 10 ⁻³ (fond) < 0,441
- Dyck ([s] = 15 µg.l ⁻¹)	: 0,003 < v mg.l ⁻¹ .h ⁻¹ . 10 ⁻³ (surface) < 0,311	0,011 < v mg.l ⁻¹ .h ⁻¹ . 10 ⁻³ (fond) < 0,239
- Vases à <i>Abra alba</i> ([s] = 15 µg.l ⁻¹)	: 0,022 < v mg.l ⁻¹ .h ⁻¹ . 10 ⁻³ (surface) < 0,980	0,021 < v mg.l ⁻¹ .h ⁻¹ . 10 ⁻³ (fond) < 0,339
- Aa ([s] = 15 µg.l ⁻¹)	: 0,056 < v mg.l ⁻¹ .h ⁻¹ . 10 ⁻³	< 4,27

L'activité bactérienne in situ est intense dans l'Aa, suivi du site côtier des vases à *Abra alba* surtout pour les eaux de surface soumises à l'influence de l'Aa. Puis, vient le site du Cap Gris-Nez ainsi que les eaux de fond du site des vases à *Abra alba*, enfin le banc sableux du Dyck où l'activité bactérienne est la plus réduite. Du point de vue biomasse bactérienne, la même classification peut s'appliquer en vue des résultats de numération obtenus.

La fraction assimilée montre aussi des variations saisonnières bien marquées avec l'apparition d'un pic estival et des valeurs minimales hivernales. Les maxima s'observent au Cap Gris-Nez, ainsi qu'au Dyck, en mai, sur le site des vases à *Abra alba*, en juin et dans l'Aa, en juillet. Quant aux valeurs chiffrées des différents sites, on peut y appliquer la classification déjà citée précédemment concernant l'activité bactérienne.

Pour le temps de recyclage (t/FA), nous récapitulons ci-dessous les variations relevées sur chacun des sites :

[t/FA exprimé en heures ([S] = 15 µg.l⁻¹)]

- Cap Gris-Nez	: 21 < surface < 250	: 23 < fond < 800
- Dyck	: 24 < surface < 8239	25 < fond < 9154
- Vases à <i>Abra alba</i>	: 5 < surface < 1088	16 < fond < 1130
- Aa	3 < - < 438	

On s'aperçoit que ces variations ont une ampleur très différente suivant le site étudié et selon la période de l'année considérée. Quel que soit le lieu géographique, tous les profils de temps de turn-over sont d'allure similaire, en forme de U. Les temps les plus courts apparaissent pendant la période estivale.

2.3. Discussion

D'un point de vue méthodologique, de nombreux auteurs (WRIGHT et HOBBIE, 1966 ; WOOD et CHUA, 1973 ; BERTONI et CALCIERI, 1979) confirment le fait que le glucose n'est pas la seule substance organique disponible pour les bactéries, de ce fait, il ne peut être représentatif d'une activité hétérotrophe. Néanmoins, OVERBECK (1975) a montré que 63% des bactéries isolées peuvent utiliser le glucose. DUSING (1973) affirme que 71% des bactéries isolées de la rivière "Fulda" étaient glucose-positives. Les travaux de HOPPE (1974) indiquent, par microautoradiographie, que 30% des populations bactériennes totales sont capables d'assimiler le glucose. C'est un sucre que l'on retrouve couramment dans les écosystèmes naturels. Ci-dessous figurent la nature et la concentration de composés organiques isolés dans l'eau de mer, analyses effectuées par DAWSON (1976) :

Composés chimiques	Concentration dans l'eau de mer ($\mu\text{g C/l}$)
Acides aminés libres	10
Acides aminés liés	50
Sucres libres	10
Polysaccharides	200
Acides gras	5
Hydrocarbures	5
Sucres aminés	2
Phénols	2
Indoles	1
Vitamines	0,007
Urée	5
Composés divers	10
Fraction non caractéristique	?
Total approximatif	300

Certains sucres entrent en compétition avec le glucose. WRIGHT et HOBBIE (1966) ont montré qu'à faible concentration le glucose est incorporé par le système de transport de la bactérie tandis qu'à forte concentration, il y a diffusion. Selon GOULDER (1977), si la concentration de glucose dans le milieu, dépasse $0,5 \text{ mg.l}^{-1}$, il peut y avoir assimilation hétérotrophe par le phytoplancton. Par conséquent, pour être sûr d'avoir une assimilation due aux organismes bactériens, il faut travailler à des concentrations en glucose inférieures à $0,5 \text{ mg.l}^{-1}$.

Les concentrations utilisées (1 ; 5 ; 10 ; 15 et 20 $\mu\text{g.l}^{-1}$) se situent dans une gamme adéquate :

- GOULDER (1977) = $3 < [\text{glc}] \text{ en } \mu\text{g.l}^{-1} < 16$
incubations de 1 à 4 h
- GRIFFITHS et coll. (1982) = $[\text{glc}] = 3,8 \mu\text{g.l}^{-1}$
incubations 4 à 12 h. (selon T°C)
- JOINT et POMROY (1982) = $0,3 < [\text{glc}] \mu\text{g.l}^{-1} < 5,2$
incubations de l'ordre de 1 h 30 à l'obscurité

Quant à la filtration, nous avons utilisé comme diamètre de pore 0,45 μm (conformément aux mesures de biomasses bactériennes). Ce type de porosité est utilisé par de nombreux auteurs [WRIGHT et HOBBIE, 1966 ($< 0,5 \mu\text{m}$), GRIFFITHS et coll., 1978 ; CAVARI et HADAS (1979) qui n'ont pas trouvé de différences significatives avec des échantillons filtrés sur des membranes de porosité 0,22 μm].

Certains auteurs approuvent, d'autres désapprouvent l'approche cinétique suivant l'équation de Michaelis-Menten. La transformation selon Lineweaver-Burk permet de juger les résultats. VACCARO et JANNASCH (1967) ont observé des cinétiques de type enzymatique dans l'Océan Atlantique et des courbes sigmoïdes dans l'Océan Pacifique. Nos résultats nous ont permis de mettre en évidence des réponses de type enzymatique mais aussi, des réponses sous forme de courbes en lignes brisées et de pentes négatives. CLABAUX (1978) avait obtenu le même type de résultats sur le site de Gravelines (Mer du Nord).

Ce problème a été étudié par KRAMBECK (1979) : "un biochimiste qui mesure la cinétique d'une enzyme qui catalyse une réaction in vitro, connaît l'enzyme, le substrat, le produit et par conséquent, peut contrôler les conditions de la réaction et être sûr que l'enzyme ne changera pas ses propriétés. Or, un écologiste qui veut étudier les cinétiques in situ des transformations d'une population bactérienne, connaît très peu de choses excepté que le résultat sera probablement une réponse type saturation. Une réaction de type Michaelis-Menten consiste à avoir une enzyme face à un substrat ce qui donnera un produit, mais dans le cas présent, nous nous trouvons devant un système complexe d'enzymes qui transforment de nombreux substrats à l'intérieur de la bactérie ; ainsi les risques d'erreurs sont importants car :

- Les enzymes ne sont pas distribuées uniment dans le substrat.

- La concentration du produit n'est jamais nulle.
- Les cellules se multiplient et changent périodiquement leurs activités catalytiques.
- La reproduction engendre la présence de cellules d'âges différents.
- Certaines espèces peuvent se trouver en compétition.

De plus, dans le milieu naturel, l'activité bactérienne peut varier au sein d'une même journée ; la cinétique dépend aussi de la qualité de l'environnement (présence ou absence de substances inhibitrices). Dans un écosystème naturel, il existe un mélange de populations microbiennes dont les cinétiques diffèrent et dépendent des substrats existants". Il faut donc être très prudent quand à l'interprétation des résultats. L'équation de Michaelis-Menten ne peut pas répondre à toutes les questions concernant l'activité hétérotrophe des communautés microbiennes mais reste un outil dont les capacités sont limitées (KRAMBECK, 1979). Par conséquent, sur l'ensemble des sites étudiés nous avons une population bactérienne hétérogène dont les cinétiques d'assimilation diffèrent d'une espèce à l'autre ce qui expliquerait les relations non linéaires obtenues (JOINT et POMROY, 1982). CLABAUX (1978) a fait coïncider cette observation avec la présence de *Phaeocystis pouchetii*, alors en grand nombre dans la zone au moment des prélèvements. Nos résultats ne permettent pas d'accréditer une telle hypothèse. Cette absence de linéarité suite à la transformation selon Lineweaver-Burk a été également perçue par SIBERT et BROWN (1975), qui en concluent que le modèle n'est pas adapté. Dans le cas où nous obtenons une réponse linéaire, on peut suggérer la présence d'une espèce dominante, ce qui reviendrait à avoir une culture monospécifique. Ce n'est qu'alors, qu'il est possible d'appliquer la transformation de Lineweaver-Burk, de calculer les divers paramètres [V_{max} , T_t , $(K_t + S_n)$] et d'estimer la concentration de glucose naturel (S_n). A la vue de nos résultats, il est très délicat d'avancer une valeur de S_n . Néanmoins il existe dans la littérature des données (Tableau IX), qui varient énormément selon la méthode de dosage utilisée, selon le lieu géographique.

Tableau IX : Concentrations de glucose existant à l'état naturel, mesurées dans diverses régions océaniques

Auteurs	Lieux	Sn ($\mu\text{g.l}^{-1}$)
CAVARI et HADAS (1979)	Lac Kinneret	7 - 200 (Méthode enzymatique décrite par CAVARI et PHELPS, 1977)
WRIGHT et HOBBIE (1966)	Lac Erken	1 - 10 (Méthode cinétique Michaelienne)
HANSON et coll. (1983)	Océan Atlantique Nord	5 - 195 (Détermination enzymatique)

Nous négligeons volontairement le paramètre ($K_t + S_n$) dans la présente discussion puisque nos résultats ne permettent pas d'apporter des informations suffisantes.

Nous avons mis en évidence une vitesse d'assimilation maximale pour une concentration de glucose proche de $20 \mu\text{g.l}^{-1}$, résultats comparables à ceux de CAVARI et HADAS (1979).

Il est intéressant de comparer les valeurs d'activité hétérotrophe mesurées sur les trois sites prospectés en Manche Orientale et Mer du Nord avec les résultats relevés dans la littérature. Nous considérons nos résultats comme étant une mesure de l'activité hétérotrophe pour une concentration donnée ($15 \mu\text{g.l}^{-1}$), valeur que nous apprécierons comme proche de V_m (potentiel hétérotrophe calculé suivant le modèle de Lineweaver-Burk) puisqu'elle correspond à un maximum d'assimilation). Le tableau ci-après (Tableau X) résume les différentes valeurs de V_m relevées :

Tableau X : Mesures de l'activité hétérotrophe issues de divers lieux géographiques

LIEUX	Vm (mg.l ⁻¹ .h ⁻¹)	SUBSTRAT	AUTEURS
Lac Erken	2 à 19 x 10 ⁻⁵ (50 x 10 ⁻⁵ en été)	[¹⁴ C]glucose	WRIGHT et HOBBIE (1966)
Océan Antarctique	10 x 10 ⁻⁶	[³ H]glucose	HANSON et coll. (1983)
Océan Pacifique Tropical	5,6 à 540 x 10 ⁻⁴	[¹⁴ C]glucose	HAMILTON et PRESLAN (1970)
Océan Atlantique (N.W.)	2 à 12 x 10 ⁻⁴	[¹⁴ C]glucose	CRAWFORD (1971)
Humber estuary (G.B.)	2,4 à 13,9 x 10 ⁻⁴	[¹⁴ C]glucose	GOULDER (1977)
Canal de Bristol et Severn Estuary (G.B.)	0,9 à 288 x 10 ⁻¹	[¹⁴ C]glucose	JOINT et POMROY (1982)
Baie de Kiel	0,095 à 0,205 x 10 ⁻³	[¹⁴ C]glucose	GOCKE (1977)
Cap Gris-Nez	0,023 à 0,450 x 10 ⁻³	[¹⁴ C]glucose] Nos résultats
Banc du Dyck	0,003 à 0,310 x 10 ⁻³	[¹⁴ C]glucose	
Vases à <i>Abra alba</i>	0,021 à 0,980 x 10 ⁻³	[¹⁴ C]glucose	
Aa	0,056 à 4,270 x 10 ⁻³	[¹⁴ C]glucose	

On s'aperçoit que Vm varie considérablement suivant le site. Les valeurs d'activité bactérienne mesurées dans le détroit du Pas-de-Calais sont du même ordre que celles relevées dans l'Océan Atlantique bien que nos résultats hivernaux aient tendance à se rapprocher des valeurs "Antarctique". WRIGHT et HOBBIE (1966) ont montré que Vm est directement proportionnel à la biomasse. Nos observations ne nous permettent pas une telle conclusion mais les bactéries jouent un rôle dominant dans les études d'assimilation de substrats organiques et par conséquent les variations de l'activité hétérotrophe sont causées par des facteurs tels que la composition qualitative et quantitative des populations bactériennes ainsi que leur état physiologique (GOCKE, 1977). Nous avons décrit des variations saisonnières prononcées. GOCKE (1977), en baie de Kiel, obtient des résultats similaires soit l'apparition d'un pic (Vm) au mois d'avril ou, plus estival, concordant avec le maximum thermique. La température joue un rôle important mais ce n'est pas le seul facteur déterminant. GRIFFITHS et coll. (1978) ont aussi observé des variations

saisonniers en Mer de Beaufort et ont montré qu'une diminution de 3°C provoque une baisse de 50% du potentiel hétérotrophe.

Vm semble sensible à la pollution : WRIGHT et HOBIE (1966) ont mis en évidence une augmentation de Vm dans un milieu affecté par la pollution. Les travaux de SIBERT et BROWN (1975) dans un fjord pollué révèlent un fait intéressant : la productivité primaire est très réduite par le manque de pénétration de lumière (effluents industriels) or, les stocks de zooplancton et de poissons indiquent l'existence d'une chaîne alimentaire développée : la biomasse bactérienne est alors très importante tout comme l'activité hétérotrophe. Ainsi, Vm peut être considéré comme indice de pollution, il a tendance à s'accroître parallèlement au degré d'eutrophisation (GOCKE, 1977). De même, nous avons mis en évidence sur les sites des vases à *Abra alba* et de l'Aa, l'existence d'une eutrophisation importante et une productivité primaire réduite, alors que la biomasse et l'activité bactérienne sont élevées. Ainsi, les valeurs de la vitesse d'assimilation d'un substrat peuvent être un aspect d'approche d'un "indice de pollution". Ceci en comparaison avec les stations situées plus au large telle que le banc du Dyck et le site du Cap Gris-Nez où le degré d'eutrophisation est moindre, la productivité primaire meilleure et, biomasse et activité microbienne caractérisées par des valeurs inférieures.

Dans le paragraphe "résultats", nous avons noté que la respiration bactérienne ne représente qu'une faible proportion (toujours inférieure à 50% de la fraction absorbée). Selon CAVARI et HADAS, la consommation de glucose par respiration varie entre 20 et 80% du glucose assimilé. HANSON et coll. (1983) n'ont trouvé que 12 à 32% de respiration par rapport au glucose assimilé en Antarctique. Les différences observées peuvent être dues à la présence de diverses espèces bactériennes qui ont des taux respiratoires propres, ou des réponses différentes suivant le type de nutriments disponibles (GRIFFITHS et coll., 1981). En Mer de Beaufort, les travaux de GRIFFITHS et coll. (1978) ont décelé des taux de respiration supérieurs en hiver (ils ont utilisé l'acide glutamique ¹⁴C). Les résultats de BOUVY (Archipel des Kerguelen) sont similaires : "pendant la période hivernale où températures et teneurs en matières organiques sont minimales, les numérations de la microflore hétérotrophe tendent vers des valeurs minimales et les microorganismes doivent lutter

pour maintenir leurs intégrités cellulaires. KONINGS et VELDKAMP (1980) mettent en évidence, dans la cellule bactérienne un gradient électro-chimique qui s'équilibre constamment avec la synthèse d'ATP pour les échanges nutritionnels. Cette force est générée par la respiration, ce qui expliquerait le pic hivernal du pouvoir respiratoire des microorganismes". Lorsque les conditions deviennent défavorables, la population bactérienne augmenterait son pouvoir respiratoire au détriment de la croissance cellulaire (BOUVY, 1984).

