

N° d'ordre : 1049

50376  
1993  
16

50376  
1993  
16

UNIVERSITE DES SCIENCES ET  
DE TECHNOLOGIE DE LILLE

STATION MARINE DE WIMEREUX

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



L'OPHIURE *OPHIOTHRIX FRAGILIS* (ABILDGAARD) :  
BIOLOGIE, ETHOLOGIE ALIMENTAIRE ET ROLE  
MOLYSMOLOGIQUE DANS LE DETROIT  
DU PAS-DE-CALAIS (FRANCE)

Françoise GOUNIN

Thèse soutenue le 25 janvier 1993 devant le jury composé de :

Président	S. FRONTIER
Rapporteurs	A. GUILLE M. JANGOUX
Examineurs	A. RICHARD, Directeur de Thèse A. DHAINAUT M. WARTEL



## AVANT-PROPOS

Avant de présenter ce travail, je tiens à remercier, en premier lieu, les personnes qui ont accepté de le juger :

- Monsieur le Professeur S. FRONTIER de l'Université de Lille I, Directeur de la Station Marine de Wimereux, qui a accepté de présider ce jury de thèse.

- Monsieur le Professeur M. JANGOUX de l'Université Libre de Bruxelles qui s'intéresse à la biologie et la physiologie des échinodermes et a manifesté son intérêt pour ce travail.

- Monsieur le Professeur A. GUILLE de l'Université de Paris VI qui a plus particulièrement travaillé sur la biologie et l'écologie des ophiures et a accepté, malgré un emploi du temps chargé, d'être rapporteur de cette thèse.

- Monsieur le Professeur A. RICHARD de l'Université de Lille I qui a bien voulu diriger mon travail tout au long de ces années d'étude. Je le remercie également pour l'organisation et sa participation aux plongées sous-marines réalisées dans le cadre de ces recherches.

- Monsieur le Professeur A. DHAINGAUT de l'Université de Lille I qui a bien voulu juger ce travail.

- Monsieur le Professeur M. WARTEL de l'Université de Lille I, chimiste, qui a bien voulu participer à ce jury.

Je tiens également à remercier et à exprimer toute ma reconnaissance à Dominique DAVOULT, Maître de Conférences, qui est à l'origine d'une partie de ces recherches et qui, par ses nombreux conseils et suggestions ainsi que son aide au cours des plongées m'a permis de mener à terme ce travail.

J'adresse aussi tous mes remerciements à toutes celles et ceux qui m'ont aidé à divers titres à la réalisation de ce travail :

- Madame C. CHASSARD-BOUCHAUD, Maître de Conférences à Paris VI qui m'a mise en contact avec S. FRONTIER et grâce à qui j'ai pu débiter cette étude.

- Madame M.A. JANQUIN qui, par ses conseils techniques, son aide sans oublier son soutien moral, a beaucoup contribué à la réalisation de ce travail.

- Madame N. DEGROS pour son aide technique pour les microanalyses.

- Monsieur D. MENU qui a réalisé avec talent et dévouement l'iconographie de cet ouvrage.

- L'ensemble des plongeurs de la Station : Dominique, Ingrid, Alain, Marie-Andrée ainsi que l'équipage du SEPIA II.

*Je ne saurais oublier Madame M. PANNIER qui avait commencé à dactylographier ce travail avec la patience et la gentillesse dont elle a toujours fait preuve. Merci à Emmanuelle GOSSET qui a été très dévouée pour continuer et achever la frappe de ce manuscrit.*

*Un grand merci également à l'ensemble des chercheurs et techniciens de la Station ainsi qu'aux collègues et amis : Sabine, Anne, Aline, Christophe et Christophe.*

*Pendant ces années d'étude, j'ai bénéficié d'une bourse de docteur ingénieur (BDI) cofinancée par le CNRS et la Région Nord/Pas-de-Calais que je tiens à remercier (décision n° SP-CH 89/139 du 01/09/89 au 31/08/92).*

*Enfin, je dédie ce travail à mes parents et à mes amis.*

## SOMMAIRE

Avant propos	
Sommaire.....	1
Résumé-Abstract.....	5
Liste des figures.....	6
Liste des tableaux.....	10
Liste des planches.....	12
Liste des abréviations.....	13
<b>CHAPITRE I : INTRODUCTION GENERALE : <i>OPHIOTHRIX FRAGILIS</i> ET SON BIOTOPE.....</b>	<b>14</b>
1. <u>Introduction</u> .....	14
2. <u>Biologie de l'ophiure</u> .....	15
2.1. Présentation de l'espèce.....	15
2.2. Anatomie interne.....	18
2.3. Comportement alimentaire.....	20
3. <u>Présentation de la zone d'étude</u> .....	24
3.1. Géographie.....	24
3.2. Hydrographie.....	25
3.2.1. Les marées.....	25
3.2.2. Les courants de marée.....	25
3.3. Caractéristiques hydrologiques du site étudié.....	27
3.3.1. Evolution des paramètres physicochimiques et biologiques dans la colonne d'eau.....	27
3.3.2. Etat de la pollution métallique sur le littoral Nord/Pas-de-Calais .....	27
3.4. Bathymétrie et nature des fonds.....	31
4. <u>Caractéristiques des bancs d'ophiures du Cap Gris-Nez</u> .....	31
5. <u>Répartition des communautés benthiques dans la région</u> .....	34
<b>CHAPITRE II : MATERIELS ET METHODES.....</b>	<b>35</b>
1. <u>Opérations à la mer</u> .....	35
1.1. Prélèvement des ophiures.....	35
1.2. Mesure des caractéristiques hydrologiques et courantologiques à l'interface eau-ophiures. Observations par caméra vidéo sous-marine.....	35
1.3. Opérations réalisées en plongée autonome.....	37
1.4. Expériences concernant l'excrétion de l'ophiure.....	39
1.5. Relevé de température.....	40
1.6. Prélèvement du plancton.....	40
2. <u>Nutrition expérimentale</u> .....	40
2.1. Culture de la diatomée <i>Skeletonema costatum</i> .....	40
2.2. Mesure de l'activité suspensivore des ophiures.....	43
2.3. Intégration par l'ophiure de diatomées marquées au <sup>14</sup> C.....	43
3. <u>Analyses physicochimiques</u> .....	44
3.1. Matières en suspension (M.E.S.).....	45
3.2. Salinité.....	45
3.3. Pigments chlorophylliens.....	45
3.4. Azote ammoniacal.....	45
4. <u>Mesures effectuées sur <i>Ophiothrix fragilis</i></u> .....	46
4.1. Détermination du sex-ratio.....	46
4.2. Détermination des stades gonadiques, du rapport gonado-somatique et de l'indice de maturité de la population.....	46

4.3. Suivi ovocytaire et analyse des acides aminés contenus dans les ovocytes..	48
4.4. Prélèvement des contenus stomacaux.....	48
5. <u>Techniques de microscopie</u> .....	49
5.1. Microscopie photonique.....	49
5.2. Microscopie électronique.....	49
5.2.1. Microscopie électronique à transmission (M.E.T.).....	50
5.2.2. Microscopie électronique à balayage (M.E.B.).....	50
6. <u>Techniques de microanalyse</u> .....	51
6.1. Dosage de la fraction organique particulaire.....	51
6.1.1. Principe.....	51
6.1.2. Préparation du matériel et analyse.....	51
6.2. Dosage des métaux.....	52
6.2.1. Analyse par spectrophotométrie d'absorption atomique en flamme..	52
6.2.1.1. Principe.....	52
6.2.1.2. Préparation du matériel et analyse.....	52
6.2.2. Analyse par spectrophotométrie d'absorption atomique équipé d'un four graphite.....	55
6.2.3. Analyse par émission ionique secondaire.....	55
6.2.3.1. Principe.....	55
6.2.3.2. Préparation du matériel et analyse.....	56
7. <u>Autres analyses effectuées</u> .....	56
7.1. Analyse en composantes principales (ACP).....	56
7.2. Analyse granulométrique.....	57
7.3. Transparisation de membranes filtrantes.....	57

### CHAPITRE III : BIOLOGIE ET ETHOLOGIE DE L'OPHIURE *OPHIOTHRIX FRAGILIS*.....

	59
1. <u>Maintenance des ophiures en aquarium</u> .....	59
2. <u>Comportement alimentaire</u> .....	60
2.1. Attitude suspensivore.....	60
2.2. Mécanisme de capture des particules.....	62
2.3. Autres techniques employées pour la nutrition.....	63
3. <u>Observations des contenus stomacaux</u> .....	64
3.1. Observation des contenus stomacaux sous binoculaire.....	64
3.2. Observation des contenus stomacaux sous microscope.....	64
4. <u>Structure et ultrastructure du tractus digestif</u> .....	65
4.1. Anatomie externe.....	65
4.2. Anatomie interne.....	67
4.2.1. Epithélium digestif.....	68
4.2.1.1. Cellule principale.....	68
4.2.1.2. Mucocyte.....	72
4.2.1.3. Cellule granulaire.....	73
4.2.1.4. Cellule vacuolaire.....	73
4.2.2. Tissus périphériques.....	74
4.2.2.1. Couche intermédiaire.....	74
4.2.2.2. Tissu musculaire.....	75
4.2.2.3. Epiphélium cœlomique.....	75
5. <u>Reproduction</u> .....	76
5.1. Description des gonades.....	76
5.2. Evolution du sex-ratio.....	77
5.3. Gamétogenèse.....	77
5.4. Evolution temporelle du cycle gonadique.....	83
5.4.1. Taille minimale des ophiures pouvant produire des gamètes.....	83
5.4.2. Evolution de l'indice de maturité des mâles et des femelles.....	83
5.4.3. Relations entre reproduction et dynamique de l'espèce.....	87
5.5. Influence des facteurs externes sur la gamétogenèse.....	93