Le temps de turn-over (Tt) ou temps de recyclage exprime le temps que met la population bactérienne à utiliser la totalité du substrat. Il varie suivant le lieu géographique, les conditions hydrologiques du milieu, la saison (Tableau XI).

Tableau XI : Valeurs des temps de turn-over mesurés dans divers lieux géographiques

LIEUX	Tt (en h)	SUBSTRAT	AUTEURS
Lac Erken	17 à 430	[¹⁴ C]glucose	WRIGHT et HOBBIE (1966)
Alberni Inlet (British Columbia)	4,2 à 42	[¹⁴ C]glucose	SIBERT et BROWN (1975)
Océan Antarctique	120 à 480	[¹⁴ C]glucose	HANSON et coll. (1983)
Baie de Kiel	≈ 2 à ≈ 550	[¹⁴ C]glucose	GOCKE (1977)
Cap Gris-Nez	21 à 800	[¹⁴ C]glucose] Nos résultats
Banc du Dyck	24 à 9154	[¹⁴ C]glucose	
Vases à <i>Abra alba</i>	5 à 1130	[¹⁴ C]glucose	
Aa	3 à 438	[¹⁴ C]glucose	

Les valeurs relevées au cours de notre étude varient dans une fourchette plus large, excepté l'Aa qui se rapprocherait de la Baie de Kiel. Lorsque le temps de recyclage est bas, cela signifie que le substrat joue un rôle biologique important puisque les bactéries l'utilisent activement (WRIGHT et HOBBIE, 1966). Ce phénomène se produit pendant la période estivale où nous avons trouvé les temps de turn-over les plus courts. GOCKE (1977) a montré en Baie de Kiel, que les temps de turn-over sont courts d'avril à octobre, période pendant laquelle la température de l'eau est supérieure

à 8-10°C. En automne et hiver, Tt augmente de manière importante. ANDREWS et WILLIAMS (1971) ont également mis en évidence de telles variations saisonnières en Manche.

GOCKE (1977) présume que ces variations saisonnières sont principalement dues à des changements de la vitesse d'assimilation du substrat et très peu, à des variations de sa concentration naturelle (Sn) ; il a montré que dans les zones polluées ou particulièrement eutrophes, les variations de Tt sont sensiblement plus atténuées. Nos résultats ne nous permettent pas une telle affirmation. HANSON et SNYDER (1979) ont également obtenu des variations saisonnières prononcées de temps de recyclage. ANDREWS et WILLIAMS (1971) ont déterminé le taux de turn-over, la concentration naturelle de glucose et le pourcentage de respiration en Manche. Ainsi ont-ils pu calculer le flux annuel du glucose : les valeurs obtenues par ces auteurs sont de 8 g C.m^{-2} pour le flux annuel ; la formation de la biomasse bactérienne résultant de l'assimilation du glucose s'élève à environ $5,4 \text{ g C.m}^{-2}$. Ils ont estimé que la concentration de glucose équivaut à $0,16 - 2,3 \text{ } \mu\text{g C.l}^{-1}$. Ainsi la production de la biomasse bactérienne donnée pour une concentration de glucose annuelle de $0,6 \text{ } \mu\text{g.C.l}^{-1}$, est estimée à $1,3 \text{ gC.m}^{-2}$ pour la zone centrale de la Baie de Kiel (cette valeur représente la production due à l'assimilation d'un seul composé, le glucose) (GOCKE, 1977).

L'ensemble des résultats obtenus concernant l'activité bactérienne nous a permis de classer les différents sites suivis en Manche orientale et en Mer du Nord suivant leur charge et leur activité bactériennes. C'est un point essentiel vu l'importance que peut représenter le maillon bactérien dans une chaîne trophique. Nous avons pu mettre en évidence des variations saisonnières très marquées que ce soit au point de vue vitesse d'assimilation, ou temps de recyclage d'un substrat. Néanmoins, on peut se demander si la méthode utilisée est vraiment adaptée lorsque l'on a des populations hétérogènes coexistant dans le même milieu, d'après les résultats obtenus suite à la linéarisation selon Lineweaver-Burk.

CHAPITRE V

DISCUSSION GENERALE

LES INCIDENCES DES FACTEURS

DU MILIEU SUR LES POPULATIONS

PHYTOPLANCTONIQUES ET BACTERIENNES

CHAPITRE V : DISCUSSION GENERALE - LES INCIDENCES DES FACTEURS
DU MILIEU SUR LES POPULATIONS PHYTOPLANCTONIQUES ET BACTERIENNES

Le premier facteur que nous pouvons citer est "la lumière". Le facteur lumière semble jouer un rôle primordial au niveau des populations phytoplanctoniques. Nous l'avons vu à propos de la biomasse puisque celle-ci augmente considérablement au printemps simultanément avec l'augmentation de la durée des jours.

La lumière intervient aussi sur les taux de production primaire photosynthétiques. Il ne faut pas négliger les phénomènes de photoinhibition que nous avons pu mettre en évidence.

D'un point de vue température, les populations phytoplanctoniques ne semblent pas être directement affectées par ce facteur puisque le premier bloom printanier se produit alors que les températures sont encore proches des minimums hivernaux. Néanmoins, le facteur thermique pourrait intervenir sur la productivité du phytoplancton ; en effet, les valeurs maximales correspondent à la fin de la période estivale où sont relevées les maximums thermiques. Quant aux populations bactériennes, les études de WRIGHT et HOBBIE (1966) indiquent des différences d'activité en fonction des variations de celle-ci :

Paramètres	Températures		
	10° C	4° C	3° C
v . 10 ⁻⁵ (mg.l ⁻¹ .h ⁻¹)	18	4,5	2,6
Tt (h)	17	60	100

De nombreux travaux ont mis en évidence des corrélations positives significatives entre activité hétérotrophe et température (ALBRIGHT, 1977 ; GRIFFITHS et coll., 1978 ; HANSON et SNYDER, 1979 ; BILLEN et coll., 1980 ; GRIFFITHS et coll., 1982 ; WRIGHT et COFFIN, 1984). Bien entendu, la température n'est pas le seul facteur en cause. Il semblerait que la salinité intervienne notamment dans les régions affectées par des arrivées d'eau douce : GRIFFITHS et coll. (1981) observent une diminution

de la respiration bactérienne (minéralisation) lorsque la salinité diminue. JOINT (1984), dans le détroit de Bristol, met en évidence une zone où l'activité et la biomasse bactériennes sont intenses alors que la salinité est minimale.

La teneur en sels nutritifs dissous (sels azotés, phosphates, silicates) influence les phytoplanctontes. Le bloom végétal se produit au détriment des stocks de sels nutritifs dont les concentrations diminuent brutalement. D'un point de vue quantitatif, il ne faut pas négliger le fait qu'ils interviennent sur le degré d'eutrophisation du milieu.

Quant aux matières en suspension, il paraît nécessaire de rappeler que leur concentration agit sur l'eutrophisation de l'écosystème : ce qui intervient aussi bien sur le phytoplancton (production) que sur les populations bactériennes (nous avons vu que V_m peut être utilisée comme indice de pollution puisqu'elle augmente parallèlement au degré d'eutrophisation). La teneur en MES peut modifier l'éclairement d'un point de vue qualitatif et quantitatif, ce qui a une incidence au niveau des populations phytoplanctoniques.

Au niveau du bacterioplancton, la quantité de matière organique disponible semble jouer un rôle de plus grande importance : les taux élevés d'activité microbienne relevés par GRIFFITHS et coll. (1981) sont le reflet de la forte concentration de nutriments organiques disponibles pour les populations microbiennes. Ce phénomène a déjà été observé par d'autres auteurs (WRIGHT et HOBBIE, 1966 ; VACCARO et JANNASH, 1966...). Il en résulte une corrélation significative entre turbidité et activité microbienne (JOINT, 1984). De même, FUKAMI et coll. (1983) ont démontré que la distribution des microorganismes est fortement liée à celle de la matière organique, par conséquent la densité et l'activité bactérienne sont corrélées aux taux de MES. Les nutriments organiques sont adsorbés à la surface de la particule, ainsi, de nombreuses bactéries sont capables de pousser à la surface de telles particules (GOULDER, 1977).

Les agrégats sont abondants dans les composés épipelagiques et constituent la neige marine. Les particules microscopiques sont colonisées par des microbes (WIEBE et POMEROY, 1972 ; HOBBIE et coll.,

1972 ; AZAM et HODSON, 1977), les particules macroscopiques abritent une communauté détritique composée de phytoplancton, cyanobactéries, protozoaires, bactéries dont les densités sont 2 à 5 fois plus élevées que les populations trouvées librement dispersées dans les masses d'eau environnantes (SILVER et coll., 1978 ; SILVER et ALLDREDGE, 1981 ; CARON et coll., 1982). Les agrégats macroscopiques constituent des sites enrichis en matières organiques (ALLDREDGE, 1979), et nutriments (SHANKS et TRENTS, 1979) et par conséquent, représentent une source de nourriture pour le zooplancton et les poissons (ALLDREDGE, 1972, 1979). C'est aussi un site de décomposition et reminéralisation de la matière organique. En 1986, ALLDREDGE et coll., montrent que la neige marine n'abrite que 0,1 à 4,4% de la population bactérienne totale vivant dans la masse d'eau superficielle de L'Océan Atlantique Nord. Mais cette population "fixée" se caractérise par une taille cellulaire supérieure, sa production est de l'ordre de 0,32 à 13,8 $\text{ngC.agrégats}^{-1}.\text{h}^{-1}$ soit 0,3 à 31 $\text{ngC.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ contre 7,8 à 223 $\text{ngC.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour la population "libre". En effet, 7 à 8% de la production totale bactérienne a pour origine la neige marine. D'autre part, les travaux de GOULDER (1977) en estuaire ("Humber estuary") ont mis en évidence une proportion de bactéries fixées abondante ainsi que des valeurs de V_m plus importantes que dans les populations libres (cet estuaire se caractérise par des M.E.S. très élevées). AZAM et HODSON (1977) montrent que 90% de l'activité hétérotrophe en mer est due aux bactéries libres. HANSON et WIEBE (1977) révèlent que plus de 80% de l'activité hétérotrophe (^{14}C glucose) provient des bactéries fixées dans les eaux côtières et estuariennes ; tandis que 80% de l'activité hétérotrophe des eaux océaniques (Gulf Stream) est associée aux formes libres. Le lieu géographique étant déterminant. L'activité microbienne dans la neige marine représente une faible fraction par rapport à l'ensemble des masses d'eau et de plus, dépend de l'âge de la particule ce qui n'est pas déterminable (ALLDREDGE et coll., 1986).

Selon MORITA (1984), un cinquième de la fraction particulaire est composé d'organismes vivants. La quantité de COP est 10 à 20 fois inférieure à celle de COD (RILEY et CHESTER, 1971).

Nos valeurs indiquent un écart encore plus marqué : nous avons trouvé jusqu'à 50 fois moins de COP que de COD. FUKAMI et coll. (1983)

ont observé le fait que les bactéries fixées étaient bien corrélées avec la quantité de COP, particulièrement en zone côtière. De plus, ils montrent que seul le nombre de bactéries fixées augmente lors du processus de décomposition du bloom phytoplanctonique tandis que les bactéries libres constituent une biomasse constante. Ceci voudrait dire, que seule une partie de la population, appelée "bactéries fixées", est capable de se développer sur de la MOP. Tandis que, lorsque la concentration en COP est faible, la plupart des bactéries sont libres et plus ou moins incapables de décomposer la MOP. Lorsque la quantité de MOP augmente, une partie de la population bactérienne libre vient se fixer sur les particules; leur métabolisme ainsi que leur taux de croissance augmentent alors activement. La corrélation entre COP et bactéries fixées disparaît progressivement au niveau océanique, également dans les eaux côtières en hiver, où la concentration en COP devient trop faible pour affecter le nombre de bactéries (FUKAMI et coll., 1983). Nous avons également remarqué que le nombre de bactéries fixées diminue lorsque l'on s'éloigne du littoral.

FUKAMI et coll. (1985) ont analysé expérimentalement les variations de COP, COD et C/N au cours d'un processus de dégradation d'un bloom de phytoplancton et zooplancton : dès les premiers jours de dégradation d'une population phytoplanctonique, COD augmente tandis que COP diminue rapidement. Lors de la dégradation d'une population zooplanctonique, COP diminue mais de façon moins marquée et COD a plutôt tendance à diminuer également. Ceci suggère qu'un organisme zooplanctonique est plus résistant à l'attaque bactérienne que les cellules phytoplanctoniques, sans doute, à cause de l'enveloppe chitineuse qui l'entoure. De plus, les microorganismes utilisent préférentiellement le COD labile existant dans l'eau de mer environnante. En ce qui concerne les rapports C/N, les résultats obtenus confirment nos observations précédentes : des valeurs de l'ordre de 6-7 lors de la poussée phytoplanctonique ; autour de 5 lorsque le zooplancton est abondant, puis inférieur à 4 lorsque la population bactérienne se développe. Des travaux antérieurs (FUKAMI et coll., 1981) ont montré, les variations de C/N en fonction des populations existant dans le milieu :

Bactéries ou phytoplancton		C:N
<i>Pseudomonas - Alcaligenes</i>		3,85
Vibrion		3,56
Gram (-) pigment jaune orange produit par le groupe chromogénique		4,01
<i>Acinetobacter-Moraxella</i>		3,87
Phytoplancton	[<i>Chlorella</i> sp.	6,53
	[<i>Skletonema costatum</i>	5,63

D'après FUKAMI et coll., 1981

Au cours d'une décomposition expérimentale d'une population phytoplanctonique, FUKAMI et coll. (1985) montrent que, dans un premier temps, la population constituée de bactéries libres augmente. Ils constatent que ce sont ensuite les microorganismes fixés qui deviennent majoritaires en utilisant la MOP. De plus, leur activité métabolique serait une à deux fois supérieure à celle des bactéries libres. D'après HODSON et coll. (1981), ces différences d'activité seraient dues à des différences de taille cellulaire. Au cours d'un tel processus de dégradation, il semblerait que V_m diminue ; processus engendrant au sein d'une communauté bactérienne des successions d'espèces. Toujours à propos des variations de C/N, FURHMAN et AZAM (1982) ont mis en évidence des variations nyctémérales (C/N est plus élevé le jour que la nuit). D'autre part, des recherches récentes mettent en évidence une dégradation très rapide des cellules planctoniques par les colonies bactériennes, de l'ordre de quelques heures ce qui donne naissance à des agrégats (POULICEK, 1987).

Le taux de matière organique dans l'eau de mer est variable : HARVEY (1955) estime à 5 ou 6 ppm la quantité de matière organique dissoute dans les eaux de l'océan Atlantique Nord, mais cette quantité augmente de façon importante à proximité des côtes. Il semblerait que la présence de matières organiques à un taux relativement important favoriserait plutôt la survie des bactéries terrigènes en mer (AUBERT et coll., 1981). FURHMAN et coll. (1980) ont travaillé sur les conditions favorisant la croissance bactérienne : ils ont montré (au large de la côte Californienne) l'existence d'une bonne corrélation entre la distribution de la chlorophylle et la présence de bactéries. Le nombre de cellules bactériennes suit un cycle d'abondance saisonnier en relation avec la

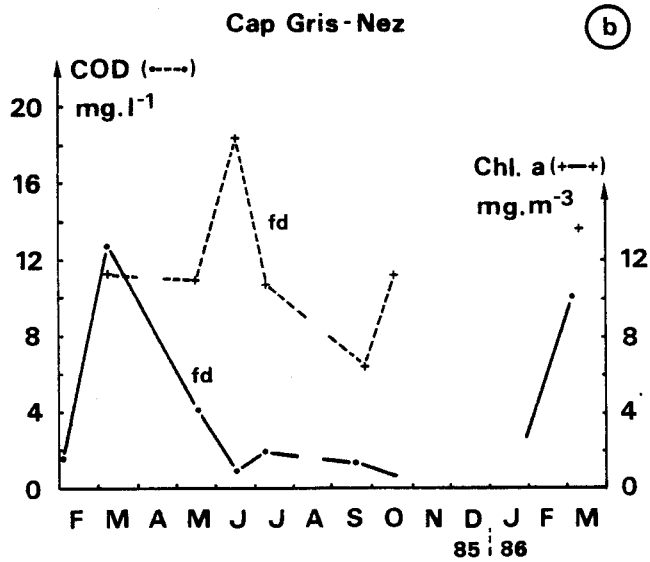
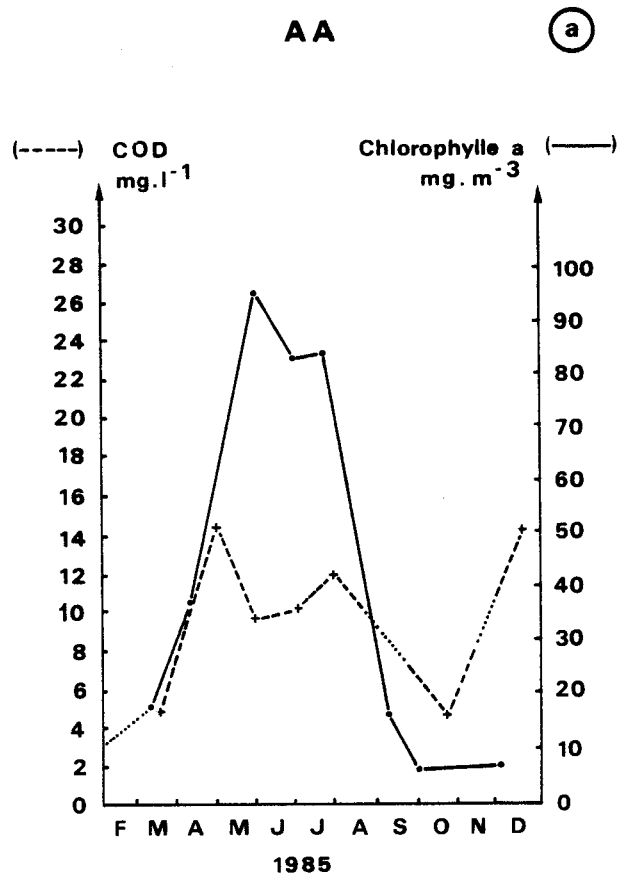


Figure 87 : Evolution des concentrations de COD et de chlorophylle α sur les sites de l'Aa (42a) et du Cap Gris-Nez (42b), durant l'année 1985.

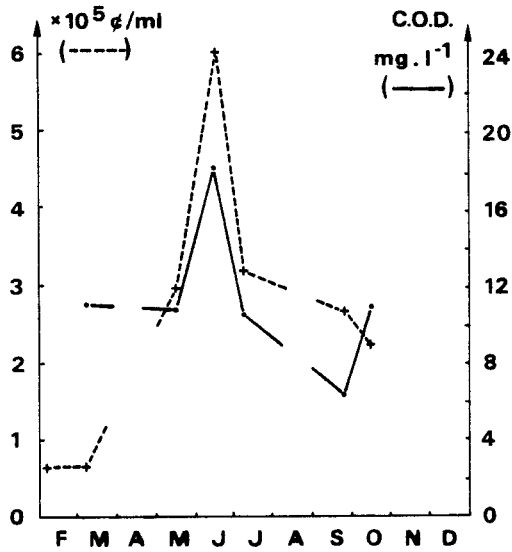
quantité de MOD relarguée par le phytoplancton. Plus précisément, cette MOD (sous forme glucose) évolue suivant des rythmes nycthémeraux et ceci semble avoir une implication directe sur la croissance bactérienne.

L'évolution saisonnière du COD semble se caractériser par une augmentation des concentrations après le bloom phytoplanctonique ce qui nous amène à conclure que la dégradation des organismes phytoplanctoniques provoque une accumulation de COD dans le milieu marin (DUURSMA, 1961 ; PARSONS et coll., 1970 ; WAFAR et LE CORRE, 1981 ; CADEE, 1984).

Par contre HOLMES et coll. (1967) ne mettent pas en évidence un tel phénomène en baie de la Jolla ; MORRIS et FOSTER (1971) n'observent pas non plus une telle augmentation, et pensent que l'activité phytoplanctonique y est maintenue en été à un niveau comparable à celui du printemps. Ce qui expliquerait l'accumulation du COD dans la colonne d'eau jusqu'en automne, où il atteint son maximum suite à la dégradation et la décomposition du matériel biologique à la fin de la saison productive estivale. Suivant le site d'étude, nous observons une augmentation du COD après le bloom phytoplanctonique, mais parfois ce phénomène est masqué (Fig. 87). Sur la figure 87a concernant le site de l'Aa, les teneurs en COD sont élevées ($> 10 \text{ mg.l}^{-1}$) pendant la période de bloom phytoplanctonique alors qu'au large du Cap Gris-Nez (Fig 87b) un décalage de plusieurs mois apparaît.

Nous avons préalablement suggéré qu'une partie du stock de COD était consommé par des bactéries, de même que HANSEN et coll. (1983). ALBRIGHT (1977) a mis en évidence l'existence d'une corrélation entre potentiel hétérotrophe et COD pour une gamme de concentrations s'étendant de 1 à 6,5 mgC/l. Ce paramètre semble avoir une influence supérieure à celle de la température sur l'activité hétérotrophe, quoique dépendant du lieu géographique. En général, les populations bactériennes sont plus denses en été, et, dans les régions eutrophes ; les densités sont souvent élevées en subsurface et décroissent en fonction de la profondeur. Le maximum semble atteint au niveau de la thermocline (FERGUSON et PALUMBO, 1979). Plusieurs auteurs ont démontré l'existence d'une corrélation entre concentration des germes hétérotrophes et concentration en COD (ISHIDA et KADOTA, 1974 ; CARLUCCI et coll., 1984), puisque les organismes microhétérotrophes utilisent cette source d'énergie (temps de turnover

Cap Gris-Nez



Vases à *Abra alba*

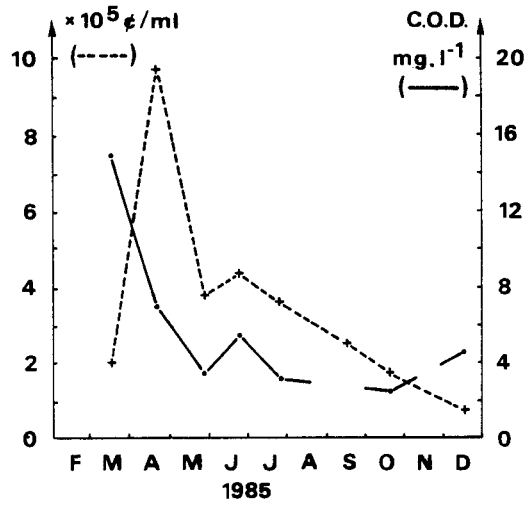
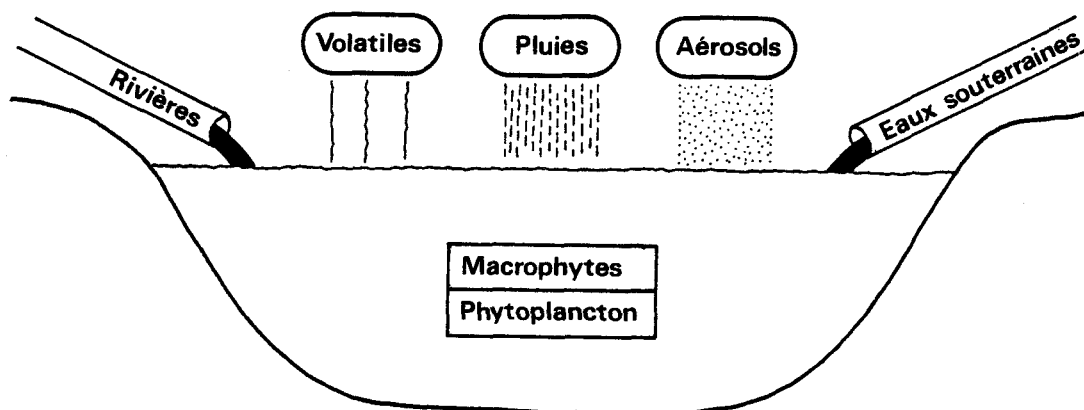


Figure 88 : Variations saisonnières de la biomasse bactérienne et du COD en Manche Orientale et Mer du Nord.

court : CARLUCCI et coll., 1984). Nous avons vu que les concentrations en COD sont très variables

Nos résultats font apparaître, au printemps, une relation entre le bloom bactérien et l'augmentation simultanée de COD (Fig. 88) (MAILLARD-QUISTHOUDT et JANQUIN, 1988). Le stock de carbone organique dissous et particulaire pour l'ensemble des océans, est estimé à $655 \cdot 10^9$ tonnes et $14 \cdot 10^9$ tonnes respectivement, sachant que les valeurs moyennes sont de $0,5 \text{ mgC.l}^{-1}$ d'une part et $10 \text{ } \mu\text{gC.l}^{-1}$ d'autre part (MENZEL, 1974). Le temps de turnover serait de 3,300 années (MENZEL, 1974). WILLIAMS et coll. (1969) ont évalué la stabilité du COD, soit 3,400 années (marquage au ^{14}C). Le pool de COD dans l'eau de mer, par sa composition et sa concentration, doit refléter l'impact de l'activité bactérienne (WRIGHT, 1984). WILLIAMS (1975) a travaillé sur l'origine du carbone organique dissous : la source majeure externe est représentée par les rivières et les retombées atmosphériques (soit 1% de la production primaire nette) mais n'affecte pratiquement que les zones côtières (rivières). Les sources internes sont très diverses (excrétion et exsudation de la photosynthèse, des végétaux benthiques, relargage de MOD par le zooplancton et la matière fécale, mort, lyse et décomposition cellulaire).

Les apports organiques dans le milieu marin sont schématisés ci-après (Fig. 89) :






apports in situ 
 apports atmosphériques 
 apports liquides 

Fig. 89 : Schéma des apports organiques dans le milieu marin selon SHARP (1984)

soit :

Apports organiques dans le milieu marin	10^{15} gC/an	% Total
<u>Production primaire</u>		
Phytoplancton (WOODWELL et coll., 1978)	23,10	84,0
Macrophytes (WOODWELL et coll., 1978)	1,70	6,2
<u>Apports "liquides"</u>		
Rivières (RICHEY et coll., 1980)	1,10	3,6
Eaux souterraines (GARRELS et MACKENZIE, 1971)	0,08	0,3
<u>Apports atmosphériques</u>		
Précipitations (DUCE et DUURMA, 1977)	1,10	3,6
Aérosols (DUCE et DUURMA, 1977)	0,50	1,8

In SHARP (1984)

Néanmoins, on s'aperçoit que les apports, que nous qualifierons d'"internes" (production primaire propre au milieu marin) sont largement majoritaires (90,2%) par rapport aux sources "externes".

La figure 90 résume les principales sources et mécanismes qui introduisent la matière organique dissoute (MOD) en mer (AZAM et AMMERMAN, 1984), sachant que la plus grande partie de la MOD provient du phytoplancton (exsudation, autolyse, ...), zooplancton (excrétion) et particules organiques (via dépolymérisation).

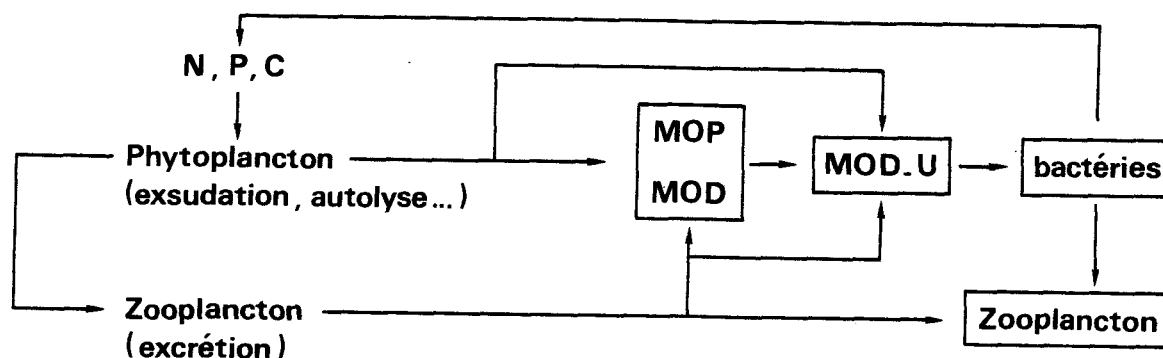


Fig. 90 : Principales sources et mécanismes qui introduisent la matière organique dissoute en mer d'après AZAM et AMMERMAN, 1984)

Ceci oriente environ la moitié de la productivité primaire dans le pool des MOD (WILLIAMS, 1981). Les bactéries peuvent utiliser directement des composés issus de la MOD comme les sucres ou les aminoacides (MOD-U). D'autres composés ne sont utilisables qu'après modification chimique (les protéines dissoutes et les polysaccharides sont préalablement hydrolysés avant assimilation). Ceci est important lorsque l'on considère l'échelle spatio-temporelle entre production et utilisation de la MOD.

FURHMAN et AZAM (1980) ont montré qu'il existe une forte corrélation entre chlorophylle a et numération bactérienne, ce qui implique une dépendance directe des bactéries vis-à-vis de la MOD d'origine phytoplanctonique. Nous avons vu que les bactéries sont capables d'utiliser rapidement les produits issus de la photosynthèse. Ainsi, les populations caractéristiques des eaux côtières et estuariennes, sont

suffisamment actives en été et concentrées pour assimiler des substrats à des valeurs proches de 1 à 10 $\mu\text{gC.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ (WRIGHT, 1984), (Fig. 91) :

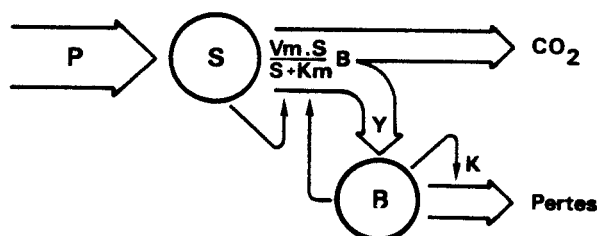


Fig. 91 : Représentation schématique d'un modèle mathématique qui incorpore :
la production de substrat (P)
la concentration du substrat (S)
l'utilisation du substrat (équation cinétique)
la taille de la population bactérienne (B)
le taux de croissance (Y)
et une constante (K) qui représente les pertes par prédation et mort
(BILLEN et coll., 1980)

In "Heterotrophic activity in the sea" (HOBBIE et WILLIAMS, 1984)

BILLEN et coll. (1980) ont conçu un modèle mathématique simple qui incorpore comme variables l'utilisation du substrat, la production de substrat, et la densité de la population bactérienne. Les constantes sont :

- V_{max} . cellules⁻¹,
- K_m ,
- le taux de croissance,
- et le taux de mortalité.

Sous des conditions stables, le modèle prédit que la densité bactérienne est fonction du taux de production du substrat ; de plus, les concentrations de substrat ambiant sont indépendantes des taux de production mais sont fonction des propriétés physiologiques de la bactérie (K_m). Si le taux de production varie de façon sinusoïdale, les variations journalières seront susceptibles d'affecter la densité

bactérienne et la concentration du substrat, mais de façon limitée.

WILLIAMS (1970) a montré que 49% d'un substrat radioactif (glucose) sont assimilés par des organismes capables de passer à travers une membrane de porosité $1,2 \mu\text{m}$; 68% sont assimilés par des organismes passant à travers une membrane de $3 \mu\text{m}$ et 80% le sont par des organismes passant à travers un filtre de $8 \mu\text{m}$. Si bien que les bactéries sont les principales responsables de l'assimilation de glucose. AZAM et HODSON (1977) pensent que 90% de l'activité hétérotrophe est due à des organismes passant à travers une membrane de $1 \mu\text{m}$.

D'autres travaux ont montré qu'il existe une relation étroite entre production primaire phytoplanctonique et assimilation bactérienne de substances organiques (HOBBIE et RUBLEE, 1977). En présence de lumière, le potentiel hétérotrophe a tendance à augmenter car les produits photosynthétiques excrétés augmentent. A l'obscurité, les bactéries continuent leur assimilation. Le recyclage des produits de la photosynthèse par les bactéries est mesurable par filtrations différentielles d'échantillons incubés en présence du ^{14}C -carbonate pendant un cycle lumière-obscurité (DERENBACH et WILLIAMS, 1974). Ils estiment la production bactérienne à environ $6 \mu\text{gC.l}^{-1}.\text{j}^{-1}$ soit une production bactérienne qui peut atteindre 20 à 30%, voir 50% de la production primaire totale.