5.6. Libération des gamètes et fécondation.....	93
5.7. Vie pélagique des larves.....	94
5.8. Première phase de vie benthique.....	95
6. <u>Premiers essais concernant le suivi d'une alimentation chez l'ophiure après contamination expérimentale.</u> .....	97
6.1. Choix du traceur.....	98
6.2. Transfert des métabolites au niveau tissulaire.....	99
6.3. Transfert des métabolites au niveau cellulaire.....	101
6.4. Bilan.....	102
7. <u>Discussion.</u> .....	103
<b>CHAPITRE IV : RELATIONS POPULATION - ENVIRONNEMENT.....</b>	<b>111</b>
<b>-A- OBJECTIFS DE L'ETUDE.....</b>	<b>111</b>
<b>-B- FACTEURS HYDROBIOLOGIQUES DETERMINANT LA REPARTITION DES BANCS D'OPHIURES.....</b>	<b>113</b>
1. <u>Dates et localisation des prélèvements côte-large.</u> .....	113
2. <u>Résultats.</u> .....	115
2.1. Evolution des paramètres hydrologiques au printemps.....	115
2.2. Evolution des paramètres hydrologiques en fin d'été.....	119
2.3. Variations de la "qualité" des particules le long du transect côte-large.....	119
3. <u>Relations entre paramètres hydrologiques et météorologiques.</u> .....	121
4. <u>Conclusion.</u> .....	122
<b>-C- CARACTERISTIQUES DES ELEMENTS NUTRITIFS POTENTIELLEMENT ASSIMILABLES PAR L'OPHIURE EN RELATION AVEC LE CYCLE MAREGRAPHIQUE .....</b>	<b>123</b>
1. <u>Données recueillies au cours des campagnes en point fixe.</u> .....	123
1.1. Point fixe du 18.05.89.....	123
1.1.1. Evolution des paramètres hydrologiques.....	123
1.1.2. Relations entre paramètres hydrologiques et météorologiques.....	125
1.1.3. Activité suspensivore des ophiures.....	127
1.2. Point fixe du 25.05.89.....	129
1.2.1. Evolution des paramètres hydrologiques.....	129
1.2.2. Relations entre paramètres hydrologiques et météorologiques.....	130
1.2.3. Activité suspensivore des ophiures.....	131
1.3. Point fixe du 15.06.89.....	133
1.3.1. Evolution des paramètres hydrologiques.....	133
1.3.2. Relations entre paramètres hydrologiques et météorologiques.....	134
1.3.3. Activité suspensivore des ophiures.....	134
1.4. Point fixe du 27.09.90.....	134
1.4.1. Evolution des paramètres hydrologiques.....	134
1.4.2. Relations entre paramètres hydrologiques et météorologiques.....	136
1.4.3. Activité suspensivore des ophiures.....	136
1.5. Point fixe du 10.04.91.....	136
1.5.1. Evolution des paramètres hydrologiques.....	136
1.5.2. Relations entre paramètres hydrologiques et météorologiques.....	138
1.5.3. Activité suspensivore des ophiures.....	138
2. <u>Analyses en composantes principales (ACP) réalisées sur les paramètres étudiés au cours des campagnes en point fixe.</u> .....	138
2.1. ACP réalisée sur les résultats de la campagne du 18.05.89.....	138
2.2. ACP réalisée sur les résultats de la campagne du 25.05.89.....	141
2.3. ACP réalisée sur les résultats de la campagne du 15.06.89.....	143
2.4. ACP réalisée sur les résultats de la campagne du 27.09.90.....	145
2.5. Bilan des ACP.....	145

3. <u>Relations entre la nutrition de l'ophiure et le flux incident de substances nutritives</u> .....	147
3.1. Relevés <i>in situ</i> .....	147
3.2. Expériences complémentaires réalisées en laboratoire.....	148
3.2.1. Mise en route des expériences ; observation du comportement des ophiures.....	148
3.2.2. Expériences réalisées avec une concentration initiale en phytoplancton élevée.....	149
3.2.3. Expérience réalisée avec une concentration initiale en phytoplancton faible.....	151
3.2.4. Expérience témoin.....	152
3.2.5. Conclusion.....	153
<b>-D- ANALYSES DU MATERIEL CONTENU CHEZ L'OPHIURE</b> .....	155
1. <u>Evolution et analyse des contenus stomacaux sur un cycle de marée</u> .....	155
2. <u>Détermination des métaux contenus chez l'ophiure</u> .....	157
2.1. Teneurs métalliques relevées chez les adultes. Relations avec l'environnement.....	157
2.2. Comparaison des teneurs métalliques entre la jeune ophiure et l'adulte.....	159
2.3. Sites d'accumulation des contaminants métalliques.....	161
2.3.1. Teneur en métaux dans le tissu digestif.....	163
2.3.2. Rôle du squelette calcaire dans la bioaccumulation métallique.....	165
<b>-E- APPORTS BENTHIQUES ENGENDRES PAR L'ACTIVITE TROPHIQUE DES OPHIURES</b> .....	167
1. <u>Excrétion de l'ophiure</u> .....	167
1.1. Rejets solides : aspects quantitatif et qualitatif.....	167
1.2. Rejets dissous ammoniacés.....	170
1.2.1. Variations du taux d'excrétion sur un cycle de marée.....	170
1.2.2. Variations du taux d'excrétion en relation avec la saison.....	171
1.2.3. Expériences complémentaires effectuées en laboratoire.....	174
2. <u>Influence de l'activité suspensivore des ophiures sur la décantation des particules en transit dans l'eau</u> .....	177
<b>-F- DISCUSSION</b> .....	181
<b>CHAPITRE V : CONCLUSION</b> .....	194
Bibliographie.....	198
Annexes.....	208

**L'OPHIURE *OPHIOTHRIX FRAGILIS* (ABILDGAARD) : BIOLOGIE,  
ETHOLOGIE ALIMENTAIRE ET ROLE MOLYSMOLOGIQUE DANS  
LE DETROIT DU PAS-DE-CALAIS (FRANCE)**

**RESUME** - Ce travail concerne le rôle d'un banc dense d'organismes suspensivores (*Ophiothrix fragilis*) dans les échanges à l'interface eau-sédiment au large du Cap Gris-Nez.

Le premier volet de cette étude est axé sur la connaissance du cycle biologique de l'espèce. Le tractus digestif comprend des zones spécialisées dans la digestion. Lipides et glycogène sont les deux formes de réserves emmagasinées dans les cellules de stockage. La maturation gonadique s'effectue au printemps pour la majeure partie des individus. Elle est favorisée par une disponibilité élevée de nourriture ("bloom" phytoplanctonique) et par un transfert rapide des réserves glycogéniques de l'estomac vers les gonades. L'émission des gamètes est estivale.

Le banc dense d'ophiures est localisé à l'interface des eaux côtières turbides et des eaux du large plus pauvres en substances nutritives. L'activité trophique suspensivore d'*Ophiothrix fragilis* est très dépendante des conditions courantologiques. Les facteurs de concentration des métaux Fe, Mn, Pb et Cu dans l'ophiure sont inférieurs à 1. Les apports benthiques sont considérables : excrétion particulaire = 31 g poids sec m<sup>-2</sup> jour<sup>-1</sup>; excrétion d'ammoniac dissous = 41 mg N m<sup>-2</sup> jour<sup>-1</sup>. Malgré une redistribution partielle des éléments solides vers la masse d'eau due à un hydrodynamisme régional marqué, la présence de ce banc dense de filtreurs reste un facteur important de l'enrichissement des fonds dans le détroit du Pas-de-Calais.

**Mots-clés** : Pas-de-Calais, *Ophiothrix fragilis*, cycle reproducteur, tissu digestif, microscopie électronique, activité trophique suspensivore, métaux lourds, produits excrétés.

**THE OPHIURID *OPHIOTHRIX FRAGILIS* (ABILDGAARD) :  
BIOLOGY, ALIMENTARY ETHOLOGY AND MOLYSMOLOGYC  
IMPACT IN THE DOVER STRAIT (FRANCE)**

**ABSTRACT** - The aim of this work is to study the impact of a dense suspension feeders bed (*Ophiothrix fragilis*) in the exchanges across the water-sediment interface off Cap Gris-Nez.

Biological cycle of the species is first examined. The digestive tract reflects regional specializations for digestion. Lipids and glycogen are both reserve substances carried in the storage cells. Gonad production occurs in spring for most of the ophiurids, in relation with higher availability of food (phytoplanktonic bloom). Glycogen reserves are used for maturation of the gonads. The spawning period occurs in summer.

The dense ophiurids bed is located at the interface of turbid coastal waters and open sea waters rather poor with nutrients. Suspension feeding activity of *Ophiothrix fragilis* is governed by the strength of tidal currents. Factors of concentration for Fe, Mn, Pb and Cu in ophiurids are less than 1. Benthic deposits are quite considerable : particulate excretion = 31 g m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup> dry weight ; ammonium excretion = 41 mg N m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>. Strong tidal currents induce the removal of a part of particulate matter from the sediment to the water mass ; nevertheless, the dense ophiurids bed plays an important part in the enrichment of the bottom in the Dover Strait.

**Key-words** : Dover-Strait, *Ophiothrix fragilis*, reproductive cycle, digestive tract, electron microscopy, suspension feeding, heavy metals, excretory products.

## LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : *Ophiothrix fragilis* var. *pentaphyllum* en aquarium (cliché A. RICHARD)
- Figure 2 : a : coupe transversale d'un disque d'ophiure passant par un interradius à gauche et par un radius à droite (d'après HYMAN, 1955) ; b : coupe transversale d'un bras d'*Ophiothrix fragilis* (d'après GRASSE, 1948)
- Figure 3 : Vue orale schématique d'un disque d'*Ophiothrix fragilis*
- Figure 4 : a : coupe transversale d'un bras d'*Ophiothrix fragilis* indiquant la position des deux rangées de podia dans des conditions de courant unidirectionnel ; b : même coupe indiquant l'orientation alternée des podia dans chacune des deux rangées dans des conditions de courant variable (d'après WARNER & WOODLEY, 1975)
- Figure 5 : Progression du bol alimentaire chez *Ophiothrix fragilis* de paire de podia en paire de podia. a : vue latérale ; b : vue ventrale (d'après WARNER & WOODLEY, 1975)
- Figure 6 : Carte de situation
- Figure 7 : Mesures de la vitesse du courant à un mille au Nord de la station de prélèvement (d'après DAVOULT, 1988)
- Figure 8 : Principaux contaminants métalliques des sédiments (d'après L'HOPITAULT et coll., 1983)
- Figure 9 : Contaminants métalliques majeurs des moules et des coques (d'après L'HOPITAULT, 1982)
- Figure 10 : Répartition d'*Ophiothrix fragilis* du Cap d'Antifer au Cap Blanc-Nez (données GRECO-Manche, CABIOCH & GLACON in DAVOULT, 1988)
- Figure 11 : Distribution des communautés benthiques de la partie française de la Mer du Nord (d'après PRYGIEL et coll., 1988)
- Figure 12 : Schéma et vue *in situ* du dispositif utilisé lors des opérations en point fixe pour les prélèvements d'eau, les relevés courantologiques et l'observation du comportement des ophiures (cliché A. RICHARD)
- Figure 13 : Schéma et vue *in situ* du dispositif utilisé lors des opérations en plongée pour évaluer la décantation de particules causée par l'activité suspensivore des ophiures (cliché A. RICHARD)
- Figure 14 : Evolution des teneurs en Chl.a (a) et C.O.P. (b) dans la poche contenant la culture de la diatomée *Skeletonema costatum*
- Figure 15 : Bassin expérimental utilisé pour les mesures de l'activité suspensivore des ophiures
- Figure 16 : Mesure utilisée pour la mesure du diamètre du disque d'*Ophiothrix fragilis* (d'après GUILLE, 1964)
- Figure 17 : *Ophiothrix fragilis* en position suspensivore (Cliché A. RICHARD)

- Figure 18 : Représentation schématique du sac digestif d'*Ophiothrix fragilis*
- Figure 19 : Coupe transversale d'estomac d'*Ophiothrix fragilis* (poche interradielle).  
Fixation : glutaraldéhyde à 3% dans un tampon phosphate, inclusion : Epon 812, coloration : bleu de méthylène
- Figure 20 : Schéma histologique et cytologique de la paroi digestive d'*Ophiothrix fragilis*
- Figure 21 : Structures anatomiques des individus hermaphrodites d'*Ophiothrix fragilis* (d'après DAVOULT et coll., 1990 a)
- Figure 22 : Evolution annuelle du sex-ratio d'*Ophiothrix fragilis*
- Figure 23 : Coupe transversale de gonade femelle d'*Ophiothrix fragilis* au stade III.  
Fixation : liquide de Hollande, inclusion : paraffine, coloration : acide périodique Schiff
- Figure 24 : Pourcentage d'acides aminés contenus dans les ovocytes matures d'*Ophiothrix fragilis* (d'après GOUNIN & RICHARD, 1992)
- Figure 25 : Principales caractéristiques du cycle gonadique des femelles d'*Ophiothrix fragilis* ( $\bar{x}$  = nombre moyen d'ovocytes par femelle)
- Figure 26 : a : variations saisonnières de l'indice de maturité (IM) des mâles et des femelles d'*Ophiothrix fragilis* ; b, c : variations de la proportion des différents stades gonadiques pour les deux sexes (d'après GOUNIN & RICHARD, 1992)
- Figure 27 : Evolution de la croissance des différentes cohortes et du développement gonadique des mâles et des femelles d'*Ophiothrix fragilis* (I-V signifie que ces deux stades ont été trouvés à la même époque chez des individus de même taille) (d'après DAVOULT et coll., 1990 a)
- Figure 28 : Suivi ovocytaire réalisé sur chaque cohorte de 1987 avant leur fusion avec le reste de la population ( $\emptyset$  : diamètre du disque) (d'après DAVOULT et coll., 1990 a)
- Figure 29 : Suivi ovocytaire réalisé sur chaque cohorte de 1988, avant leur fusion avec le reste de la population ( $\emptyset$  : diamètre du disque)
- Figure 30 : Variations saisonnières de l'indice de maturité moyen ( $\overline{IM}$ ) de la population d'*Ophiothrix fragilis* en relation avec trois facteurs externes : la température, la durée du jour et la disponibilité de nourriture matérialisée par l'abondance de la charge phytoplanctonique (exprimée par le taux de Chl. *a*) (d'après GOUNIN & RICHARD, 1992)
- Figure 31 : Jeune *Ophiothrix fragilis* évoluant entre les piquants brachiaux d'un adulte
- Figure 32 : Jeune *Ophiothrix fragilis* abrité dans une fente génitale d'une femelle adulte
- Figure 33 : Suivi d'une alimentation chez *Ophiothrix fragilis* après contamination expérimentale. Localisation de la radioactivité dans l'estomac (poche interradielle) (a) et dans les gonades femelles (b) après une heure de contact des ophiures avec la suspension de *Skeletonema costatum* marquée au  $^{14}C$  ; c : localisation du marquage dans les gonades femelles après quatre heures de contact avec la même suspension

- Figure 34 : Localisation des stations de prélèvement au large du Cap Gris-Nez
- Figure 35 : Variations spatiales de la turbidité et des teneurs en M.E.S., Chl. *a*, C.O.P. et N.O.P. en jusant au large du Cap Gris-Nez le 26.04.90 (coef. 108)
- Figure 36 : Variations spatiales de la turbidité et des teneurs en M.E.S., Chl. *a*, C.O.P. et N.O.P. en flot au large du Cap Gris-Nez le 15.05.90 (coef. 55)
- Figure 37 : Variations spatiales de la turbidité et des teneurs en M.E.S., Chl. *a*, C.T.P., C.O.P. et N.O.P. en flot et en jusant au large du Cap Gris-Nez le 26.09.90 (coef. 41)
- Figure 38 : Variations spatiales de la turbidité et des teneurs en M.E.S., Chl. *a*, C.T.P., C.O.P. et N.O.P. en flot et en jusant au large du Cap Gris-Nez le 26.09.90 (coef. 41)
- Figure 39 : Evolution temporelle de la turbidité, des teneurs en M.E.S., Chl. *a*, C.O.P. et N.O.P. ainsi que des teneurs en métaux sous forme particulaire (Fe, Mn, Pb, Cu, Cd) au cours du point fixe du 18.05.89 (coef. 68)
- Figure 40 : Evolution temporelle de la turbidité, des teneurs en M.E.S., Chl. *a*, C.O.P. et N.O.P. ainsi que des teneurs en métaux sous forme particulaire (Fe, Mn, Pb, Cu, Cd) au cours du point fixe du 25.05.89 (coef. 62)
- Figure 41 : Evolution temporelle de la salinité au cours du point fixe du 25.05.89 (coef. 62)
- Figure 42 : Evolution temporelle de la turbidité, des teneurs en M.E.S., Chl. *a*, C.O.P. et N.O.P. ainsi que des teneurs en métaux sous forme particulaire (Fe, Mn, Pb, Cu, Cd) au cours du point fixe du 15.06.89 (coef. 49)
- Figure 43 : Evolution temporelle de la turbidité, des teneurs en M.E.S., Chl. *a*, C.T.P., C.O.P. et N.O.P. ainsi que des teneurs en métaux sous forme particulaire (Fe, Mn, Pb, Cu, Cd) au cours du point fixe du 27.09.90 (coef. 31)
- Figure 44 : Evolution temporelle de la turbidité, des teneurs en M.E.S., Chl. *a*, C.T.P., C.O.P. et N.O.P. au cours du point fixe du 10.04.91 (coef. 47)
- Figure 45 : ACP réalisée sur l'ensemble des paramètres hydrologiques analysés au cours du point fixe du 18.05.89 (coef. 68)
- Figure 46 : ACP réalisée sur l'ensemble des paramètres hydrologiques analysés au cours du point fixe du 25.05.89 (coef. 62)
- Figure 47 : ACP réalisée sur l'ensemble des paramètres hydrologiques analysés au cours du point fixe du 15.06.89 (coef. 49) (prélèvement de 14h00 mis en supplémentaire)
- Figure 48 : ACP réalisée sur l'ensemble des paramètres hydrologiques analysés au cours du point fixe du 27.09.90 (coef. 31)
- Figure 49 : Modalités de la reprise de courant après l'étale de flot par coefficients faible et moyen ; conséquence au niveau de l'activité suspensivore d'*Ophiothrix fragilis*

- Figure 50 : Nutrition expérimentale chez *Ophiothrix fragilis* : mesures de la disparition de la Chl. *a* dans l'eau (écart-types  $\leq 0,3 \mu\text{g.l}^{-1}$ ) et de la nutrition des ophiures en fonction du temps. Les expériences ont été réalisées avec une concentration initiale en Chl. *a* élevée (Exp. 1, 2 et 3) ou faible (Exp. 4)
- Figure 51 : Nutrition d'*Ophiothrix fragilis* en fonction du flux incident de Chl. *a* : résultats des expériences 1 (\*), 2 (•), 3 (x) et 4 (\*)
- Figure 52 : Evolution temporelle de la Chl. *a* dans l'eau au cours de l'expérience témoin
- Figure 53 : a : évolution temporelle du contenu stomacal d'*Ophiothrix fragilis* en relation avec le cycle courantologique (moyenne de vingt observations réalisées sous binoculaire à chaque prélèvement) ; b : évolution temporelle de la quantité et de la qualité (C.O.P., N.O.P.) des contenus stomacaux recueillis sur filtres
- Figure 54 : Comparaison entre les teneurs métalliques des jeunes ophiures ( $\emptyset$  disque  $\leq 4$  mm) et celles des adultes
- Figure 55 : Comparaison entre les teneurs métalliques des disques et des bras d'ophiures adultes
- Figure 56 : Evolution saisonnière de la quantité de fèces rejetés en 6 heures par des ophiures prélevées 1H30 après l'étaie
- Figure 57 : Excrétion ammoniacuée (E :  $\mu\text{g N ind}^{-1}$  ; t : mn) mesurée pendant 7 heures chez des ophiures prélevées 1H30 avant (•) et après (x) l'étaie (d'après DAVOULT et coll., 1991)
- Figure 58 : Evolution saisonnière de l'excrétion ammoniacuée chez des ophiures prélevées 1H30 après l'étaie (d'après DAVOULT et coll., 1991)
- Figure 59 : Evolution saisonnière du taux d'excrétion ammoniacuée chez *Ophiothrix fragilis* (d'après DAVOULT et coll., 1991)
- Figure 60 : Excrétion ammoniacuée chez des ophiures soumises à un jeûne expérimental de 2 jours (•) et de 9 jours (x) ; la droite en trait continu représente la moyenne annuelle des résultats obtenus Fig. 58 (d'après DAVOULT et coll., 1991)
- Figure 61 : Analyse granulométrique réalisée sur le sédiment recueilli en plongée le 14.10.91 dans les deux dispositifs utilisés pour évaluer la décantation de particules causée par l'activité suspensivore des ophiures (les histogrammes expriment les fréquences pondérales pour chacune des fractions granulométriques)
- Figure 62 : Quantité et nature du matériel en suspension recueilli en plongée le 14.10.91 dans les deux dispositifs utilisés pour évaluer la décantation de particules causée par l'activité suspensivore des ophiures
- Figure 63 : Variations spatiales de l'abondance d'*Ophiothrix fragilis* (d'après DAVOULT, inédit) en relation avec les variations de la turbidité et du rapport C.O.P./M.E.S. en début de printemps 1990 au large du Cap Gris-Nez
- Figure 64 : Présentation schématique des relations entre la population d'*Ophiothrix fragilis* et l'écosystème marin

## LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1 : Flux estimés (en kg/an) des principaux rejets industriels directs (moyenne sur 4 ans : 1983-86) (d'après CHAUSSEPIED et coll., 1989)
- Tableau 2 : Limites de détection (en ppm) des différents métaux dosés au spectrophotomètre d'absorption atomique en flamme
- Tableau 3 : Protocoles expérimentaux utilisés pour la minéralisation des échantillons
- Tableau 4 : Conditions d'analyse du Mn, Pb, Cu et Cd au spectrophotomètre d'absorption atomique équipé d'un four graphite
- Tableau 5 : Comportement suspensivore d'*Ophiothrix fragilis* en relation avec l'intensité du courant
- Tableau 6 : Suivi d'une alimentation chez *Ophiothrix fragilis* après contamination expérimentale. Evolution en fonction du temps de la radioactivité dans les cellules de *Skeletonema costatum* en suspension dans l'eau, dans les disques et dans les gonades femelles d'ophiures appartenant à la classe de taille [ 9 - 10 [ mm (calcul effectué sur une moyenne de trois ophiures)
- Tableau 7 : Pourcentages de décroissance (côte→large) des paramètres hydrologiques obtenus entre les stations 2 et 12 au cours des radiales
- Tableau 8 : Corrélation entre les différents paramètres analysés au cours des radiales côte-large
- Tableau 9 : Données météorologiques et marégraphiques pendant la période précédant et incluant les radiales des 26.04.90, 15.05.90 et 26.09.90 (station de Boulogne-sur-mer)
- Tableau 10 : Données météorologiques et marégraphiques pendant la période précédant et incluant les points fixes des 18.05.89, 25.05.89, 15.06.89, 27.09.90 et 10.04.91 (station de Boulogne-sur-mer)
- Tableau 11 : Caractéristiques de l'activité suspensivore d'*Ophiothrix fragilis* en relation avec le coefficient marégraphique (sorties du 18.05.89 et du 15.06.89)
- Tableau 12 : Estimation des tonnages annuels de métaux déversés sur le littoral Nord / Pas-de-Calais (d'après RICHARD et coll., 1988)
- Tableau 13 : Evolution et moyenne annuelles des principaux contaminants métalliques chez *Ophiothrix fragilis* (exprimées en µg/g poids sec)
- Tableau 14 : Concentrations moyennes (exprimées en µg/g poids sec) en métaux lourds relevées chez *Ophiothrix fragilis* et au niveau des particules en suspension (M.E.S.) sur le même site de prélèvement à des périodes différentes
- Tableau 15 : Eléments détectés par spectrométrie de masse (microsonde ionique) dans l'épithélium digestif d'*Ophiothrix fragilis*. Pour chaque élément on indique uniquement l'isotope majeur repéré par sa masse atomique. Intensités d'émission : LD : limite de détection ; tr : trace ; + :  $10^{-16}$  ; ++ :  $10^{-15}$  ; +++ :  $10^{-14}$