FUHRMAN et coll. (1985) ont mis en évidence des variations nycthémérales similaires entre phytoplancton et bactérioplancton : en effet, l'abondance et l'activité bactérienne seraient plus élevées le jour que la nuit. Des résultats semblables sont obtenus par SIERACKI et SIEBURTH (1985).

Les rythmes diurnes d'activité bactérienne déjà observés dans la colonne d'eau, existent aussi dans les sédiments, d'où l'hypothèse, d'une étroite relation avec la production primaire et les libérations de carbone organique extracellulaire (COE) qui en résultent (MEYER-REIL, 1984). Salinité, ammonium, nitrate, monosaccharides dissous, quantité de matières organiques et chlorophylle α sont les paramètres "clés" qui influencent la biomasse et l'activité bactérienne dans les sédiments. A l'interface eau-sédiment (eau interstitielle), température, nitrites, monosaccharides, carbone organique dissous, carbone organique et azote particuliers, et chlorophylle α représentent les paramètres "clés"

(MEYER-REIL, 1984).

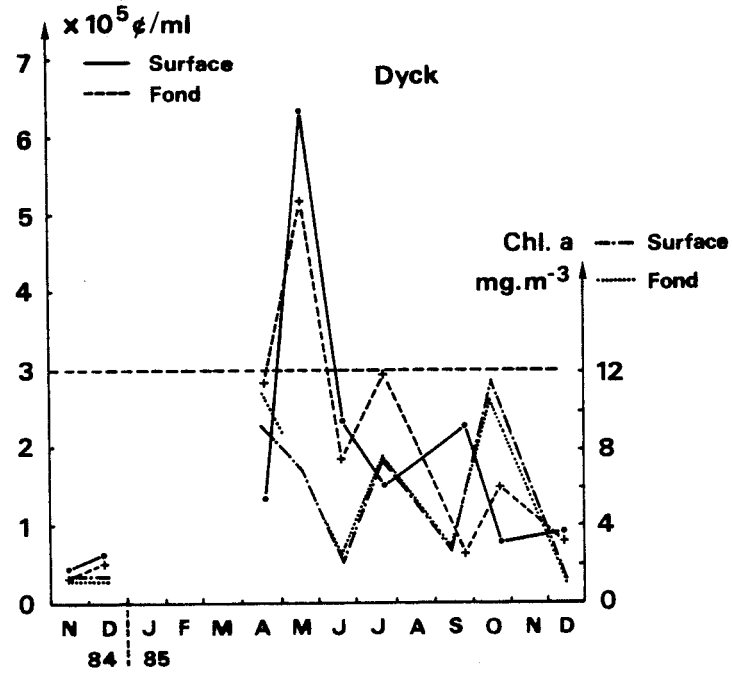
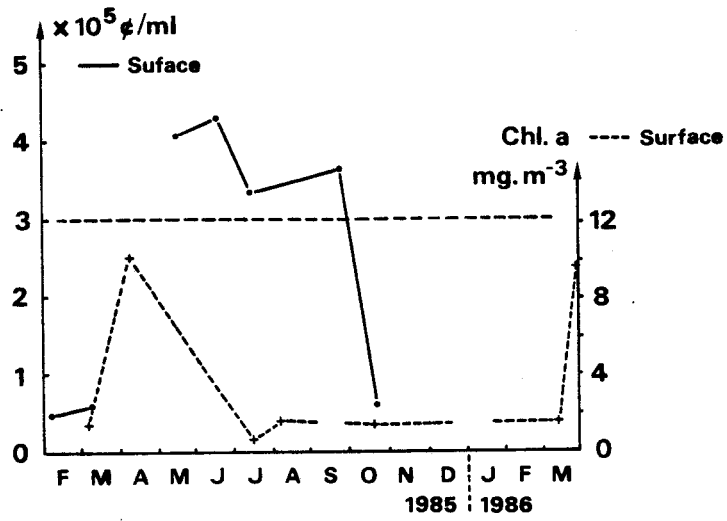
La production de la biomasse bactérienne calculée pour la couche d'eau affleurant le sédiment équivaut à environ 10^{-2} $\mu\text{gC.m}^{-1}.\text{h}^{-1}$ (MEYER-REIL, 1984).

AZAM et coll. (1983) suggèrent que la production bactérienne équivaut de 2 à 250 $\mu\text{gC.l}^{-1}.\text{j}^{-1}$ (en eaux côtières) soit 5 à 30% de la production primaire totale ; FENCHEL (1984) décrit que la production bactérienne peut s'élever à 10 ou 30% de la production phytoplanctonique. AZAM et AMMERMAN (1984) obtiennent des résultats similaires, soit 10 à 50% de la production primaire totale. Les travaux de ALBRIGHT (1977) montrent que le maximum de production bactérienne se produit après le pic de production primaire

Nous observons sensiblement le même phénomène sur les sites en Mer du Nord. En effet, nos résultats font apparaître un décalage entre les périodes d'activité phytoplanctonique intense (maxima de production primaire, au printemps) et les périodes de forte activité bactérienne (mai, juin). La production bactérienne représente moins de 10% de la production primaire totale dans le détroit du Pas-de-Calais.

De nombreux travaux ont montré que le carbone organique extracellulaire (C.O.E.) libéré par le phytoplancton peut être utilisé par les bactéries (HERBLAND, 1975 ; BELL et SAKSHAUG, 1980 ; ITURRIAGA, 1981). Les travaux de COVENEY (1982) rendent compte que l'assimilation bactérienne du C.O.E. compte, pour 30 à 90% de la production bactérienne. En Mer Baltique, LARSSON et HAGSTROM, (1982) affirment que les produits extracellulaires constituent environ, 50% des sources de carbone pour la production bactérienne. ITURRIAGA (1981) a montré que les produits libérés par le phytoplancton sont constitués par de petites molécules, qui apparaissent après 1 heure de photoassimilation et, par des molécules de taille supérieure, après 4 heures de photoassimilation. Il trouve aussi des taux d'assimilation et de respiration supérieurs pour les composés de faible poids moléculaire, tandis que les plus grosses molécules comprises entre 100 000 et 1000 daltons, sont incorporées et respirées plus lentement. CHROST (1981) obtient le même résultat. LANCELOT et BILLEN (1984) confirment le fait que les microhétérotrophes sont capables d'utiliser rapidement les produits issus de la production primaire. Ils ont montré que l'utilisation du substrat s'élève à 32-34

Cap Gris-Nez



Vases à *Abra alba*

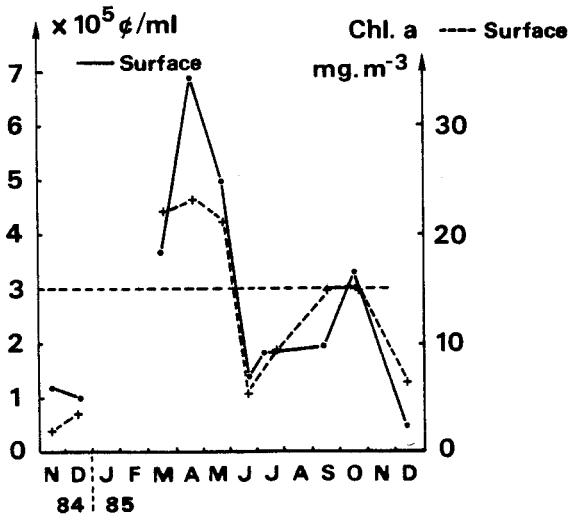


Figure 92 : Variations saisonnières de la biomasse bactérienne et de la biomasse phytoplanctonique.

gC.m⁻² du 1er avril au 30 juin, soit, en trois mois, 44-68% de la production primaire totale du littoral belge. ALBRIGHT (1977) signale aussi, que les périodes de forte activité (biomasse et production primaire élevées) sont suivies d'une augmentation de la biomasse et de l'activité bactérienne car il y a utilisation des matières organiques produites par les algues. Ceci serait plus accentué dans les estuaires.

L'ensemble de nos résultats confirment cet enchaînement, à savoir qu'un bloom bactérien succède au bloom phytoplanctonique (Fig. 92). Nous avons pu observer sur le site côtier des vases à *Abra alba* des pics d'abondance simultanés dans le temps, aussi bien au printemps, qu'en fin de période estivale. Ainsi, l'ensemble de ces observations semble montrer le schéma suivant : soit un bloom phytoplanctonique qui engendre une accumulation de COD dans le milieu marin, ce qui favoriserait la croissance bactérienne. BILLEN (1987) a aussi observé ce phénomène dans les eaux Antarctiques, soit un décalage temporel entre poussée phytoplanctonique et poussée bactérienne. GRIFFITHS et coll. (1982) révèlent que l'assimilation bactérienne est meilleure en surface, car les produits libérés par le phytoplancton existent en plus grande quantité dans la zone euphotique que dans la zone aphotique où le phytoplancton est inactif. Le bloom phytoplanctonique engendre une augmentation des concentrations en COD, ce qui provoque l'apparition d'un bloom bactérien d'où une augmentation de l'activité des populations bactériennes (MAILLARD-QUISTHOUDT et JANQUIN, 1988).

D'autres travaux ont montré que seulement 5% de la production primaire peuvent être utilisés par le bacterioplancton ("Oosterschelde basin" - LAANBROEK et coll., 1985) ; en Mer Baltique, environ 15% le sont (LARSSON et HAGSTROM, 1982).

Des études récentes ont identifié la nature des produits libérés par le phytoplancton :

- HANSON et SNYDER (1980) concluent que le phytoplancton est la source majeure de glucose.

- LANCELOT et BILLEN (1984) estiment les quantités suivantes relarguées par le phytoplancton : 60 µC.l⁻¹ de monosaccharides, 25 µC.l⁻¹ d'acides aminés, 50 µC.l⁻¹ d'acide carboxylique.

Il semblerait que la qualité et la quantité du matériel organique libéré par le phytoplancton change suivant les espèces présentes et leurs

conditions physiologiques, par conséquent, ceci agit sur le nombre et le type de microorganismes qui utilisent ces substances. RIEPPER (1976) a trouvé des modifications qualitatives dans les populations microbiennes pendant un bloom phytoplanctonique (en mer Baltique).

Lorsque la production primaire est limitée par les éléments minéraux disponibles, il peut y avoir compétition entre phytoplancton et bactéries hétérotrophes ; néanmoins des expériences récentes montrent qu'il existe un certain équilibre entre les deux populations (BRATBAK et THINGSTAD, 1985).

Sachant qu'une cellule bactérienne contient environ $1-2 \times 10^{-8}$ μgC (HAGSTROM et coll., 1979), LANCELOT et BILLEN (1984) estiment la production bactérienne, sur le littoral belge, à 0,1-0,3 μgC par μg de carbone total utilisé, soit, une efficacité de croissance de 10-30% (valeurs inférieures à celles trouvées avec des cultures pures ou enrichies, BILLEN, 1984) mais elles peuvent correspondre aux conditions naturelles où des déficiences en azote peuvent limiter la production bactérienne (LANCELOT et BILLEN, 1984). Les données de LUCAS et coll. (1981), NEWELL et coll., (1981 - 1983) et LINLEY et coll., (1983) concernant des mesures de production de la biomasse bactérienne à partir d'utilisation hétérotrophe de divers composés organiques existants dans l'eau de mer, montrent une efficacité de croissance de l'ordre de 7 à 3%. La production bactérienne joue un rôle important puisqu'elle constitue un maillon alimentaire non négligeable. En terme de carbone, une cellule bactérienne contient environ 2×10^{-13} g de carbone organique (ZOBELL, 1953).

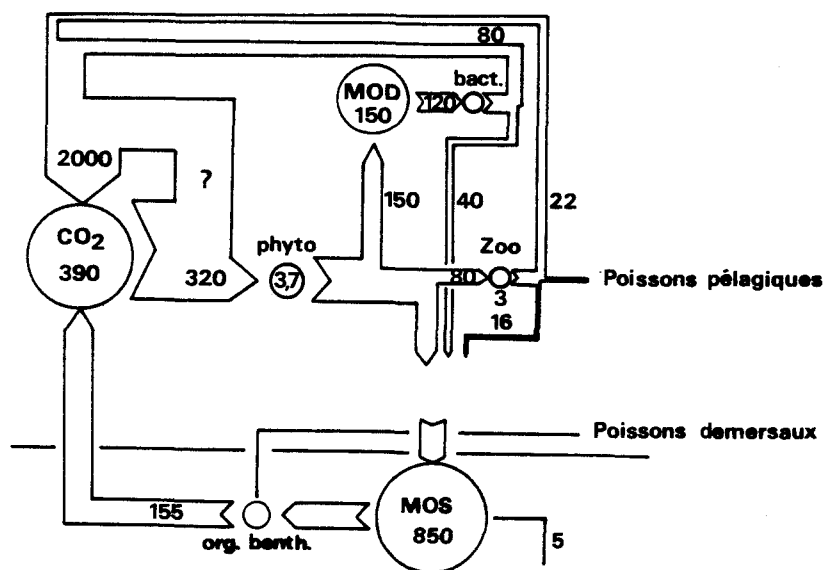
Ainsi, pouvons nous exprimer la quantité de carbone organique bactérien disponible sur chaque site :

SITE	$\mu\text{gCO.ml}^{-1}$		
	BLOOM	ETE	HIVER
Cap Gris-Nez	S. $8,6 \times 10^{-9}$ F. $12,1 \times 10^{-9}$	$\approx 6 \times 10^{-9}$	$\approx < 2.10^{-9}$
Banc du Dyck	S. $12,8 \times 10^{-9}$ F. $10,3 \times 10^{-9}$	$\approx 4 \times 10^{-9}$	$\approx < 2.10^{-9}$
Vases à <i>Abra alba</i>	S. $19,0 \times 10^{-9}$ F. $13,7 \times 10^{-9}$	$\approx > 6 \times 10^{-9}$	$\approx < 2.10^{-9}$
Aa	$124,4 \times 10^{-9}$	20×10^{-9}	$\approx 10.10^{-9}$

(S : surface - F : fond).

D'autres travaux concernant la production du bactérioplancton, estiment qu'elle est de l'ordre de 2 à 250 $\mu\text{gC.l}^{-1}.\text{j}^{-1}$ en eaux côtières soit 5 à 30% de la production primaire totale (eaux côtières et eaux du large) (ES et MEYER-REIL, 1982). FURHMAN et AZAM (1982) suggèrent que les bactéries utilisent 10 à 50% du carbone total fixé, assurant une conversion en carbone efficace à 50%. Comme nous l'avons vu précédemment avec les travaux de LANCELOT et BILLEN, cette efficacité varie suivant les conditions du milieu (azote limitant ou non).

Des études, dans les zones côtières et d'upwelling, indiquent que le broutage (grazing) par le zooplancton peut atteindre 30 à 40% de la production primaire nette (JOIRIS et coll., 1982). Un budget du cycle de carbone sur la côte belge (JOIRIS et coll., 1982) a révélé que seulement 20% de la production primaire annuelle nette est consommée par le zooplancton, tandis que 40% sont utilisés par les microhétérotrophes planctoniques et 40% se déposent dans les sédiments et sont dégradés par les microorganismes benthiques (Fig. 93).

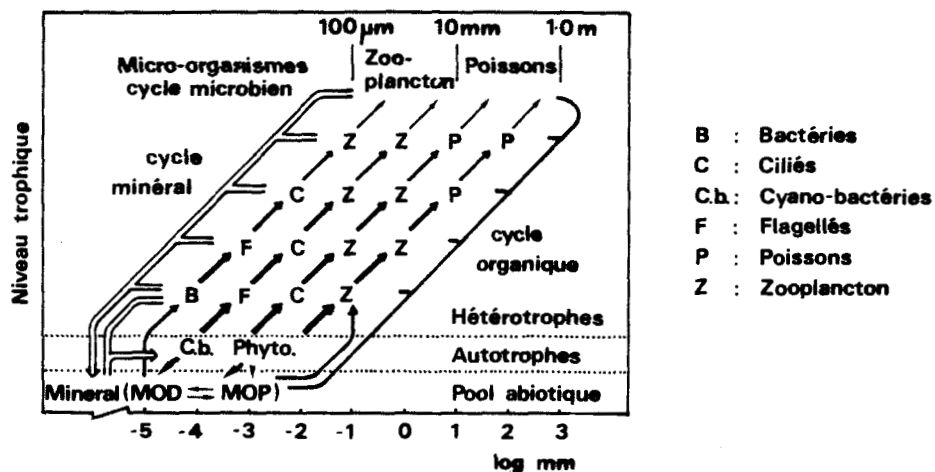


D'après JOIRIS et coll. (1982)

Fig. 93 : Budget annuel du cycle du carbone dans la zone littorale belge ; concentrations et productions (g.m^{-2}) sont représentées par des cercles, les flux ($\text{g.m}^{-2}.\text{a}^{-1}$), par des flèches.