- Tableau 16 : Proportion des tissus organique et calcaire chez des ophiures adultes ( $8 \leq \emptyset$  disque  $< 9$  mm) en relation avec leur développement gonadique (les moyennes ont été réalisées après analyse de 4 individus de chaque sexe ; les écart-types figurent entre parenthèses)
- Tableau 17 : Excrétion solide chez *Ophiothrix fragilis* : quantité et qualité des fèces recueillis sur les filtres après 6 heures d'expérience
- Tableau 18 : Excrétion ammoniacuée chez *Ophiothrix fragilis* : conditions expérimentales et équations linéaires en fonction du temps t (mn) (d'après DAVOULT et coll., 1991)
- Tableau 19 : Teneurs métalliques (exprimées en  $\mu\text{g/g}$  poids sec) relevées chez *Ophiothrix fragilis*, *Alcyonium digitatum* ainsi que chez des hydraires (espèces non précisées) à la station 6 de prélèvement (les écart-types figurent entre parenthèses)
- Tableau 20 : Teneurs métalliques (en  $\mu\text{g/g}$  poids sec) relevées chez *Ophiothrix fragilis* : les prélèvements ont été réalisés sur le site du Gris-Nez en 1984 et en 1987-88

## LISTE DES PLANCHES

- PLANCHE I : Observation de l'estomac et du contenu stomacal de *Ophiothrix fragilis* au microscope électronique à balayage
- PLANCHE II : Estomac d'*Ophiothrix fragilis* : ultrastructure de la région supranucléaire de l'entérocyte et du mucocyte
- PLANCHE III : Estomac d'*Ophiothrix fragilis* : ultrastructure de la région nucléaire et infranucléaire de l'entérocyte
- PLANCHE IV : Estomac d'*Ophiothrix fragilis* : ultrastructure des tissus périphériques
- PLANCHE V : Gamétogenèse chez *Ophiothrix fragilis* : étude structurale en microscopie optique

## LISTE DES ABREVIATIONS

- ACP : analyse en composantes principales  
APS : acide périodique Schiff (réactif de Schiff)  
Chl.*a* : chlorophylle *a*  
CTP : carbone total particulaire  
COP : carbone organique particulaire  
dpm : désintégration par minute  
IM : indice de maturité  
MEB : microscope électronique à balayage  
MES : matière en suspension  
MET : microscope électronique à transmission  
NOP : azote organique particulaire  
RGS : rapport gonado-somatique

CHAPITRE I

INTRODUCTION GENERALE :

OPHIOTHRIX FRAGILIS  
ET SON BIOTOPE

# CHAPITRE I

## INTRODUCTION GENERALE :

### *OPHIOTHRIX FRAGILIS* ET SON BIOTOPE

#### 1. INTRODUCTION

L'étude des principales communautés benthiques en Manche et dans la partie Sud de la Mer du Nord a débuté il y a plus de vingt ans (HOLME, 1966 ; CABIOCH, 1968).

Les premiers relevés réalisés par dragages ont permis de localiser ces différentes communautés et de préciser l'abondance des individus. Par la suite, le développement des techniques d'observation sous-marine d'une part et des moyens informatiques d'autre part ont permis d'approfondir les connaissances tant dans le domaine du comportement des individus *in situ* que dans celui du traitement des nombreuses informations recueillies ; l'ensemble des résultats obtenus a permis de comprendre la structure de ces populations et d'en prévoir à court ou moyen terme l'évolution.

L'installation et le développement d'une espèce benthique est conditionnée, entre autres, par la nature du fond, ce dernier étant fortement influencé par l'intensité des courants de marée (PRYGIEL et coll., 1988).

Dans la région, les différentes communautés présentes ont été décrites en relation avec la nature de la couverture sédimentaire (DAVOULT et coll., 1988 ; PRYGIEL et coll., 1988).

Le large du Cap Gris-Nez est caractérisé par des fonds à cailloutis sur lesquels est installée la communauté à épibiose sessile. L'ophiure suspensivore *Ophiothrix fragilis* représente l'espèce dominante de cette communauté qui a fait l'objet d'une étude récente (DAVOULT, 1988) ; cet auteur a en particulier délimité de façon précise l'extension du banc à ophiures et a précisé l'écologie ainsi que la structure démographique de l'espèce. Il a également souligné la forte densité (jusqu'à 2000 ind.m<sup>-2</sup>) ainsi que la biomasse élevée (210 g.m<sup>-2</sup>) de la population. Cette biomasse d'*Ophiothrix fragilis* fait du peuplement des cailloutis à épibiose sessile le peuplement le plus riche de la Manche orientale et de la partie française de la Mer du Nord.

Ce banc dense d'organismes filtreurs est situé dans la zone où s'établissent les courants de marée les plus intenses de la région ; ceux-ci sont générés par le resserrement important des côtes françaises et anglaises au niveau du Cap Gris-Nez.

Compte tenu des caractéristiques de cette population d'ophiures (densité élevée, comportement suspensivore des individus) et du contexte hydrodynamique qui ne favorise pas la sédimentation passive des particules en transit dans l'eau, l'impact de ces organismes sur le biotope se devait d'être considéré.

Nous avons dans un premier temps recherché quels sont les facteurs du milieu responsables d'une telle concentration d'organismes suspensivores ; l'évolution spatiale des paramètres hydrologiques a été analysée au large du Cap gris-Nez (chapitre IV.B).

Puis, nous avons entrepris l'étude de l'impact des ophiures sur le milieu en considérant les différents domaines de l'écosystème influencés par l'activité trophique de ces organismes. Trois compartiments ont été analysés :

- le compartiment "masse d'eau en transit " (chapitre IV.C)
- le compartiment "population d'*Ophiothrix fragilis*" (chapitre IV.D)
- le compartiment "sédiment caillouteux" (chapitre IV.E)

Les modalités de la prise de nourriture par *Ophiothrix fragilis* dans la masse d'eau puis sa distribution au niveau du benthos ont été étudiées. Cette étude a concerné non seulement le transfert de matériel particulaire via la population d'ophiures mais également celui des contaminants métalliques associés à ce matériel.

Le but de ce travail a donc été d'établir dans quelle mesure une population dense de filtreurs est capable d'enrichir le domaine benthique au détriment du domaine pélagique et de préciser dans quelle mesure cette population est capable de détoxifier la masse d'eau, dans une région où les rejets à la mer de contaminants métalliques sont grandissants.

Cette recherche a dû être accompagnée d'une connaissance du cycle biologique de l'espèce étudiée, ce que nous avons entrepris d'analyser dans un premier volet de ce travail : après une synthèse bibliographique sur *Ophiothrix fragilis* (chapitre I), nous avons essayé de suivre le cheminement des particules ingérées par l'ophiure (chapitre III.6) après avoir décrit la structure et l'ultrastructure de son tractus digestif (chapitre III.4).

Le cycle reproducteur a également fait l'objet d'une analyse afin de mettre en évidence les périodes de recrutement de la population (chapitre III.5).

## 2. BIOLOGIE DE L'OPHIURE

### 2.1. Présentation de l'espèce

Les échinodermes correspondent à un vaste embranchement où coexistent des organismes aux morphologies variées. Au sein de cet embranchement, on distingue la classe des Ophiurides qui regroupe des organismes en général de petite taille formés d'un disque central d'où rayonnent cinq à sept bras grêles ramifiés ou non selon les espèces.

Bien que les ophiures connaissent un développement géographique considérable (les différentes espèces se relaient d'un pôle à l'autre), la plupart d'entre elles se rencontrent essentiellement dans les eaux côtières où elles peuvent former des bancs denses lorsque les conditions sont favorables.

*Ophiothrix fragilis* (ordre : Ophiures vraies ; famille : Ophiotricidés) est une espèce qui a été signalée sur toutes les côtes françaises ; son abondance y est variable (Méditerranée : GUILLE (1971) ; Atlantique : GLEMAREC (1969) ; Manche occidentale : CABIOCH (1968) ; Manche orientale : GENTIL (1976)).

Selon KÖHLER (1921), il existe quatre variétés chez cette espèce qui se distinguent par certains caractères morphologiques (couleur, dimensions des boucliers discaux et des bras notamment) et par leur affinité pour un habitat déterminé (profondeur, nature du substrat). Les caractéristiques de ces différentes variétés sont cependant définies de manière imprécise. ALLAIN (1974) signale la présence d'ophiures présentant des caractères intermédiaires entre ces quatre variétés. Dans la région, la variété dominante est *Ophiothrix fragilis* var. *pentaphyllum* (Fig. 1).



Fig. 1 : *Ophiothrix fragilis* var. *pentaphyllum* en aquarium  
(cliché A. RICHARD)

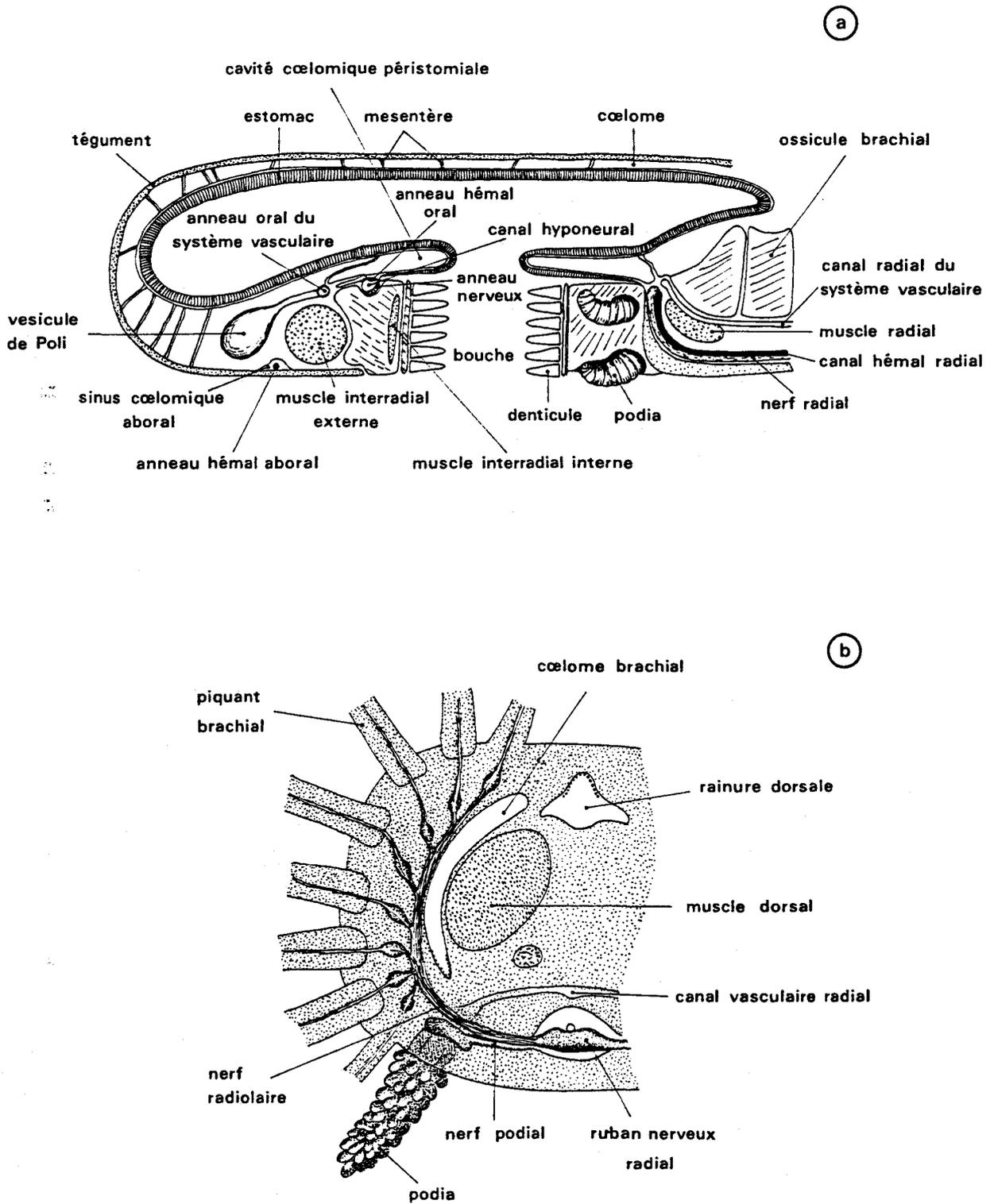


Fig. 2 : a : coupe transversale d'un disque d'ophiure passant par un interradius à gauche et par un radius à droite (d'après HYMAN, 1955) ; b : coupe transversale d'un bras d'*Ophiothrix fragilis* (d'après GRASSE, 1948)

## 2.2. Anatomie interne

Les premiers travaux concernant l'anatomie des ophiures ont débuté il y a plus d'un siècle (APOSTOLIDES, 1882 ; CUENOT, 1888). L'organisation interne d'une ophiure est assez simple. La plupart des viscères sont concentrés au niveau du disque.

Les principales caractéristiques anatomiques sont les suivantes (Fig. 2 a et b) :

- le système nerveux diffus est formé d'un anneau péribuccal d'où partent des cordons radiaux (HYMAN, 1955). Cet ensemble peut être divisé en deux parties superposées : le système ectoneural sensitivo-moteur et le système hyponeural uniquement moteur. La distribution des nerfs est relativement complexe : la partie ectoneurale de l'anneau oral innerve les muscles de la mâchoire et l'estomac ; la partie hyponeurale de cet anneau innerve les muscles discaux interradiaux.

La partie ectoneurale de chaque ruban radial envoie des ramifications au niveau des podia et piquants brachiaux ; la partie hyponeurale de ces rubans innerve les muscles situés entre les ossicules des bras.

Selon HYMAN (1955), le système génital est relié à l'ensemble du système nerveux.

L'innervation est importante au niveau du tégument et des podia ; ces derniers sont recouverts de protubérances où sont localisées des cellules sensorielles, sites de capture des particules (com. pers. JANGOUX). L'ophiure a un sens tactile développé sur toute sa surface.

- le système ambulacraire forme également un anneau oral (HYMAN, 1955). A cet anneau sont reliées les vésicules de Poli ainsi que le canal du sable débouchant face orale au niveau de la plaque madréporique (SMITH, 1940). A partir de cet anneau oral prennent naissance cinq canaux qui se dirigent vers les bras et se ramifient pour atteindre les podia. Chaque canal radial est situé à proximité du nerf radial.

- le système hémal chez les ophiures ressemble à celui développé chez les Astéries (FERGUSON, 1982). A partir de l'anneau hémal aboral partent des ramifications vers l'estomac (sinus hémal digestif) et les gonades (sinus hémal génital). A partir de l'anneau hémal oral prennent naissance les ramifications se dirigeant vers les bras (canal hémal radial) et les podia. Les deux anneaux (oral, aboral) sont reliés par l'organe axial qui est un tissu fibreux contenant un fluide assez dense et plusieurs types de cellules.

- le système péri-hémal (associé au système hémal) regroupe les espaces cœlomiques que l'on rencontre autour de la bouche et dans la paroi des gonades (FERGUSON, 1982). Il est souvent adjacent aux systèmes ambulacraire et nerveux.

- le cœlome périvercéral est une cavité remplie d'un liquide dont la composition est similaire à celle de l'eau de mer (FERGUSON, 1982). Dans cette cavité sont contenus la plupart des viscères de l'ophiure. Il existe des extensions du cœlome au niveau des bras. Le cœlome périvercéral ainsi que les systèmes hémal et péri-hémal sont impliqués dans les processus de transfert et de distribution de diverses substances, notamment nutritives, vers les différents viscères de l'ophiure (gonades en particulier) (FERGUSON, 1982).

- les processus impliqués dans la respiration sont réalisés dans les bourses de l'ophiure. Ces bourses aux parois ciliées (SMITH, 1940) sont des invaginations de l'ectoderme en forme de poche. Chacune d'entre elles débouche à l'extérieur par une fente bursale (également appelée fente génitale) à la base ventrale des bras (deux fentes par bras, Fig. 3). Les échanges gazeux entre le milieu extérieur et le liquide cœlomique sont réalisés au travers de la fine paroi de ces éléments.

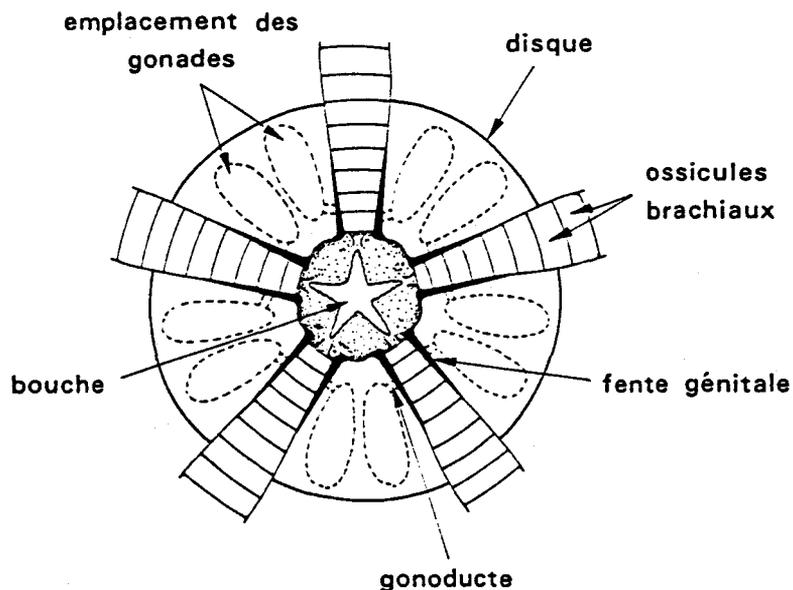


Fig. 3 : Vue orale schématique d'un disque d'*Ophiothrix fragilis*

- l'estomac est constitué d'une fine membrane en forme de poche avec pour seule ouverture la bouche située face ventrale. Il occupe pratiquement totalement la cavité du disque et est en contact avec le liquide cœlomique. Sa structure est décrite au chapitre III.4.

- les dix gonades (deux par interradius) sont également localisées au niveau du disque (Fig. 3). D'après SMITH (1940), ces gonades seraient des extensions du rachis génital, tissu qui prend naissance à partir du canal du sable (système ambulacraire). Celles-ci sont emballées par deux sacs dont les dimensions fluctuent énormément pendant la gamétogenèse ; ils renferment en particulier de nombreuses fibres musculaires (SMITH, 1940). Le sac interne est directement impliqué dans les processus de reproduction puisqu'il est associé à l'épithélium germinale. Rappelons que ces deux feuillets sont séparés par le sinus hémal génital ; ce sinus est un espace spongieux rempli de fibres de collagène, de cellules amœboïdes et d'un fluide hémal s'insinuant dans la lumière gonadique (WALKER, 1982). Les gamètes sont libérés dans le milieu extérieur par l'intermédiaire de gonoductes ciliés d'environ 200 µm de long (un par gonade) débouchant au niveau des fentes génitales (SMITH, 1940). La gamétogenèse est décrite au chapitre III.5.3.

### 2.3. Comportement alimentaire

Les ophiures peuvent avoir un régime alimentaire très variable, ces organismes pouvant être filtreurs, détritiphages, brouteurs, nécrophages ou carnivores. La plupart du temps, une même espèce adopte deux ou trois régimes alimentaires différents, voire parfois jusqu'à cinq (cas d'*Ophiocomina nigra*, FONTAINE, 1965).

*Ophiothrix fragilis* est un suspensivore passif. L'attitude toute particulière de l'espèce captant sa nourriture a déjà été partiellement décrite grâce à des observations en milieu naturel ou en laboratoire (CABIOCH, 1967 ; BRUN, 1969 ; BROOM, 1975 ; WARNER & WOODLEY, 1975 ; DAVOULT, 1988). Les observations *in situ* ont été recueillies par de simples relevés photographiques (CABIOCH, 1967) ou par l'emploi de caméra vidéo (Mc INTYRE, 1956) ; cette technique présente l'avantage sur la photographie de permettre l'étude du comportement de manière dynamique.

Dans le cas d'une filtration, les particules sont captées passivement sur les podia des bras, puis acheminées jusqu'à la bouche.

WARNER (1971), WARNER & WOODLEY (1975) ont décrit précisément les mécanismes de capture et d'ingestion des particules. Nous pouvons résumer les principales étapes (Fig. 4) :

Au moment de la filtration, les bras sont levés. Les podia sont en pleine extension face au courant (longueur : 3 à 4 mm), formant deux rangées placées côté ventral à 90°. C'est le cas généralement observé en milieu naturel (Fig. 4 a).

Il existe également un deuxième type d'organisation des podia que l'on peut apercevoir soit en aquarium, soit *in situ* quand la direction du courant n'est pas constante : on assiste alors à un dédoublement des deux rangées de podia. Dans chacune