Les travaux de LANCELOT et BILLEN (1984) ont montré que 70% de la production primaire totale annuelle survient pendant le bloom printanier dominé par *Phaeocystis pouchetii* ; les caractéristiques physiologiques de ces colonies sont la cause de ce faible pourcentage de "grazing" zooplanctonique et de ce pourcentage important de dépôt sur le sédiment (LANCELOT et BILLEN, 1984). Le broutage par le zooplancton contribue à la libération de substances organiques dissoutes disponibles pour le bactérioplancton (LAMPERT, 1978 ; LANCELOT, 1979 ; LAANBROECK et coll., 1985). WRIGHT et COFFIN (1984) ont publié des résultats sur le "grazing" du microzooplancton sur des bactéries marines planctoniques ; en absence de prédateurs. Ils ont observé une croissance linéaire qui décline dès la présence de prédateurs. Il semblerait que les principaux prédateurs soient des microflagellés ou des animaux benthiques tels que les bivalves. Les bactéries possèdent un rapport surface-volume important, de ce fait elles sont capables d'assimiler des composés organiques dissous

même à très faible concentration. Aussi quels facteurs limitent-ils le développement bactérien en mer ? FENCHEL (1982) a montré que les microflagellés hétérotrophes (3-10 μm de taille) sont bactérivores et peuvent filtrer 12 à 67% de la colonne d'eau par jour et contrôlent donc le nombre de bactéries. Le modèle ci-dessous illustre le cycle microbien (Fig. 94) :



D'après AZAM et coll. (1983)

Fig. 94 : Modèle semi-quantitatif d'une chaîne trophique : les flèches noires représentent les flux de matière et d'énergie tandis que les flèches blanches représentent les flux de matières seules.

Il a déjà été montré que les bactéries vivant au sein de la colonne d'eau utilisent la matière organiques dissoute comme source d'énergie, MOD d'origine phytoplanctonique essentiellement. Le schéma ci-dessus illustre le rôle des microorganismes dans l'écosystème marin. On s'aperçoit qu'ils tendent à utiliser des particules de taille inférieure à eux-mêmes : lorsque la MOD existe en quantité suffisante, les bactéries (0,3 à 1,0 μm) sont retenues en dessous d'une densité de 5 à $10 \cdot 10^6$ cellules $\cdot \text{ml}^{-1}$, par les flagellés hétérotrophes essentiellement qui peuvent atteindre des densités de $3 \cdot 10^3$ cellules $\cdot \text{ml}^{-1}$. Les flagellés (3 à 10 μm) se nourrissent probablement, aussi de cyanobactéries autotrophes (0,3 à 1 μm). L'énergie relarguée sous forme de MOD par le phytoplancton revient de manière inefficace à la chaîne trophique, via le cycle

microbien bactéries-flagellés-microzooplancton (AZAM et coll., 1983). Selon ces auteurs il semblerait aussi que les flagellés hétérotrophes et le microzooplancton jouent un rôle principal de reminéralisation en mer.

Les flagellés, prédateurs puissants, jouent un rôle important dans le cadre d'une compétition pour l'assimilation des nutriments entre phytoplancton et bactéries.

Au niveau sédimentaire, les formes fouisseuses limnivores telles que Annélides Polychètes, Sipunculides, Cumacés, Holothurides avalent le sédiment. Leur tube digestif en extrait les matières organiques provenant en grande partie des bactéries. Au niveau de l'interface eau-sédiment, certains invertébrés benthiques microphages filtrent l'eau et se nourrissent ainsi des bactéries remises en suspension : éponges, hydraires, bryozoaires, ascidies, pélécy-podes (Tellinidae, Garidae), gastéropodes (Turitella), crustacés (Corophium), polychètes (Pectinaria), (AUBERT et coll., 1981).

Une étude systématique propre à chaque site étudié permet de dégager un certain nombre d'espèces susceptibles de s'alimenter à partir des microorganismes présents :

- Cap Gris-Nez (DAVOULT, communication personnelle) :

. des mollusques dépositores de surface tels que *Hiatella arctica*, *Sphenia binghami*, *Mya truncata*.

. des annélides comme *Thelepus setosa*.

. des échinodermes tels que *Ophiothrix fragilis*.

. et des éponges (*Sycon ciliatum*, *Haliclona ovulata*, *Dysidea fragilis*, *Thethya aurantium*).

- Banc du Dyck (PRYGIEL, 1987)

. des annélides (*Ophelia borealis*, *Spiophanes bombyx*, *Scoloplos armiger*, *Spio filicornis*).

. des amphipodes (*Bathyporeia elegans*).

-Site des Vases à *Abra alba* (DEWARUMEZ, communication personnelle)

. des bivalves (*Spisula subtruncata*, *Venerupis pullastra*)

. des crustacés (*Schistomysis spiritus*)

. des annélides (*Magellona mirabilis*)

ainsi que les espèces suivantes :

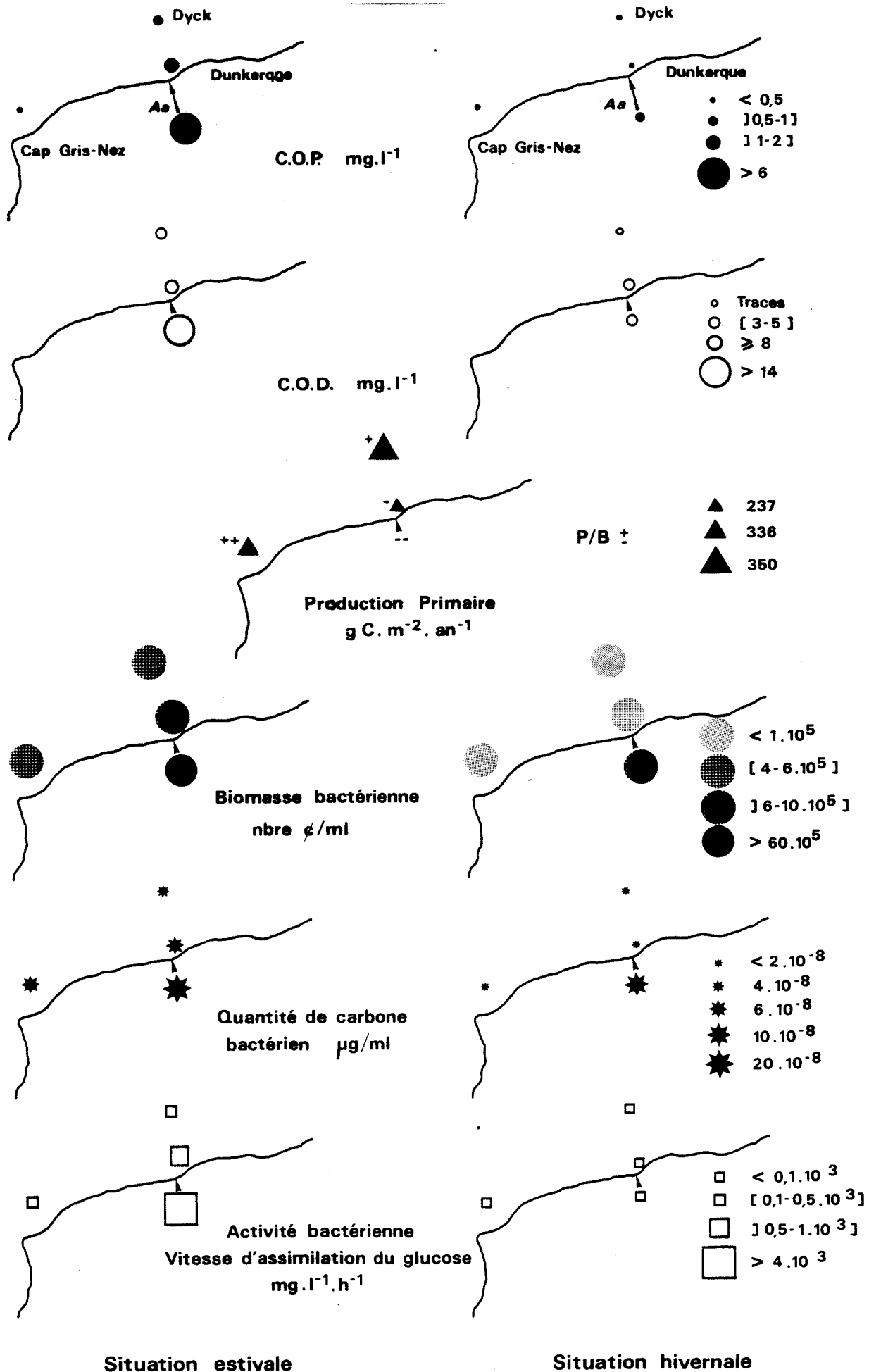


Figure 95 : Cartographie du bilan du carbone disponible sur chacun des sites étudiés.

Répartition des espèces principales du peuplement à Abra selon leur mode alimentaire (DEWARUMEZ et coll., 1986)

Suspensivores	Dépositivores de surface	Dépositivores de subsurface
<i>Lanice conchilega</i>	<i>Spiophanes bombyx</i> <i>Mysella bidentata</i> <i>Abra alba</i> <i>Tellina fabula</i> <i>Urothoe poseidonis</i>	<i>Notomastus latericeus</i> <i>Lagis koreni</i>

La consommation du bactérioplancton par les microzooplanctontes est particulièrement active en été (WRIGHT et COFFIN, 1984).

Ceci confirme la place importante que tiennent ces microorganismes dans la chaîne trophique.

Nous avons cartographié sur la figure 95 le bilan du carbone disponible aux diverses populations (planctoniques et benthiques) en tant que source alimentaire sur chacun des sites suivis en Manche orientale et en Mer du Nord. Nous avons représenté les situations estivales et hivernales afin de visualiser la charge en carbone, croissant du Cap Gris-Nez, au Dyck pour être maximale au niveau du site côtier des vases à *Abra alba* ; l'Aa étant un cas particulier qui contribue à l'enrichissement du milieu marin qui lui est proche. Les variations sont particulièrement marquées pendant la période estivale, ainsi durant l'hiver, les teneurs en carbone sont sensiblement équivalentes sur le littoral Nord/Pas-de-Calais.

CONCLUSION

CONCLUSION

Nous avons mis en évidence un gradient côte-large faisant ainsi apparaître une frange d'eau côtière, aux caractéristiques bien particulières. Le choix des sites en Manche Orientale et Mer du Nord, nous a permis d'étudier une structure hydrobiologique dans trois zones différentes :

- une zone côtière, définie par le site des vases à *Abra alba*,
- une zone "intermédiaire", correspondant au banc sableux du Dyck,
- et une zone du "large", matérialisée par le site du Cap Gris-Nez.

Le thème principal de ces recherches a été consacré aux suspensions marines, constituées de particules très diverses par leur nature et leur origine. La composition globale varie d'une région à l'autre, deux origines principales peuvent être évoquées, l'une terrestre, l'autre biologique. Ainsi, les suspensions terrigènes sont plus abondantes dans la zone littorale. Quant aux suspensions "biologiques" (phytoplancton, agrégats organiques...), leur répartition suit également un gradient côte-large, ainsi qu'une répartition verticale essentiellement localisée dans la couche euphotique.

La charge en matière organique particulaire décroît en fonction de l'éloignement du littoral : les variations du carbone organique particulaire illustrent ce phénomène, puisque nos résultats révèlent des fluctuations de l'ordre de 200 à 550 $\mu\text{g.l}^{-1}$ au large et 300 à 3500 $\mu\text{g.l}^{-1}$ sur le site le plus côtier.

La matière organique dissoute tient aussi une place importante dans l'écosystème marin. La photosynthèse par les algues planctoniques est une source principale de matière organique en mer, indispensable, d'un point de vue trophique, pour des organismes marins. Dans la couche euphotique, la matière organique est produite, consommée et dégradée ; d'un point de vue biochimique, elle est constituée par de nombreux composés tels des monosaccharides, des acides aminés... dont le temps de résidence est variable. En dessous de la zone euphotique, il n'y a que consommation et dégradation de la matière.

Le carbone organique dissous est produit, principalement, par le phytoplancton ; nous avons pu faire apparaître un décalage entre le maximum de biomasse chlorophyllienne et le taux maximal de carbone

organique dissous. Néanmoins, d'autres origines d'ordre biologique peuvent être évoquées, telles que des excréctions zooplanctoniques ou encore, des produits de dégradation de la matière fécale par les bactéries.

Nous avons estimé le taux de matières organiques produites par unité de temps, par le biais des mesures de production primaire photosynthétique. Les microorganismes de taille inférieure à 10 μm sont responsables de la fixation du carbone à l'échelle océanique (POMEROY, 1984). Du fait de la richesse phytoplanctonique côtière, nous avons observé un gradient marqué entre eaux littorales et eaux du large : 21,7 à 2,7 $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ en Manche orientale et même, 51,17 à 10,17 $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ en Mer du Nord (au mois d'avril). Paradoxalement, la productivité est meilleure au large (ceci en Manche orientale) où les conditions sont sans doute plus favorables (turbidité moindre favorisant la pénétration de la lumière). De manière générale, elle est supérieure dans la zone euphotique, et optimale durant la période estivale. Nous avons pu montrer que lorsque la turbidité est forte, la productivité est alors médiocre. La production primaire phytoplanctonique varie, dans le détroit du Pas-de-Calais, entre, des valeurs supérieures à 20 $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ en période d'activité intense et des valeurs inférieures à 1,5 $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ au cours de la saison hivernale. Nous avons estimé sur chacun des sites une production primaire annuelle, qui confirme l'existence de conditions "défavorables" sur celui des vases à *Abra alba* : 237 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ alors que sur le banc du Dyck nous obtenons 350 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ et 336 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ au large du Cap Gris-Nez.

Nous avons aussi abordé un autre volet qui est l'écologie microbienne marine. C'est un point important puisque les microorganismes entrent dans de nombreux niveaux trophiques simultanément. Leurs rôles sont multiples, principalement basés sur les phénomènes de dégradation et reminéralisation de la matière organique. Ils constituent également un maillon trophique dont il ne faut pas négliger l'importance. Nous avons mis en évidence l'existence de bactéries libres ou fixées sur des particules. Les bactéries libres n'ont pas d'autres sources d'énergie que les substances dissoutes (notamment les produits relargués par le phytoplancton), tandis que les bactéries fixées bénéficient en plus, d'un

substrat particulière qui sera dégradé. Les microhétérotrophes sont capables d'utiliser des concentrations faibles (de l'ordre du μg ou ng) et notamment les produits issus de la photosynthèse. Ainsi, les dénombrements bactériens ont révélé des fluctuations saisonnières très marquées, liées au facteur température (les maximums correspondent à un optimum thermique de 8 à 13°C), à l'abondance et à la qualité de la matière organique dissoute disponible... Nos résultats font apparaître un gradient croissant lorsque l'on se rapproche de la frange côtière, soit :

$6,05 \times 10^5$ cellules. ml^{-1} (Cap Gris-Nez)

$6,36 \times 10^5$ cellules. ml^{-1} (Banc du Dyck)

$9,48 \times 10^5$ cellules. ml^{-1} (Vases à *Abra alba*)

(ces valeurs correspondent aux dénombrements maximums).

De même l'activité bactérienne semble liée à la quantité et qualité de la matière organique présente ; elle est aussi sensible vis-à-vis des fluctuations saisonnières.

Enfin, nous avons cartographié les concentrations en carbone disponible aux populations benthiques et pélagiques sur le littoral Nord/Pas-de-Calais, et établi un bilan trophique, qui varie considérablement suivant si l'on se place en situation hivernale ou estivale. Quoiqu'il en soit, la production primaire phytoplanctonique constitue l'apport principal de carbone sur tout le littoral Nord/Pas-de-Calais ; en effet la production bactérienne constitue moins de 10% de la production photosynthétique.