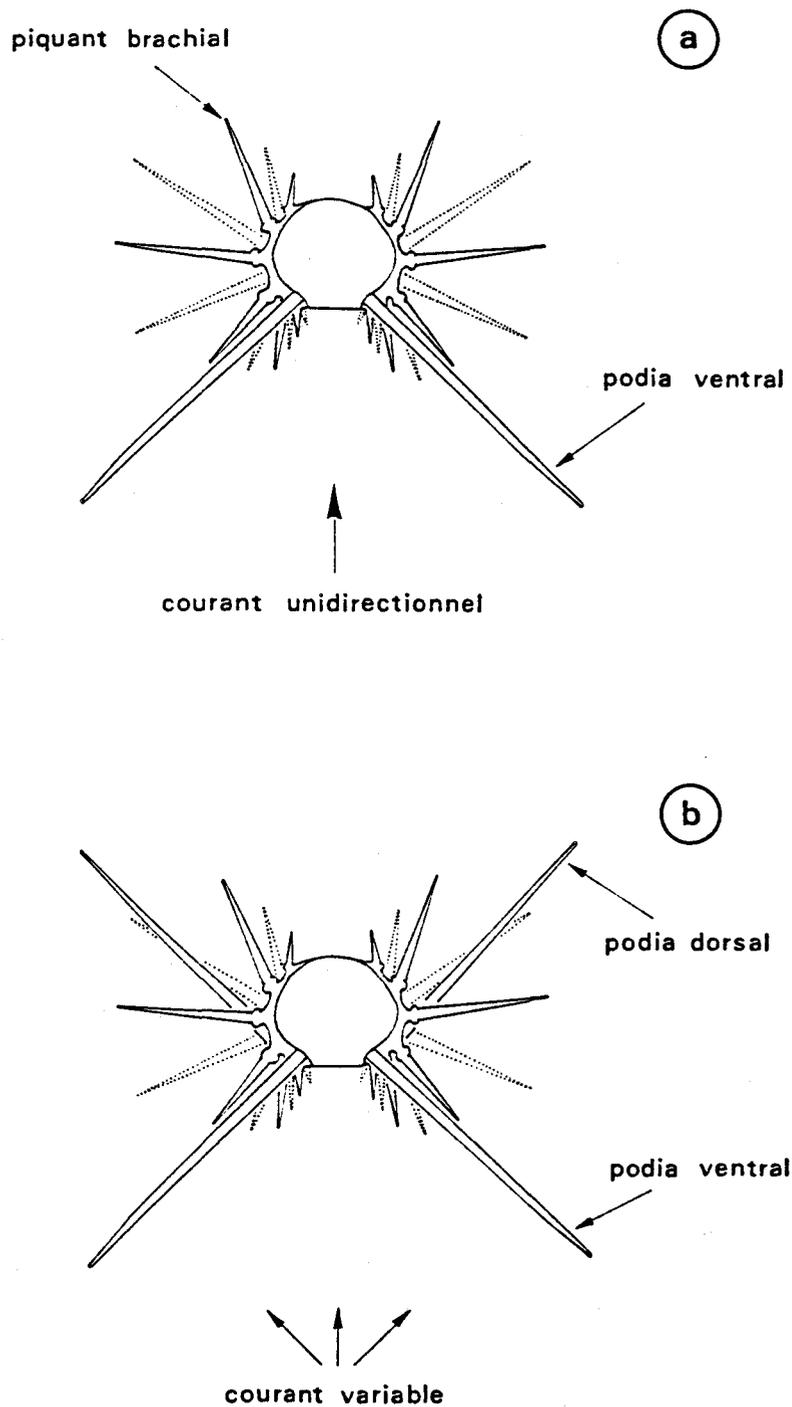


Fig. 4 : a : coupe transversale d'un bras d'*Ophiothrix fragilis* indiquant la position des deux rangées de podia dans des conditions de courant unidirectionnel ; b : même coupe indiquant l'orientation alternée des podia dans chacune des deux rangées dans des conditions de courant variable (d'après WARNER & WOODLEY, 1975)

d'entre elles, l'orientation des podia est alternée. On obtient ainsi deux nouvelles rangées qui prennent une direction dorsale et pointent entre les piquants (Fig. 4 b).

Les particules sont donc collectées puis agglomérées pour former une boulette. Celle-ci est acheminée de paires de podia en paires de podia vers la bouche (Fig. 5). Au cours de ce cheminement, elle subit un accroissement de taille progressif. Sa vitesse de déplacement est variable (de 0,5 à 1mm.s<sup>-1</sup>).

La capture des particules est très dépendante de l'efficacité de l'adhésion de celles-ci sur les podia brachiaux. L'adhésion est meilleure pour les grosses particules (RUBENSTEIN & KOEHL, 1977) et pour les particules chargées (LABARBERA, 1978).

La structure des podia chez les ophiures a été décrite par SMITH (1937) et BUCHANAN (1962). Nous reprenons partiellement ici la synthèse des résultats de WARNER & WOODLEY (1975) sur *Ophiothrix fragilis* :

Ces podia sont particulièrement riches en éléments glandulaires sécrétant le mucus. Celui-ci est amené à la surface du podia par l'intermédiaire de papilles.

Deux types d'éléments y ont été détectés :

- Eléments "A" : ils contiennent des inclusions acidophiles. Leur rôle n'a pas été clairement élucidé ; HAMANN (1889) leur a prêté un rôle sensoriel, SMITH (1937) a suggéré que ce sont des glandes à mucus. AUSTIN (in WARNER & WOODLEY, 1975) quant à lui, a détecté la présence d'éléments similaires chez *Ophiothrix spiculata*, éléments contenant et libérant des substances protéiniques permettant la capture des particules. On peut supposer un rôle semblable chez *Ophiothrix fragilis* .

- Eléments "B" : leur rôle est plus clairement défini. Ce sont des glandes à mucus réparties autour des éléments "A". Ces glandes renferment des mucopolysaccharides acides sulfatés ainsi qu'un composé réagissant positivement à l'acide périodique Schiff pouvant être un mucopolysaccharide neutre, une mucoprotéine ou une glycoprotéine.

Il semblerait que les sécrétions des éléments "A", de nature protéique, assurent le rôle de colle pour la capture des particules. Les sécrétions muqueuses des éléments "B" permettraient, grâce à leurs propriétés moins visqueuses, l'aggrégation de la boulette et l'empêcheraient également de rester collée sur les podia.

Quant aux piquants brachiaux, les examens histochimiques réalisés par BUCHANAN (1963) ont montré la présence de glandes sécrétant également des mucopolysaccharides acides. Cette activité sécrétrice est de moindre ampleur que celle observée au niveau des podia mais cet auteur avait émis l'hypothèse qu'elle jouait également un rôle dans la capture des particules, hypothèse confirmée par WARNER & WOODLEY (1975).

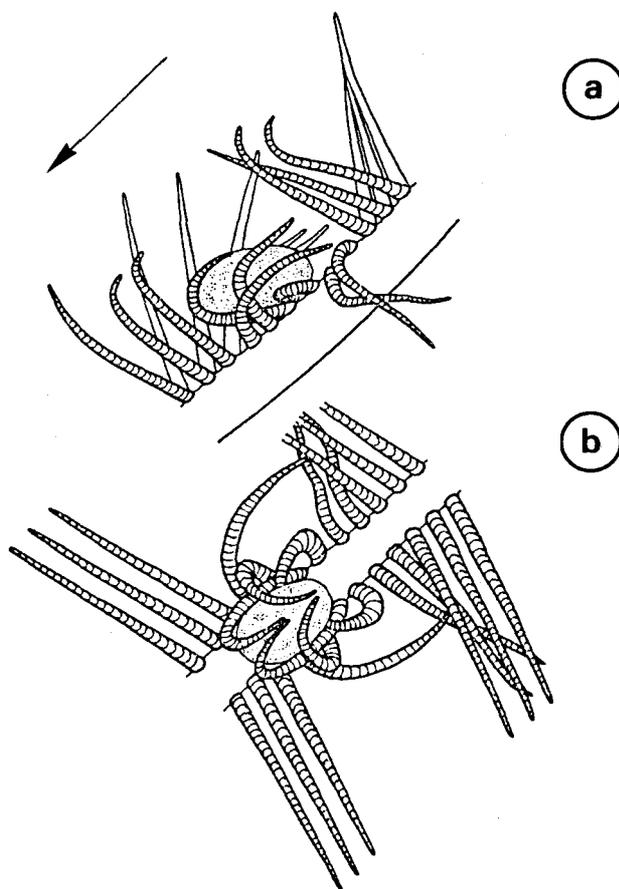


Fig. 5 : Progression du bol alimentaire chez *Ophiothrix fragilis* de paire de podia en paire de podia. a : vue latérale ; b : vue ventrale (d'après WARNER & WOODLEY, 1975)

D'autres propriétés de ces sécrétions tégumentaires chez les échinodermes sont peu à peu mises à jour ; CANICATTI & D'ANCONA (1990) suggèrent en particulier un rôle anti-bactérien et antifongique des sécrétions chez l'étoile de mer *Marthasterias glacialis*.

L'activité microphage n'est pas la seule technique employée par *Ophiothrix fragilis* :

VEVERS (1956) et PEQUIGNAT (1966) rapportent quelques cas de broutage et de capture par enroulement des bras.

NAGABHUSHANAM & COLMAN (1959) et MAC GINITIE (1949) signalent un comportement nécrophage de l'espèce en aquarium.

Enfin, PEQUIGNAT (1966) détecte des phénomènes de digestion et d'absorption au niveau des bras sans pouvoir localiser de façon précise la source productrice d'enzymes digestives.

### 3. PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE

#### 3.1. Géographie

Le site d'étude ( $50^{\circ} 55' N$  ;  $1^{\circ} 35' E$ ) est localisé dans le détroit du Pas-de-Calais, lieu d'échange entre la Manche orientale et la Mer du Nord (Fig. 6).

Le tracé des côtes indique un net étranglement entre la France et la Grande-Bretagne, ce qui induit une augmentation importante de l'intensité des courants de marée au niveau du détroit puis un gradient d'affaiblissement de ces courants en Mer du Nord.

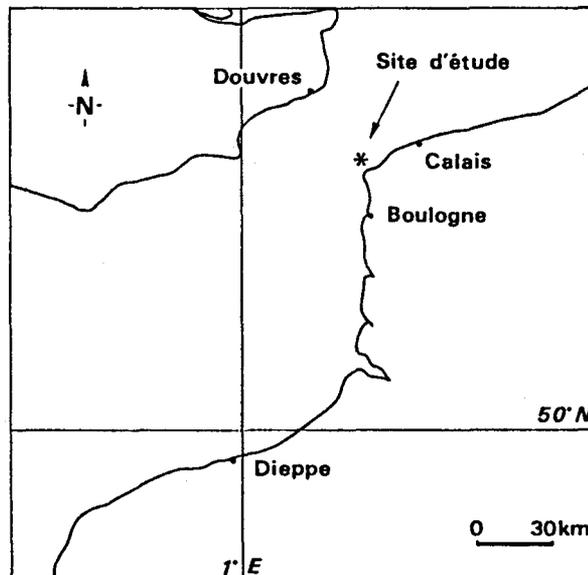


Fig. 6 : Carte de situation

Les apports fluviaux dans la région sont relativement restreints. Seuls quelques petits fleuves d'importance inégale, de part et d'autre du Cap Gris-Nez, viennent enrichir le milieu en apports telluriques tandis que les activités portuaires et industrielles (Boulogne-sur-mer, Calais et Dunkerque) l'alimentent en polluants divers.

La région côtière Nord / Pas-de-Calais est soumise à un climat océanique tempéré; les hivers 1988-89 et 1989-90 ont été relativement doux, celui de 1990-91 plus rigoureux.

### 3.2. Hydrographie

Nous avons utilisé les données hydrographiques provenant de "l'Annuaire des marées" du Service Hydrographique et Océanographique de la Marine (SHOM 1988-89-90-91).

#### 3.2.1. Les marées

Il n'y a pas d'influence luni-solaire directe en Mer du Nord ni en Manche, les dimensions de ces deux mers étant trop modestes.

La marée dans le détroit est due essentiellement à la superposition d'une onde progressive venant de l'Atlantique et d'une onde réfléchie par la côte picarde (CODDE & DE KEYSER, 1967). La résultante de ces interférences nous donne un régime de marée de type semi-diurne dissymétrique ; la marée montante est plus courte d'environ deux heures que la marée descendante.

Les caractéristiques du marnage sont les suivantes :

		Vive-eau moyenne (Coef. 95)	Morte-eau moyenne (Coef. 45)
Boulogne-sur-mer	PM	8,70 m	7,10 m
	BM	1,20 m	2,70 m
Calais	PM	7,05 m	5,90 m
	BM	0,85 m	2,10 m

#### 3.2.2. Les courants de marée

Ceux-ci sont engendrés par le déplacement de l'onde de marée. Ils sont alternatifs et parallèles à la côte. Sur le point de prélèvement, situé à environ 5 milles au Nord-Est du Cap Gris-Nez, le courant de flot porte vers le Nord-Est et celui de jusant vers le Sud-Ouest. L'étales de flot a lieu environ 3 H 30 après la pleine mer de Boulogne-sur-mer et l'étales de jusant environ 2 H 15 avant. Selon le coefficient de marée et la direction du vent, ces étales sont plus ou moins longs (de quelques mn à 20 mn environ). La vitesse du courant peut atteindre jusqu'à 3 noeuds en vive-eau moyenne (coef. 95).

Les mesures de vitesse du courant relevées à proximité de la zone d'étude sont indiquées sur la figure 7 (DAVOULT, 1988). Elles ont été relevées simultanément en surface et à 1 m environ du fond. Les profils des deux courbes sont nettement dissociés : le courant de flot est environ 3 fois plus important en surface. Ce décalage est plus atténué en ce qui concerne le courant de jusant. D'autre part, la reprise de jusant au fond semble se faire plus tardivement mais plus brutalement que celle en surface.

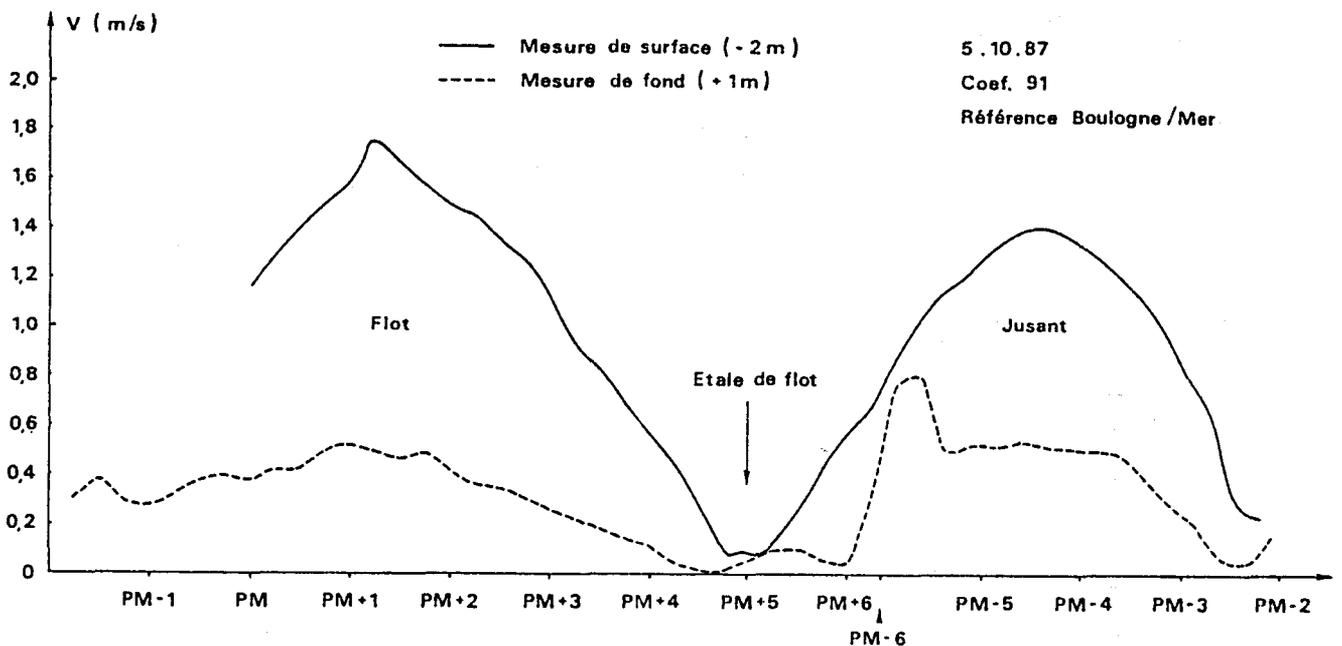


Fig. 7 : Mesures de la vitesse du courant à un mille au Nord de la station de prélèvement (d'après DAVOULT, 1988)

Les courants dans le détroit ne sont toutefois pas parfaitement alternatifs ; bien que le flot ait une durée plus courte que celle du jusant, il le dépasse en intensité. Il en résulte un courant résiduel portant au Nord-Est d'environ 2,7 milles par jour donné par le SHOM (ANONYME, 1968). Cette dérive non négligeable joue un rôle important dans le transport du matériel pélagique (larves et polluants divers notamment).

### 3.3. Caractéristiques hydrologiques du site étudié

#### 3.3.1. Evolution des paramètres physicochimiques et biologiques dans la colonne d'eau

Les relevés de température que nous avons effectués près du fond indiquent que les minima sont atteints en mars (de 6,5 à 8°C) et les maxima en septembre (de 16 à 18°C). Les écarts de température entre fond et surface sont en général assez faibles.

La salinité est toujours supérieure ou égale à 34,1 ‰, avec de faibles fluctuations (QUISTHOUDT, 1987).

Certaines caractéristiques hydrobiologiques du lieu ont été mises en évidence par QUISTHOUDT (1987) et QUISTHOUDT et coll. (1987) qui ont montré l'existence d'un gradient côte-large : la masse d'eau côtière possède en effet des caractéristiques physicochimiques et planctoniques qui lui sont propres et reste toujours bien individualisée par rapport à l'eau du large.

Notre site de travail est localisé approximativement à l'interface de ces deux masses d'eau. Les radiales côte-large que nous avons effectuées confirment le fait que les eaux côtières sont plus riches en matières en suspension et en chlorophylle. Elles restent toutefois moins productives que les eaux du large (QUISTHOUDT, 1987).

#### 3.3.2. Etat de la pollution métallique sur le littoral Nord / Pas-de-Calais

Les sources principales des rejets de polluants métalliques en mer sont :

- les rejets de dragages portuaires (DELABRE, 1985)
- les polluants amenés à la mer par des émissaires industriels ou provenant des ports (MERTENS & PRUDHON *in* RICHARD et coll., 1988)
- les polluants véhiculés par les rivières (L'HOPITAULT & DELATTRE, 1983).

D'après DELVAL (1984), l'essentiel des métaux lourds sur le littoral Nord / Pas-de-Calais provient de Calais et Dunkerque. A Calais est impliqué essentiellement le secteur chimie dans lequel plus de 70 % de la pollution toxique est due aux rejets provenant de l'usine Tioxide. Celle-ci fabrique du dioxyde de titane et rejette des quantités importantes d'acide sulfurique et de métaux divers (Fe, Al, Ti, V, Cr, Mn, Zn, Ni, Pb, Cd, Sn). A Dunkerque sont implantées différentes usines de métallurgie dont Usinor ; les rejets métalliques proviennent en particulier de l'industrie du Zn et du Pb.

Les rejets sur le littoral boulonnais sont d'importance moindre. La source de contamination majeure est située à Outreau, avec les rejets industriels de la S.F.P.O. (Société des Ferro-manganèses, Paris-Outreau).

Une estimation des flux de contaminants chimiques issus des rejets industriels directs à la mer a été entreprise par CHAUSSEPIED et coll. (1989) (Tab. 1) ; elle indique

que les flux majeurs des contaminants métalliques sont pour Dunkerque le Zn, Cu et Hg, pour Calais le Zn et le Cu et pour Boulogne le Pb, Cu et Cd.

Tab.1 : Flux estimés (kg/an) des principaux rejets industriels directs (moyenne sur 4 ans : 1983-86) (d'après CHAUSSEPIED et coll., 1989)

ZONES	Pb	Hg	Zn	Cu	Cd	Autres Contaminants
Dunkerque (Sollac)	610	6	33900	810	52	Cr = 2000 Mn = 7120 Fe = 33820 Ni = 220
Calais (Tioxide)	730	2	22000	730	22	Cr = 146000 Mn = 168000 Mg = 3070 Fe = 9.10 <sup>6</sup>
Boulogne (SFPO)	3181	5	14000	660	106	Mn = 36600 Fe = 9340
TOTAL arrondi	4520	13	69900	2200	180	

( ) : apport majeur du secteur

Deux campagnes Hydrobios réalisées en 1980 et 1983 ont permis d'établir un bilan concernant :

- l'état de contamination métallique des sédiments prélevés sur une frange littorale d'environ 10 km située entre la frontière belge et Ault (Fig. 8).

- l'état de contamination métallique de la matière vivante sur cette frange côtière par évaluation des teneurs en métaux chez deux bivalves *Mytilus edulis* et *Cardium edule* (Fig. 9).

Ces deux études indiquent qu'il n'existe pas de contamination dominante par un seul métal mais plutôt une multiplicité de contaminations.

A ces contaminants métalliques déversés dans la région s'ajoutent d'autres substances toxiques pour les organismes marins telles que hydrocarbures et pesticides (CHAUSSEPIED et coll., 1989).

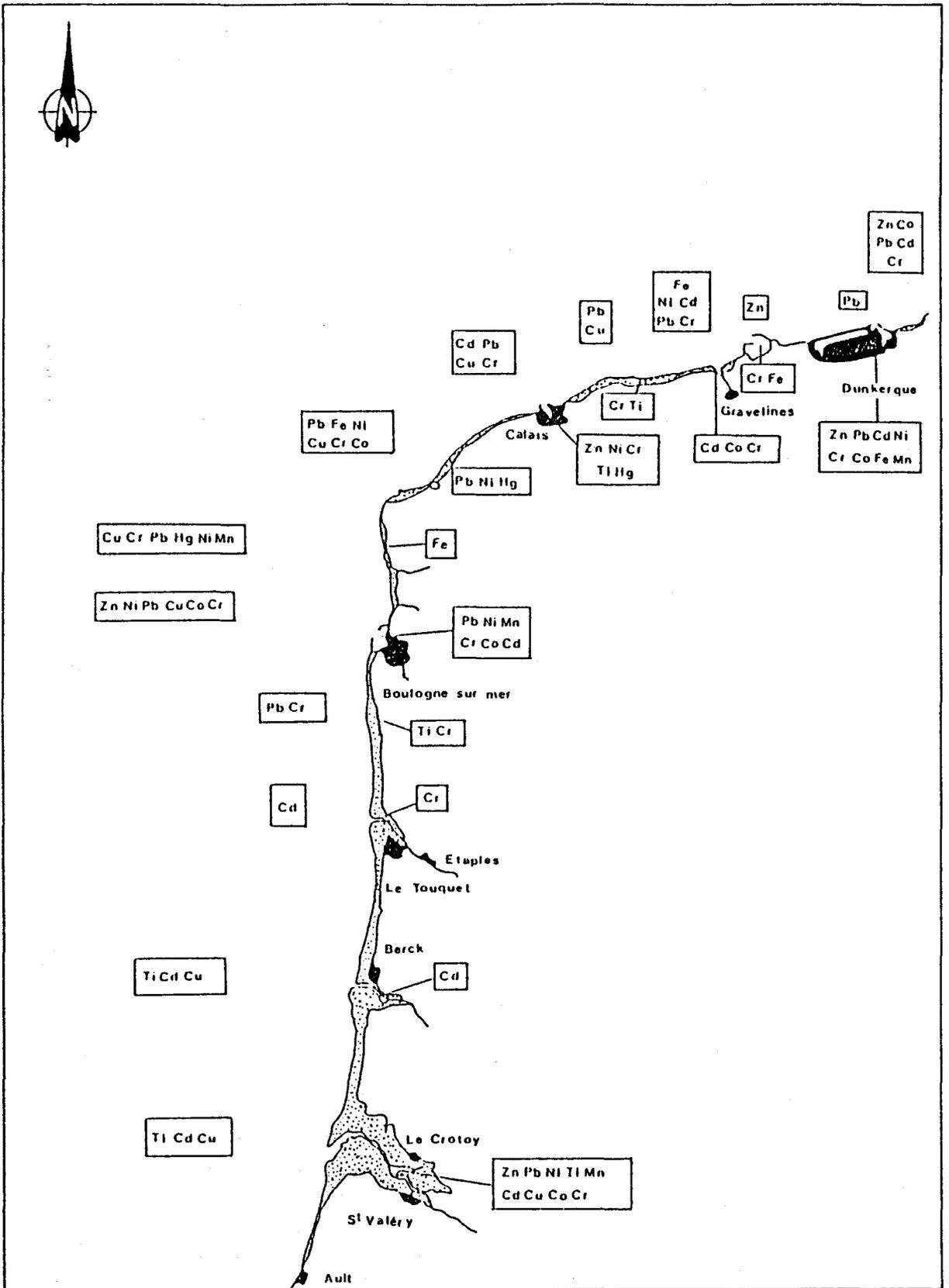


Fig. 8 : Principaux contaminants métalliques des sédiments (d'après L'HOPITAULT et coll., 1983)