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

ACKEFORS, H., HERNROTH, L., LINDAHL, O., et WULFF, F., 1978. Ecological production studies of the phytoplankton and zooplankton in the Gulf of Bothnia. *Finnish Marine Research*, 244 : 116-126.

ACKEFORS, H. et LINDAHL, O., 1979. Primary phytoplankton production in the Baltic Proper, 1973, 1976, in relation to secondary zooplankton production. *International Council for the Exploration of the Sea. C.M.* 1979/L : 32. *Biological oceanography Committee*, 13 p.

ALBRIGHT, L.J., 1977. Heterotrophic bacterial dynamics in the Lower Fraser River, its estuary and Georgia strait, British Columbia, Canada. *Mar. Biol.*, 39 : 203-211.

ALLDREDGE, A.L., 1972. Abandoned larvacean houses : a unique food source in the pelagic environment. *Science*, 177 : 885-887.

ALLDREDGE, A.L., 1979. The chemical composition of macroscopic aggregates in two neritic seas. *Limnol. oceanogr.*, 24 : 855-866.

ALLDREDGE, A.L., COLE, J.J., CARON, D.A., 1986. Production of heterotrophic bacteria inhabiting macroscopic organic aggregates (marine snow) from surface waters. *Limnol. Oceanogr.*, 31 (1) : 68-78.

ALLEN, H.L., 1969. Chemo-organotrophic utilization of dissolved organic compounds by planktonic algae and bacteria in a pond. *Intern. Rev. ges. Hydrobiol.*, 54 : 1-33.

ANDERSON J.T. et ROFF J.C., 1980. Seston ecology of the surface waters of Hudson Bay. *Can J. Fish aquat. Sci.* 37 (12), 2242-2253

ANDREWS, P. et WILLIAMS, P.J. le B., 1971. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. III. Measurement of the oxidation rates and concentrations of glucose and amino acids in sea water. *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 51 : 115-125.

ANONYME, 1968. Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. *Service hydrographique et océanographique de la Marine*, Paris.

ANONYMES, 1982-1983. Annales des marées. *Service hydrographique et océanographique de la Marine*, Paris.

ARMSTROM, F.A.J., WILLIAMS, P.M. et STRICKLAND, J.D.H., 1966. Photo-oxidation of organic matter in sea water by ultraviolet radiation. *Nature, London*, 211 : 481-483.

AUBERT, M., AUBERT, J., BERNARD, P. et GAUTHIER, M., 1981. Les systèmes d'information des microorganismes marins. Leur rôle dans l'équilibre biologique océanique. *Revue Internationale d'Océanographie médicale*, Tome LXI, 207 p.

AZAM, F. et HODSON, R.E., 1977. Size distribution and activity of marine microheterotrophs. *Limnol oceanogr.*, 22 : 492-501.

AZAM, F., FENCHEL, T., FIELD, J.G., GRAY, J.S., MEYER-REIL, L.A. et THINGSTAD, F., 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 10 : 257-263.

AZAM, F. et AMMERMAN, J.W., 1984. Cycling of organic matter by bacterioplankton in pelagic marine ecosystems : Environmental considerations. In *Flows of energy and materials in marine ecosystems*. Ed. by M.J.R. FASHAM (Plenum Publishing Corporation). p. 345-360.

BAROSS, J.A., HANUS, F.J., GRIFFITHS, R.P. et MORITA, R.Y., 1975. Nature of incorporated ^{14}C -labeled material retained by sulfuric acid fixed bacteria in pure cultures and in natural aquatic populations. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32 : 1876-1879.

BAUSSART, N., VIOLLIER, M. et RICHARD, A., 1979. Observation du Détroit du Pas-de-Calais (France) à l'aide du satellite Landsat. *Photo-interprétation*, 2 : 28-30.

BEADLE, C.L. et LONG, S.P., 1985. Photosynthesis - is it limiting to biomass production ? *Biomass*, 8 (2) : 119-168.

BELL, W.H. et SAKSHAUG, E., 1980. Bacterial utilization of algal extracellular products. 2-A. kinetic study of natural populations. *Limnol oceanogr.*, 25 : 1021-1033.

BENDSCHNEIDER, K. et ROBINSON, R.J., 1952. In LE CORRE et TREGUER : Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer. Univ. de Bretagne Occidentale.

BENTLEY, D., 1984. Contribution à l'étude hydrobiologique du Détroit du Pas-de-Calais. Paramètres physicochimiques. *Thèse de 3ème Cycle. USTL-SMW*, 141 p.

BERMAN, T. et POLLINGHER, U., 1974. Annual and seasonal variations of phytoplankton, chlorophyll and photosynthesis in lake Kinneret. *Limnol. oceanogr.*, 19 (1) : 31-54.

BERTONI, R. et CALLIERI C., 1979. Bacterial activity on organic detritus in Lago di annone, Northern Italy. *Verh. Intern. Verein. Limnol.* (In press).

BIENFANG, P. ET GUNDERSEN, K., 1977. Light-effects on nutrient-limited, oceanic primary production. *Mar. Biol.* 43 : 187-199.

BILLEN, G., 1984. Heterotrophic utilization and regeneration of nitrogen. In : J.E. HOBBIE et P.J. WILLIAMS (eds), *Heterotrophic activity in the sea. Plenum*.

BILLEN, G., 1987. Dynamics of phyto and bacterioplankton in the Southern Bight of the North Sea : a biochemical approach. Bacterioplankton dynamics. *Communication aux rencontres internationales de Biochimie marine. Journées du GABIM - Liège - 22-23-24 octobre 87 - Belgique*.

BOLTER, M. et DAWSON, R., 1982. Heterotrophic utilization of biochemical compounds in Antarctic waters. In : Proceedings of the 16th European Symposium of Marine Bbiology. Texel, 1981. Neth. J. Sea Res., 16 : 315-332.

BOURGAIN, J.L., 1986. Etude de la dispersion des rejets des matériaux de dragages du port de Boulogne-sur-mer sur le littoral du Pas-de-Calais. Rapport - Ministère de l'Environnement - Bureau d'études du littoral du service maritime des ports de Boulogne-sur-mer et de Calais, 39 p.

BOUVY, M., 1984. Interrelations entre les paramètres physico-chimiques et microbiologiques au sein d'une station intertidale subantarctique (Archipel de Kerguelen). Utilisation de la microscopie par épifluorescence. D.E.A. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), Banyuls sur mer, 49 p.

BRATBACK, G. et THINGSTAD, T.F., 1985. Phytoplankton bacteria interactions : an apparent pradox ? Analysis of a model system with both competition and commensialism. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 25 : 23-30.

BRISOU, J.F., 1980. Les bactéries marines. Ed. Masson (collection de biologie des milieux marins - 4), 209 p.

BROUARDEL, J. et RINCK, E., 1963. Mesure de la production organique en Méditerranée, dans les parages de Monaco, à l'aide du ^{14}C . *Annales de l'Institut Océanographique*, Tome XL, Fasc. 2, 164 p.

BROUARDEL, J. et JOSEPH, M., 1978. Etude de la production primaire dans le bassin de Dunkerque. *Rapport EDF E. 31-78/n° 16*, 14 p. + annexes.

BRYLINSKI, J.M., DUPONT, J. et BENTLEY, D., 1984. Conditions hydrobiologiques au large du Cap Gris-Nez. *Oceanol. Acta*, 7 (3) : 315-322.

BRYLINSKI, J.M., 1986. Méthode de détection des gradients faunistiques : les courbes FCT. Répartition du zooplancton au large du Cap Gris-Nez. *Oceanol. Acta*, 9 (4) : 457-467.

CADEE, G.C., 1984. Particulate and dissolved organic carbon and chlorophyll a in the Zaïre River, Estuary and Plume. *Neth. J. Sea Res.*, 17 (2-4) : 426-440.

CAMMEN, L.M., 1982. Effect of particule size on organic content and microbial abundance within four marine sediments. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 9 : 273-280.

CARLUCCI, A.F., CRAVEN, D.B., et HENRICHS, S.M., 1984. Diel production and microheterotrophic utilization of dissolved free amino acids in waters off Southern California. *Applied and Environmental microbiology* (July) : 165-170.

CARON, D.A., DAVIS, P.G., MADIN, L.P. et SIEBURTH, J.McN., 1982. Heterotrophic bacteria and bacterivorous protozoa in oceanic macroaggregates. *Science*, 218 : 795-797.

CAVARI, B.Z. et HADAS, O., 1979. Heterotrophic activity, glucose uptake and primary productivity in lake kinneret. *Freshwater Biology*, 9 : 329-338.

CAVARI, B.Z. et PHELPS, G., 1979. Sensitive enzymatic assay for glucose determination in natural waters. *Appl. Environ. Microbiol.*, 33 : 1237-1242.

CHRISTENSEN, H. et KANNEWORFF, E., 1985. Sedimenting phytoplankton as major food source for suspension and deposit feeders in the Oresund. *Ophelia*, 24 (3), 223-244.

CHROST, R.J., 1981. The composition and bacterial utilization of DOC released by phytoplankton. *Kiel Meeresforsch Sonderh.*, 5 : 325-332.

CLABAUX, M., 1978. Etude de l'activité bactérienne hétérotrophe en eau de mer. *Diplôme d'Etudes Approfondies, USTL*, 75 p.

CLARKE, K.R. et JOINT, I.R., 1986. Methodology for estimating numbers of free-living and attached bacteria in estuarine water. *Appl. Environ. Microbiol.* 51 (5) : 1110-1120.

CLAVIER-RAULT, F., 1981. Numeration par epifluorescence des bactéries viables du sédiment marin. Observation directe des sites bactériens. *C.R. Acad. Sc., Paris*, t. 292.

CODDE, L. et DE KEYSER, L., 1967. Mer du Nord. Littoral/Estuaire de l'Escaut-Escaut Maritime, Comité National de Géographie. *Commission de l'Atlas de Belgique*, 62 p.

COLLINS, K.S. et WILLIAMS, P.J. le B., 1977. An automated photochemical method for the determination of dissolved organic carbon in sea and estuarine waters. *Mar. Chem.* 5 : 123-141.

COVENEY, M.F., 1982 : Bacterial uptake of photosynthetic carbon from freshwater phytoplankton. *Oikos*, 38 : 8-20.

CRAWFORD, C.C., 1971. The utilisation of dissolved free amino acids by estuarine microorganisms. *Doctoral thesis, University of North Carolina, Raleigh, North Carolina, USA.*

CRIPS, J.M. et JENKINS, D., 1964. A COD method suitable for the analysis of highly saline waters. *J. Wat. Poll. Contr. Feder.*, 36 : 1240-1246.

DALE, N.G., 1974. Bacteria in intertidal sediments : factors related to their distribution. *Limnol. oceanogr.*, 19 : 509-518.

DALEY, R.J. et HOBBIE, J. E., 1975. Direct counts of aquatic bacteria by a modified epi-fluorescent technique. *Limnol. oceanogr.*, 21 : 141-145. DEGROS, N., 1984. Techniques Océanographiques. *Note technique. S.M.W.*, 44 p.

DELVAL, C., 1984. Réactions du flet vis à vis des pollutions par les métaux (Cu, Zn, Cd et Pb) sur le littoral de la Mer du Nord : détoxification, métallothionéines. *Thèse de 3ème Cycle, U.S.T.L.*, 173 p, plus annexes.

DAVIES, J.M. et PAYNE, R., 1983. Supply of organic matter to the sediment in the northern North Sea during a spring phytoplankton bloom. *Mar. Biol.* 78 (3), 315-325.

DAVOULT, D. et RICHARD, A., 1986. Analyse du benthos au large du site des Caps. Recherche de l'impact d'une extraction de granulats. *Rapport IFREMER-REGION Nord - Pas-de-Calais*, 40 p.

DAWSON, R., 1976. Water soluble organic compounds in sea water. *Symposium on concepts in marine oceanic chemistry (NATO, ONR) Edimbourg*.

DELATTRE, J.M., DELESMONT, R., CLABAUX, M., OGER, C. et LECLERC, H., 1979. Bacterial biomass production and heterotrophic activity of the coastal seawater at Gravelines (France). *Oceanol. Acta*, 2 (3), 317-323.

DERENBACH, J.B. et WILLIAMS, P.J. le B., 1974. Autotrophic and bacterial production : fractionation of plankton populations by differential filtration of samples from the English Channel. *Mar. Biol.*, 25 : 263-269.

DEWARUMEZ, J.M., QUISTHOUDT, C. et RICHARD, A., 1986. Suivi pluriannuel du peuplement à *Abra alba* dans la partie méridionale de la mer du Nord (région de Dunkerque-France). *Hydrobiologia*, 142 : 187-197.

DUPOUY, C., 1981. Photointerpretation d'une image LANDSAT. *J. Rech. Oceanogr.*, VI : 17-18.

DUSING, F., 1973. Zur steffwrechseldynamik der fleissenden Welle bakterieller abbau geloster organischer Komponenten. *Thesis, Univ. Kiel*.

DUURSMA, E.K., 1961. Dissolved organic carbon, nitrogen and phosphorus in the sea. *Neth. J. Sea. Res.*, 1 : 1-47.

EHRHARDT, M., 1969. A new method for the automatic measurement of dissolved organic carbon in sea water. *Deep Sea Research* 16 : 393-397.

EL-SAYED, S.Z. et WEBER, L.H., 1982. Spatial and temporal variations in phytoplankton biomass and primary productivity in the southwest Atlantic and the Scotia Sea. *Polar Biol.*, 1 : 83-90.

ELSKEN, I., 1971. Nutrients et paramètres biologiques associés. *Rapport de synthèse (C.I.P.S.)*, 1 : 96-122.

EPPLEY, R.W., 1971. In DE JONGE, V.N., 1980. Fluctuations in the organic carbon to chlorophyll *a* ratios for estuarine benthic diatom populations. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2 (4) : 345-353.

EPPLEY, R.W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *U.S. Fish. wildl. Serv. Fish. Bull.*, 70 : 1063-1065.

EPPLEY, R.W., HARRISON, W.G., CHISHOLM, S.V. et STEWART, E. 1977. Particulate organic matter in surface waters off southern California and its relationship to phytoplankton. *J. Mar. Res.*, 35 : 671-696.

ESTRADA, M., 1980. Phytoplankton biomass and production in the upwelling region of NW Africa. Relationships with hydrographic parameters. *Mar. biol.*, 60 : 63-71.

ES, F.B. Van, et MEYER-REIL, L.A., 1982. Biomass and metabolic activity of heterotrophic bacteria. *Adv. microb. Ecol.* (In press).

FENCHEL, T., 1984. Suspended marine bacteria as a food source. In *Flows of energy and materials in marine ecosystems*. Ed. by M.J.R. FASHAM (Plenum publishing corporation) :305-315.

FERGUSON, R.L. et RUBLEE, P., 1976. Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton. *Limnol. oceanogr.*, 21 : 141-145.

FERGUSON, R.L. et PALUMBO, A.V., 1979. Distribution of suspended bacteria in neritic waters south of Long Island during stratified conditons. *Limnol. oceanogr.*, 24 : 697-705.

FLEMER, D.A. et BIGGS, R.B., 1971. Particulate carbon : Nitrogen relations in northern Chesapeake Bay. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 28 : 911-918.

FRANCISCO, D.E., MAH, R.A. et RABIN, A.C., 1973. Acridine orange epifluorescence technique for counting bacteria. *Trans. Am. Micros. Soc.*, 92 : 416-421.

FUHRMAN, J.A., AMMERMAN, J.W. et AZAM, F., 1980. Bacterioplankton in the coastal euphotic zone : distribution, activity and possible relationships with phytoplankton. *Mar biol.*, 60 : 201-207.

FUHRMAN, J.A. et AZAM, F., 1980. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of Bristish Columbia, Antarctica and California. *Appl. Environ. Microbiol.*, 39 : 1085-1095.

FUHRMAN, J.A., 1981. Influence of method on the apparent size distribution of bacterioplankton cells : epifluorescence microscopy compared to scanning electron microscopy. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 5 : 103-106.

FUHRMAN, J.A. et AZAM, F., 1982. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters : evaluation and field results. *Mar. biol.*, 66 : 109-120.

FUHRMAN, J.A., EPPLEY, R.W., HAGSTROM, A. et AZAM, F., 1985. Diel variations in bacterioplankton, phytoplankton and related parameters in the southern California Bight. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 27 (1-2) : 9-20.

FUKAMI, K., SIMIDU, U. et TAGA, N., 1981. Fluctuation of the communities of heterotrophic bacteria during the decomposition process of phytoplankton. *J. exp. mar. biol. ecol.*, 55 : 171-184.

FUKAMI, K., SIMIDU, U. et TAGA, N., 1983. Change in a bacterial population during the process of degradation of a phytoplankton bloom in a brackish lake. *Mar. biol.*, 76 : 253-255.

FUKAMI, K., SIMIDU, U. et TAGA, N., 1983. Distribution of heterotrophic bacteria in relation to the concentration of particulate organic matter in seawater. *Canadian Journal of microbiology*. 29 (5) : 570-575.

FUKAMI, K., SIMIDU, U. et TAGA, N., 1985. Microbial decomposition of phyto- and zooplankton in seawater. I. Changes in organic matter. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 21 : 1-5.

FUKAMI, K., SIMIDU, U. et TAGA, N., 1985. Microbial decomposition of phyto and zooplankton in seawater. II. Changes in the bacterial community. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 21 : 7-13.

GERSHEY, R.M., MACKINNON, M.D., WILLIAMS, P.J. le B. et MOORE R.M., 1979. Comparison of three oxidation methods used for the analysis of the dissolved organic carbon in seawater. *Mar Chem.*, 7 : 289-306.

GIESKES, W.W.C. et KRAAY, G.W., 1975. The phytoplankton spring bloom in Dutch coastal waters fo the North Sea. *Neth. J. Sea. Res.*, 9 : 166-196.

GIESKES, W.W.C. et KRAAY, G.W., 1977. Continuous plankton records : changes in the plankton of the North Sea and its eutrophic Southern Bight from 1948 to 1975. *Netherlands Journal of Sea Research* 11, (3/4) : 334-364.

GLOOSCHNENKO, W.H., MOORE, J.E. MUNAWAR, M. et VOLLENWEIDER, P.A., 1974. Primary production in lakes Ontario and Erie : a comparative study. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 31 : 253-263.

GOCKE, K., 1977. Heterotrophic activity. In *Microbial ecology of a brackish water environment*. Ed. by G. RHEINHEIMER (*Springer-Verlag*) : 198-221.

GOLDMAN, J.C. et DENNETT, M.R., 1984. Effect of Photoinhibition during bottle incubations on the measurement of seasonal primary production in a shallow coastal water. *Mar. Ecol. Progr. ser.*, 15 : 169-180.

GORDON, D.C. Jr., 1970. Some studies on the distribution and composition of particulate organic carbon in the North Atlantic Ocean. *Deep Sea Research*. 17 : 233-243.

GOULDER, R., 1977. Attached and free bacteria in an estuary with abundant suspended solids. *J. Appl. Bacteriol.*, 43 : 399-405.

GRASSHOFF, K., 1964. Zur Bestimmung von Nitrate in Meer und Trinkwasser. *Kieler Meeresforsch.*, 20 : 5-11.

GRIFFITHS, R.P., HAYASAKA, S.S., Mc NAMARA, T.M., et MORITA, R.Y., 1978. Relative microbial activity and bacterial concentrations in water and sediment samples taken in the Beaufort Sea. *Can. J. Microbiol.* 24 : 1217-1226.

GRIFFITHS, R.P., Mc NAMARA, T.M., STEVEN, S.E. et MORITA, R.Y., 1981. Relative microbial activity and mineralization associated with water masses in the Lower Cook Inlet, Alaska. *Journal of the oceanographical Society of Japan*, 37 : 227-233.

GRIFFITHS, R.P., CALDWELL, B.A. et MORITA, R.Y., 1982. Seasonal changes in microbial heterotrophic activity in subarctic marine waters as related to phytoplankton primary productivity. *Mar. Biol.*, 71 : 121-127.

GROSSEL, H., 1986. Surveillance écologique et halieutique. Site de Gravelines. Novembre 1984-Octobre 1985 - *Contrat IFREMER. Rapport annuel* (Volume 1) : 55-99.

GUILLARD, R.R.L. et HELLEBUST, J.A., 1971. Growth and the production of extracellular substances by two strains of *Phaeocystis pouchetti*. *Journal of phycology*, 7 : 330-338.

HAGSTROM, A., LARSSON, U., HORSTEDT, P. et NORMARK, S., 1979. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments. *Appl. Environ. Microbiol.*, 37 : 805-812.

HAMILTON, R.D. et PRESLAN, J.E., 1970. Observations on heterotrophic activity in the eastern tropical Pacific. *Limnol. oceanogr.*, 15 : 395-401.

HANSON, R.B. et WIEBE, W.J., 1977. Heterotrophic activity associated with particulate size fractions in a *Spartina alterniflora* saltmarsh estuary, Sapelo Is. Georgia, USA and the continental shelf waters. *Mar. biol.*, 42 : 321-330.

HANSON, R.B. et SNYDER, J., 1979. Microheterotrophic activity in a salt-marsh estuary, Sapelo Island, Georgia. *Ecology*, 60 (1) : 99-107.

HANSON, R.B. et SNYDER, J., 1980. Glucose exchanges in a salt-marsh estuary : biological activity and chemical measurements. *Limnol. oceanogr.*, 25 : 633-642.

HANSON, R.B., LOWERY, H.K., SHAFER, D., SOROCCO, R. et POPE, D.H., 1983. Microbes in Antarctic waters of the Drake passage : vertical patterns of substrate uptake, productivity and biomass in January, 1980. *Polar biol.*, 2 : 179-188.

HARRIS, G.P., 1980. The measurement of photosynthesis in natural populations of phytoplankton. In Morris, I (ed.) *The physiological ecology of phytoplankton. University of California Press, Berkeley*, p. 129-187.

HARVEY, H.V., 1955. *The chemistry and fertility of seawater. Cambridge University Press, London, England.*

HECQ, J.H., 1982. Distribution et dynamique des communautés zooplanctoniques avec le cycle du carbone en baie sud de la Mer du Nord. *Thèse de Doctorat. Université de Liège*, 249 p.

HERBLAND, A., 1975. Utilisation par la flore hétérotrophe de la matière organique naturelle dans l'eau de mer. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 19 : 19-31.

HOBBIE, J.E. and others, 1972. A study of the distribution and activity of microorganisms in ocean water. *Limnol. oceanogr.*, 17 : 544-555.

HOBBIE, J.E. et RUBLEE, P., 1977. Radioisotope studies of heterotrophic bacteria in aquatic ecosystems. In J. CAIMS, Jr (ed.) *Aquatic microbial communities - Garland Publ. New York*. p. 441-476.

HOBBIE, J.E., DALEY, R.J. et JASPER, S., 1977. Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 33 : 1225-1228.

HOBSON, L.A., 1967. The seasonal and vertical distribution of suspended particulate matter in an area of the northeast Pacific Ocean. *Limnol. oceanogr.*, 12 : 642-649.

HOBSON, L.A. et HARTLEY, F.A., 1983. Ultraviolet irradiance and primary production in a Vancouver Island fjord, British Columbia, Canada. *J. Plankton Res.*, 5 : 325-331.

HODSON, R.E., MACCUBBIN, A.E. et POMEROY, L.R., 1981. Dissolved adenosine triphosphate utilization by free-living and attached bacterioplankton. *Mar. Biol.*, 64 : 43-51.

HOLLIGAN, P.M., VIOLLIER, M., DUPOUY, C. et BIKEN, J., 1983. Satellite studies on the distribution of chlorophyll and dinoflagellate blooms in the western English Channel. *Cont. Shelf Res.* (in Press).

HOLLIGAN, P.M., HARRIS, R.P., NEWELL, R.C., HARBOUR, D.S., HEAD, R.N., LINLEY, E.A.S., LUCAS, M.I., TRANTER, P.R.G. et WEEKLEY, C.M., 1984. Vertical distribution and partitioning of organic carbon in mixed, frontal and stratified waters of the English Channel. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 14 : 111-127.

HOLMES, R.W., WILLIAMS, P.M. et EPPLEY, R.W., 1967. Red water in La Jolla Bay. *Limnol. oceanogr.*, 12 : 503-512.

HOPPE, H.G., 1974. Untersuchungen zur analyse mariner bakterien populationen mit liver autoradiographischen methods. *Kieler Meeresforsch.*, 30 : 107-116.

ISHIDA, Y. et KADOTA, H., 1974. Ecological studies on bacteria in the sea and lake waters polluted with organic substances. I. Responses of bacteria to different concentrations of organic substances. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 40 : 999-1005.



ITURRIAGA, R., 1981. Phytoplankton photoassimilated extracellular products ; heterotrophic utilization in marine environments. *Kieler Meeresforsch. Sonderh.*, 5 : 318-324.

JACOBS, M.B. et EWING, M., 1969. Suspended particulate matter : concentration in the major oceans. *Science*, 163 : 380-383.

JACQUES G., 1970. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls sur mer (Golfe du Lion). IV. Biomasse et production 1965-1969. *Vie et Milieu B.*, 21 (1), 37-102.

JOINT, I.R. et POMROY, A.J., 1982. Aspects of microbial heterotrophic production in a highly turbid estuary. *J. exp. mar. biol. ecol.*, 58 : 33-46.

JOINT, I.R., 1984. The microbial ecology of the Bristol Channel. *Marine pollution bulletin* 15 (2) : 62-66.

JOIRIS, C., BILLEN, G., LANCELOT, C., DARO, M.H., MOMMAERTS, J.P., HECQ, J.H., BERTELS, A., BOSSICART, M. et NIJS, J., 1982. A budget of carbon cycling in the Belgian coastal zone. Relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production. *Neth. J. Sea Res.*, 16 : 260-275.

JOIRIS, C. et BERTELS, A., 1985. Incubation under fluctuating light conditions provides values much closer to real in situ primary production. *Bull. Mar. Sci.*, 37 (2) : 620-625.

JONES, J.G., 1974. Some observations on direct counts of freshwater bacteria obtained with a fluorescence microscope. *Limnol. oceanogr.*, 19 : 540-543.

JOHNSTON, R. et JONES, P.G.W., 1965. Inorganic nutrients in the North Sea. *Serial Atlas of the Marine Environment*. 11 ; American Geographical Society New-York.

KERR, R.A. et QUINN, J.G., 1975. Chemical studies on the dissolved organic matter in seawater. Isolation and fractionation. *Deep-Sea Research*. 22 : 107-116.

KONINGS, W.H. et VELDKAMP, M., 1980. Phenotypic responses to environmental change. In Contemporary microbial ecology. Ed. ELWOOD D.C., HEDGER J.N., LATHAM M.J., LYNCH J.M. et SLATER J.M., Academic Press, London, 161-192.

KOROLEFF, F., 1970. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *Cons. Int. Explor. mer, Informations on technics and methods for sea water analysis (an interlaboratory, report n° 3)*.

KRAMBECK, C., 1979. Applicability and limitations of the Michaelis-Menten equation in microbial ecology. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 12 : 64-76.

LAANBROEK, H.J., VERPLANKE, J.C., DE VISSCHER, P.R.M. et de VUYST, R., 1985. Distribution of phyto and bacterioplankton growth and biomass parameters, dissolved inorganic nutrients and free amino acids during a spring bloom in the Oosterschelde basin, The Netherlands. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 25 : 1-11.

LAMPERT, W., 1978. Release of dissolved carbon by grazing zooplankton. *Limnol. oceanogr.*, 23 : 831-834.

LANCELOT, C., 1979. Gross excretion rates of natural marine phytoplankton and heterotrophic uptake of excreted products in the southern North Sea, as determined by short-term kinetics. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 1 : 179-186.

LANCELOT, C., 1982. Etude écophysiological du phytoplancton de la zone côtière belge. *Ph D Thesis. Univ. Brussels*, 221 p.

LANCELOT, C., 1983. Factors affecting phytoplankton extracellular release in the southern bight of the North Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 12 : 115-121.

LANCELOT, C., 1984. Metabolic changes in *Phaeocystis pouchetti* (Hariot) Lagerheim during the spring bloom in Belgian coastal waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 18 : 593-600.

LANCELOT, C. et BILLEN G., 1984. Activity of heterotrophic bacteria and its coupling to primary production during the spring phytoplankton bloom in the southern bight of the North sea. *Limnol. oceanogr.*, 29 (4) : 721-730.

LANCELOT, C., 1984. Extracellular release of small and large molecules by phytoplankton in the southern bight of the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 18 : 65-77.

LANCELOT, C. et MATHOT S., 1985. Biochemical fractionation of primary production by phytoplankton in Belgian coastal waters during short and long-term incubations with ¹⁴C-bicarbonate I - Mixed diatom population. *Mar. Biol.*, 86 : 219-226.

LANCELOT, C., MATHOT S. et OWENS N.J.P., 1986. Modelling protein synthesis, a step to an accurate estimate of net primary production : *Phaeocystis pouchetti* colonies in Belgian coastal waters. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 32 : 193-202.

LARSSON, U. et HAGSTROM A., 1982. Fractionated phytoplankton primary production, exudate release, and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient. *Mar. Biol.*, 67 : 57-70.

LEE, A.J. et FOLKARD, A.R., 1969. Factors affecting turbidity in the southern North Sea. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 32 (3) : 291-302.

LINLEY, E.A., NEWELL, R.C. et LUCAS, M.I., 1983. Quantitative relationships between phytoplankton, bacteria and heterotrophic microflagellates in shelf waters. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 12 : 77-89.

LORENZEN, C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments : spectrophotometric equations. *Limnol. oceanogr.* 12 : 343-347.

LUCAS, M.I., NEWELL, R.C. et VELIMIROV, B., 1981. Heterotrophic utilization of mucilage released during fragmentation of kelp (*Ecklonia maxima* and *Laminaria pollida*) 2. Differential utilization of dissolved organic components from kelp mucilage. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 4 : 43-55.

MAESTRINI, S., KOSSUT, M.G. et REYNAUD, C. Note technique à propos de l'analyse de l'azote et du carbone particulaires par pyrolyse et chromatographie en phase gazeuse. Station Marine d'endoume. Marseille.

MALONE, T.C., 1976. Phytoplankton productivity in the apex of the New York Bight : Environmental regulation of productivity/chlorophyll *a*. In GROSS, M.C. (ed). The middle Atlantic shelf and New York bight. *Limnol. Oceanogr. special Symposia.*, 2 : 260-272.

MAILLARD-QUISTHOUDT, C., 1988. Production primaire phytoplanctonique dans le détroit du Pas-de-Calais : variations spatio-temporelles. *Communication au XIV^e colloque de l'U.O.F.*, Wimereux - 2 au 5 mars 1988.

MAILLARD-QUISTHOUDT, C. et JANQUIN, M.A., 1988. Mise en évidence d'une relation entre teneur en matière organique dissoute et abondance bactérienne, sur un site côtier en mer du Nord (Dunkerque) : résultats préliminaires. *Communication au XIV^e colloque de l'U.O.F.*, Wimereux - 2 au 5 mars 1988.

MARRA, J., 1978. Phytoplankton photosynthesis response to vertical movement in a mixed layer. *Mar. biol.*, 46 : 203-208.

MARSHALL, K.C., 1976. Interfaces in microbial ecology. *Harvard Univ. Press, Cambridge*, 156 pp.

MENZEL, D.W. et RYTHER, J.H., 1964. The composition of particulate organic matter in the western north Atlantic. *Limnol. oceanogr.* 9 : 179-186.

MENZEL, D.W. et VACCARO, R.F., 1967. The measurement of dissolved organic and particulate carbon in seawater. *Limnol. oceanogr.*, 9 : 138-142.

MENZEL, D.W., 1967. Particulate organic carbon in the deep sea research. *Deep-Sea research*, 14 : 229-238.

MENZEL, D.W., 1974. Primary productivity, dissolved and particulate organic matter, and the sites of oxidation of organic matter. In E.D. GOLBERG (Ed.), the sea, vol. 5 - Wiley - Interscience. Publ., John WILEY and Sons. pp. 659-678.

MEYER-REIL, L.A., BOLTER, M., DAWSON, R., LIEBEZEIT, G., SZWERINSKI, H. et WOLTER, K., 1980. Interrelationships between microbiological and chemical parameters of sandy beach sediments, a summer aspect. *Appl. Environ. Microbiol.*, 39 : 797-802.

MEYER-REIL, L.A., 1984. Bacterial biomass and heterotrophic activity in sediments and overlying waters. *In* Heterotrophic activity in the sea. Ed. by HOBBIÉ J.E. and WILLIAMS P.J. le B. (*Nato conference series - series IV, Marine Science, vol. 15*), pp. 523-546.

MINAS, H.J., 1968. Recherches sur la production organique primaire dans le bassin méditerranéen nord-occidental. Rapports avec les phénomènes hydrologiques. *Thèse Doct. Aix-Marseille* : 228 p. MOMMAERTS,

J.P., BAYENS, W. et DECADT, C., 1979. Synthesis of recherche on nutrients in the Southern bight the north sea. *I.C.E.S. Report, CM 1979/E, 60, 24 p.*

MORITA, R.Y., 1984. Substrate capture by marine heterotrophic bacteria in low nutrient waters. *In* Heterotrophic activity in the sea. Ed. by HOBBIÉ, J.E. and WILLIAMS P.J. le B. (*Nato conference series - series IV, Marine Science, vol. 15*), pp. 83-100.

MORRIS, A.W. et FOSTER, P., 1971. The seasonal variation of dissolved organic carbon in the inshore waters of Menai strait in relation to primary production. *Ibid.* 16 : 987-989.

MULLIN et RILEY, 1955. *In* : Le CORRE et TREGUER : Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer. Univ. de Bretagne occidentale.

MURPHY, J. et RILEY, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of Phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* 27 : 31-36.

NEWELL, R.C., LUCAS, M.I. et LINLEY, E.A., 1981. Rate of degradation and efficiency of conversion of phytoplankton debris by marine micro-organisms. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 6 : 123-136.

NEWELL, R.C., LINLEY, E.A. et LUCAS, M.I., 1983. Bacterial production and carbon conversion based on saltmarsh plant debris. *Estuarine, Coastal Shelf Science*, 17 : 405-420.

NIHOUL, J.C.J., 1985. Modelisation des processus physiques, chimiques et biologiques dans un estuaire : exemple de l'estuaire et de la plume de l'Escaut. *Naturaliste Can. (Rev. Ecol. Syst.)*, 112 : 15-29.

NISHINO SHIRLEY F., 1986. Direct acridine orange counting for bacteria preserved with acidified lugol. iodine. *Appl. Environ. Microbiol.*, 52 (3) : 602-604.

OVERBECK, J., 1975. Distribution pattern of uptake kinetic responses in a stratified eutrophic lake (Plußsee ecosystem study IV). *Verh. intern. Vereim. Limnol.*, 19 : 2600-2615.

PARSONS, T.R. et STRICKLAND, J.D.H., 1962. Oceanic detritus. *Science*, 136 : 313-314.

PARSONS, T.R., LE BRASSEUR R.J. et BARRACLOUGH, W.E., 1970. Levels of production in the pelagic environment of the Strait of Georgia, British Columbia : A Review. *J. Fish. Res. Bd. Canada.*, 27 : 1251-1264.

PENNOCK, J.R., 1985. Chlorophyll distributions in the Delaware Estuary : regulation by light-limitation. *Estuar., coast. Shelf. Sci.*, 21 : 711-725.

PENNOCK, J.R. et SHARP, J.H., 1986. Phytoplankton production in the Delaware Estuary : temporal and spatial variability. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 34 : 143-155.

PICHOT, G., 1980. Simulation du cycle de l'azote à travers l'écosystème pélagique de la Baie Sud de la Mer du Nord. *Thèse de Doctorat. Université de Liège.*

PINGREE, R.D., PENNYWICK, L. et BATTIN, G.A.W., 1975. A time-varying temperature model of mixing in the English Channel. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 55 : 975-992.

POMEROY, L.R., 1984. Microbial processes in the sea : diversity in nature and science. In *Heterotrophic activity in the sea*. Ed. by J.E. Hobbie and P.J. le B Williams. (*Nato conference series - series IV, Marine Sciences*), pp. 1-24.

POULICEK, M., 1987. Activités enzymatiques des microorganismes intervenant dans la biodégradation des formations squelettiques des sédiments marins. *Communication aux rencontres internationales de biochimie. Les journées du GABIM. Liège - 22.23.24 octobre 1987. Belgique.*

PRYGIEL, J., 1987. Etude du peuplement à *Ophelia borealis* et de l'annélide *Nephtys cirrosa* (Ehlers, 1868) en Manche orientale et en Mer du Nord occidentale. *Thèse de troisième cycle. USTL-SMW 128 p.*

PRYGIEL, J., DAVOULT, D., DEWARUMEZ, J.M., GLACON, R. et RICHARD, A., 1988. Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 306, Série III, 5-10.

QUISTHOUDT, C., 1983. Hydrologie du détroit du Pas-de-Calais : Carbone - Azote - Chlorophylle. *Diplôme d'Etudes Approfondies. USTL-SMW, 38 p.*

QUISTHOUDT, C., BENTLEY, D., BRYLINSKI, J.M., 1986. Discontinuité hydrologique dans le détroit du Pas-de-Calais. *Communication au XII Colloque de l'U.O.F. Caen. 20 et 21 février 1986.*

QUISTHOUDT, C., BENTLEY, D., BRYLINSKI, J.M., 1987. Discontinuité hydrobiologique dans le détroit du Pas-de-Calais. *Journal of Plankton Research* 9 (5) : 995-1002.

QUISTHOUDT, C., 1987. Production primaire phytoplanctonique dans le détroit du Pas-de-Calais (France) : Variations spatiales et annuelles au large du Cap Gris-Nez. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 304, série III (n° 10) : 245-250.

QUISTHOUDT, C., 1987. Impact de l'environnement sur les communautés benthiques littorales (sables à *Ophelia*). Hydrologie. *Rapport IFREMER/REGION/ Rendu du rapport final le 1.02.87.*

RAMSAY, A.J., 1978. Direct counts of bacteria by a modified acridine orange method in relation to their heterotrophic activity. *N.Z.J. Mar. Freshwat. Res.*, 12 (3) : 265-269.

RICHARDS, F.A., THOMPSON, T.G., 1952. The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II. A Spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. *J. Mar. Res.*, 11 : 156-172.

RICHARDSON, K., BEARSALL, J., RAVEN, J.A., 1983. Adaptation of unicellular algae to irradiance : an analysis of strategies. *New phytol.* 93 : 157-191.

RILEY, J.P. et CHESTER, R., 1971. Introduction of marine chemistry. *Academic Press*.

ROWE, G.T. et GARDNER, W.D., 1979. Sedimentation rates in the slope water of the northwest Atlantic Ocean measured directly with sediment traps. *Journal of Marine Research*, 37 (3) : 581-600.

RUBLEE, P., 1982. Bacteria and microbial distribution in estuarine sediments. In *Estuarine comparisons*, ed. by V. KENNEDY, *Academic Press, New York*, pp. 159-182.

SEGEBARTH-ORBAN, R., 1975. Quelques données sur les variations saisonnières du plancton et sur les caractéristiques hydrologiques en Mer du Nord, au large d'Ostende et de Nieuport. Période 1969-1971. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique.*, t. 105 (fasc. 1-2) : 193-227.

SEWELL, L.M., BITTON, G. et BAYS, J.S., 1981. Evaluation of membrane adsorption-epifluorescence microscopy for the enumeration of bacteria in coastal surface films. *Microb. Ecol.*, 7 : 365-369.

SHANKS, A.L. et TRENT, J.D., 1979. Marine snow : microscale nutrient patches. *Limnol. oceanogr.*, 24 : 850-854.

SHARP, J.H., 1973. Total organic carbon in seawater. Comparaison of measurements using persulfate oxidation and high temperature combustion. *Mar. chem.*, 1 : 211-229.

SHARP, J.H., 1984. Inputs into microbial food chains. In *Heterotrophic activity in the sea*. Ed. by J.E. HOBBIÉ and P.J. le B. WILLIAMS. (*Nato conference series - series IV : Marine Sciences*), pp. 101-120.

SHERMAN, K., COHEN, E., SISSEWINE, M., GROSSLEIN, M., LANGTON, R. et GREEN, J., 1978. Food requirements of fish stocks of the Gulf of Maine, Georges Bank, and adjacent waters. *ICES, C.M., 1978/GEN* : 8 (symp.).

SIBERT, J. et BROWN, T.J., 1975. Characteristics and potential significance of heterotrophic activity in a polluted fjord estuary. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 19 : 97-104.

SIERACKI, M.E. et SIEBURTH, J.McN, 1985. Factors controlling the periodic fluctuation in total planktonic bacterial populations in the upper ocean : comparison of nutrient, sunlight and predation effects. *Marine Microbiol. Food webs*, 1 : 35-50.

SILVER, M.W., SHANKS, A.L. et TRENT, J.D., 1978. Marine snow : microplankton habitat and source of small scale patchiness in pelagic populations. *Science*, 201 : 371-373.

SILVER, M.V., et ALLDREDGE, A.L., 1981. Bathypelagic marine snow : Deep sea algal and detrital community. *J. Mar. Res.*, 39 : 501-530.

SMETACEK, V., VON BROCKEL, K., ZEITZSCHEL, B., et ZENK, W., 1978. Sedimentation of particulate matter during a phytoplankton spring bloom in relation to the hydrological regime. *Mar. biol.*, 47 : 211-226.

SMETACEK, V. et HENDRIKSON, P., 1979. Composition of particulate organic matter in kiel bight in relation to phytoplankton succession. *Oceanologica acta*. 2 (3) : 287-298.

SOURNIA, A., 1967. Rythme nycthéral du rapport "Intensité photosynthétique/Chlorophylle" dans le plancton marin. *C. R. Acad. Sc. Paris*, Tome 265, série D, n° 14 : 1000-1003.

SOURNIA, A., BIRRIEN, J.L., DOUVILLE, J.L., KLEIN, B. et VIOLLIER M., 1987. A daily study of the diatom spring bloom at Roscoff (France) in 1985. I. The spring bloom within the annual cycle. *Estuarine, Coastal Shelf Science*, 25 (3) : 355-368.

STADELMANN, P., MOORE, J.E. et PICKETT, E., 1974. Primary production in relation to temperature structure. Biomass concentration and light conditions at an inshore and offshore station in lake Ontario. *J. Fish. Res. Board of Canada*, 3 (7) : 1215-1232.

STEEMAN NIELSEN, E., 1952. The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 18 : 117-140.

STRICKLAND, J.D. et PARSONS, J.R., 1968. A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 167 : 1-311.

TAYLOR, B.R. et ROFF, J.C., 1984. Use of A.T.P. and carbon : nitrogen ratio as indicators of food quality of stream detritus. *Freshwater biology*, 14 : 195-201.

THOMPSON, B. et HAMILTON, R.D., 1974. Some problems with heterotrophic-uptake methodology. In COLWELL R.R. et MORITA R.Y. (ed.). Effect of the ocean environment on microbial activities. *University Park Press, Baltimore*, pp. 567-575.

TRAVERS, M., 1975. Le microplancton du Golfe de Marseille : pigments phytoplantoniques, estimations de production. *Tethys*, 7 (2 - 3) : 137-168.

TREGUER, P. et LE CORRE, P., 1974. Travaux pratiques de chimie, certificat d'océanographie générale. Univ. de Bretagne occidentale.

VACCARO, R.F. et JANNASH, H.W., 1966. Studies on heterotrophic activity in seawater based on glucose assimilation. *Limnol. oceanogr.*, 11 : 596-607.

VACCARO, R.F. et JANNASH, H.W., 1967. Variations in uptake kinetics for glucose by natural populations in seawater. *Limnol. oceanogr.*, 12 : 540-542.

VACCARO, R.F., 1969. The response of natural microbial populations in seawater to organic enrichment. *Limnol. oceanogr.*, 14 : 726-735.

VINOGRADOV, 1935. *In the Oceans*. FLEMING - JOHNSON - SVERDRUP (Ed. Prentice Hall, 1970 - 235).

VIOLLIER, M., BENTLEY, D. et RICHARD, A., 1981. Etude par télédétection des eaux du littoral Nord - Pas-de-Calais. *Contrat CNEXO 80/6259*, rapport final, 35 p.

WAFAR, M. et LE CORRE, P., 1981. Evolution saisonnière de la matière organique dissoute dans les eaux côtières de la Manche occidentale (Baie de Morlaix). Evolution simultanée du carbone, de l'azote et du phosphore organique dissous. *Indices biochimiques et milieux marins. Journées du GABIM, Brest, 18-20 nov., 1981. Publi-CNEXO (actes colloq.)*, n° 14, 1982, p. 47-66.

WANGERSKY, P.J. et GORDON, D.C., 1965. Particulate carbonate, organic carbon and Mn^{2+} in the open ocean. *Limnol. oceanogr.*, 10 : 544-550.

WANGERSKY, P.J., 1976. Particulate organic carbon in the Atlantic and Pacific Oceans. *Deep-Sea Research*, 23 : 457-465.

WANGERSKY, P.J., 1981. The determination of dissolved organic carbon in seawater. *Trends Anal. chem.*, 1 : 28-30.

WATSON, A.J. et WHITFIELD, 1985. Composition of particles in the global ocean. *Deep Sea Research*, 32 (9) : 1023-1039.

WIEBE, W.J. et POMEROY, C.R., 1972. Microorganisms and their association with aggregates and detritus in the sea. A microscopic study. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 29 (suppl.) : 325-352.

WIESE, W. et RHEINHEIMER, G., 1978. Scanning electron microscopy and epifluorescence investigation of bacterial colonization of marine sand sediments. *Microb. Ecol.*, 4 : 175-188.

WILLIAMS, P.J. et ASKEW, C., 1968. A method of measuring the mineralization by microorganisms of organic compounds in sea water. *Deep-Sea Res.*, 15 : 365-375.

WILLIAMS, P.J. le B., 1970. Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 50 : 859-870

WILLIAMS, P.J. le B., 1975. Biological and chemical aspects of dissolved organic material in sea water, pp. 301-364. *In* : J.P. RILEY and G. SKIRROW (eds), *Chemical oceanography*, vol. 2. Academic Press.

WILLIAMS, P.M., OESCHGER, H. et KINNY, P., 1969. Natural radiocarbon activity of dissolved organic carbon in the northeast Pacific Ocean. *Nature*, 224 : 256-258.

WILLIAMS, P.M. et GORDON, L.I., 1970. Carbon-13 : carbon-12 ratios in dissolved and particulate organic matter in the sea. *Deep. Sea. Res.*, 17 : 19-28.

WITTEKIND, D., 1972. Fluorescence properties of the monoaminoacridines and some 2 - aminoacridine derivatives. *In* Fluorescence techniques in cell biology. Ed. by THAER, A.A. and SERNETZ, M., *Springer*, 95-105.

WOELLER, F.M., 1961. Liquid scintillation counting of $^{14}\text{CO}_2$ with phenethylamine. *Anal. Bioch.*, 2 : 508-511.

WOOD, E.D., ARMSTRONG, F.A.J. et RICHARDS, F.A., 1967. Determination of nitrate in sea water by cadmium-copper reduction to nitrite. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 47 : 23-31.

WOOD, L. W. et CHUA, K.E., 1973. Glucose flux at the sediment water interface of Toronto harbour, Lake Ontario, with reference to pollution stress. *Can. J. Microbiol.*, 19 : 413-420.

WRIGHT, R.T. et HOBBIE, J.E., 1965. The uptake of organic solutes in lake water. *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 22-28.

WRIGHT, R.T. et HOBBIE, J.E., 1966. Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. *Ecology* 47 (3) : 447-464.

WRIGHT, R.T., 1984. Dynamics of pools of dissolved organic carbon. *In* Heterotrophic activity in the sea ed. by J.E. HOBBIE and P.J. le B. WILLIAMS. (*Nato conference series - series IV : Marine Sciences*), pp. 121-154.

WRIGHT, R.T. et COFFIN, R.B., 1984. Measuring microzooplankton grazing on planktonic marine bacteria by its impact on bacterial production. *Microb. Ecol.*, 10 : 137-149.

YAMAMOTO, N. et LOPEZ, G., 1985. Bacterial abundance in relation to surface area and organic content of marine sediments. *J. exp. mar. biol. Ecol.*, 90 : 209-220.

YANABE, S., 1973. Binding of acridine orange with DNA. *Arch. Biochem. Biophys.*, 154 : 19-27.

ZOBELL, C.E., 1953. The occurrence of bacteria in the deep sea and their significance for animal life. *XIV Intern. Zool. Congr. Copenhagen, 1953. IUBS Deep Sea Colloquium.*