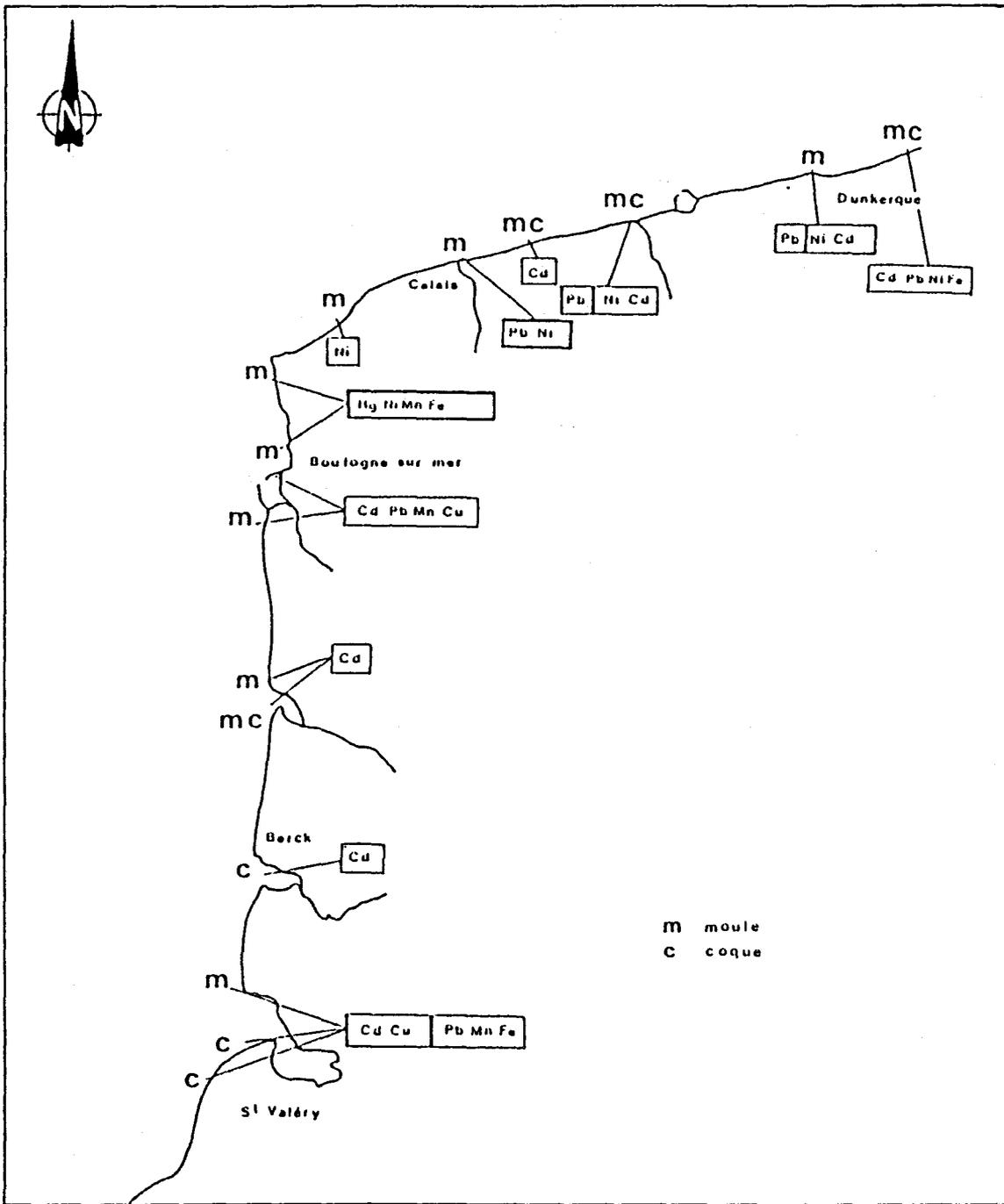


Fig. 9 : Contaminants métalliques majeurs des moules et des coques (d'après L'HOPITAULT, 1982)

Le fort hydrodynamisme régional assurant la dilution et la dispersion vers le Nord-Est des polluants industriels (RICHARD et coll., 1978), notre site d'étude apparaît donc comme étant en dehors de la zone la plus polluée située entre Calais et Dunkerque (DELVAL, 1984).

#### 3.4. Bathymétrie et nature des fonds

L'ensemble de la zone est peu profonde (< 50 m en général). Au niveau du Cap Gris-Nez, les fonds sont accidentés du fait de la présence de ridens rocheux. Plus au large, on trouve une zone moins tourmentée avec des fonds caillouteux relativement plats. Enfin, au Nord-Est de cette zone s'établissent dans l'axe des courants de vastes bancs sableux.

La station de prélèvement est située par trente six mètres de fond.

Les analyses granulométriques de sédiment (DAVOULT et coll., 1988) au large du Cap Gris-Nez indiquent la présence de gros cailloutis (70% fréquence pondérale), de graviers (< 20%) et de sable ( $\leq 10\%$ ). La zone est également caractérisée par l'absence de pélites.

Les cailloutis représentent donc l'élément dominant de la couverture sédimentaire. Ce sont essentiellement des silex de quelques centimètres sur lesquels se dressent les ophiures et se fixe l'épifaune sessile.

#### 4. CARACTERISTIQUES DES BANCS D'OPHIURES DU CAP GRIS-NEZ

*Ophiothrix fragilis* forme des bancs importants connus depuis longtemps dans la région (HALLEZ, 1889). La répartition et la densité de ces bancs sont représentés figure 10.

Cette espèce est présente sur les fonds caillouteux (BOURGAIN, 1985), dans les zones à fort hydrodynamisme (DAVOULT, 1988). Dans la partie française de la Mer du Nord, les densités d'ophiures diminuent en effet rapidement, ceci parallèlement à l'atténuation des courants de marée (PRYGIEL et coll., 1988).

Nos observations ont montré que ces organismes étaient lucifuges et évitaient les milieux trop chargés en particules fines (DAVOULT et coll., 1990b). Cependant, WARNER (1971) signale l'existence d'une population installée sur des fonds envasés dans la région de Plymouth.

Au large du Cap Gris-Nez, *Ophiothrix fragilis* est l'espèce dominante du peuplement des cailloutis à épibiose sessile ; l'espèce représente en effet plus de 80% des individus récoltés (DAVOULT, 1988).

Les densités minimale et maximale relevées au large du Cap Gris-Nez (DAVOULT, 1988) sont de 1295 ind.m<sup>-2</sup> (août 1987) et 2088 ind.m<sup>-2</sup> (octobre 1987).

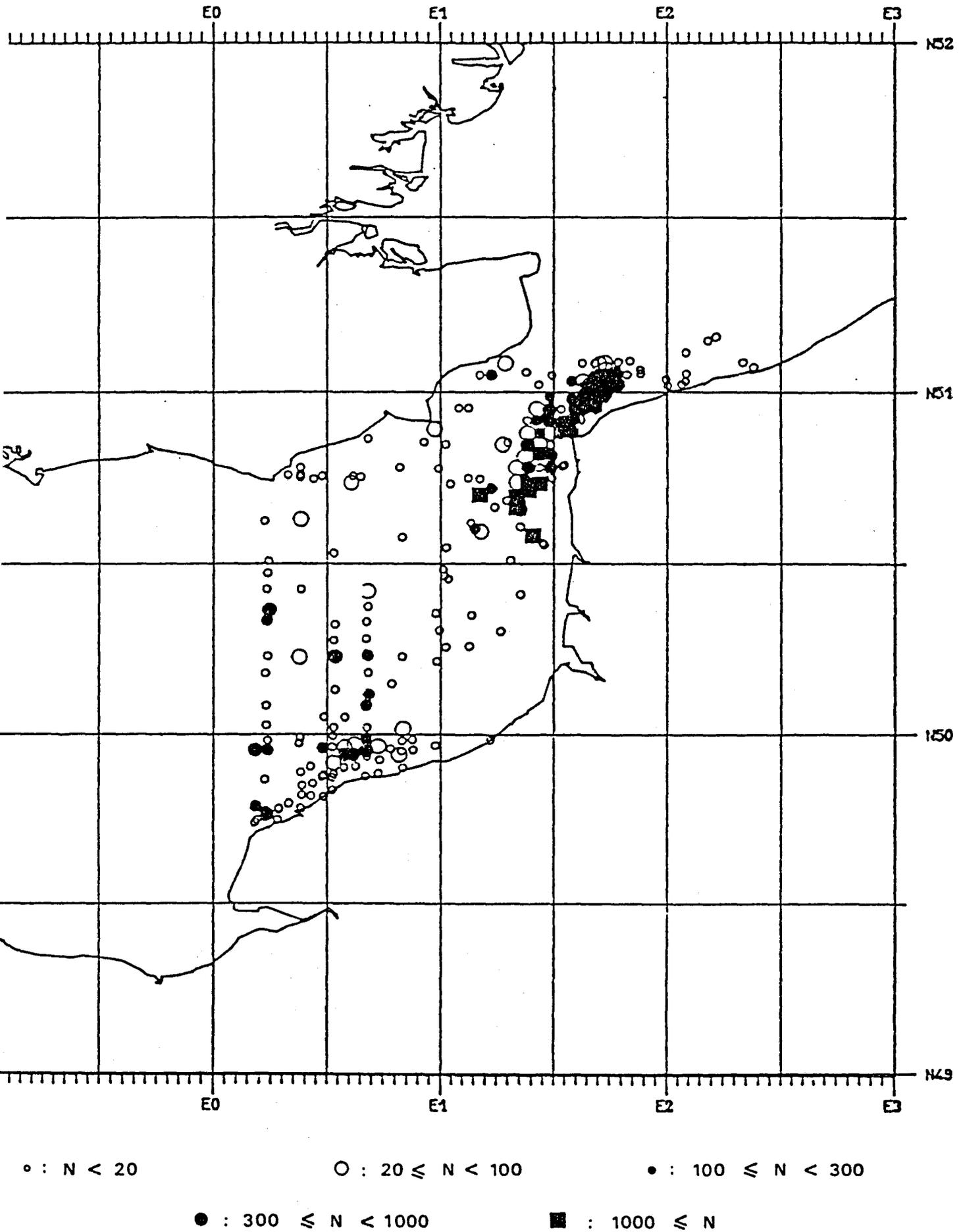


Fig. 10 : Répartition d'*Ophiothrix fragilis* du Cap d'Antifer au Cap Blanc-Nez (données GRECO-Manche, CABIOCH & GLACON in DAVOULT, 1988)

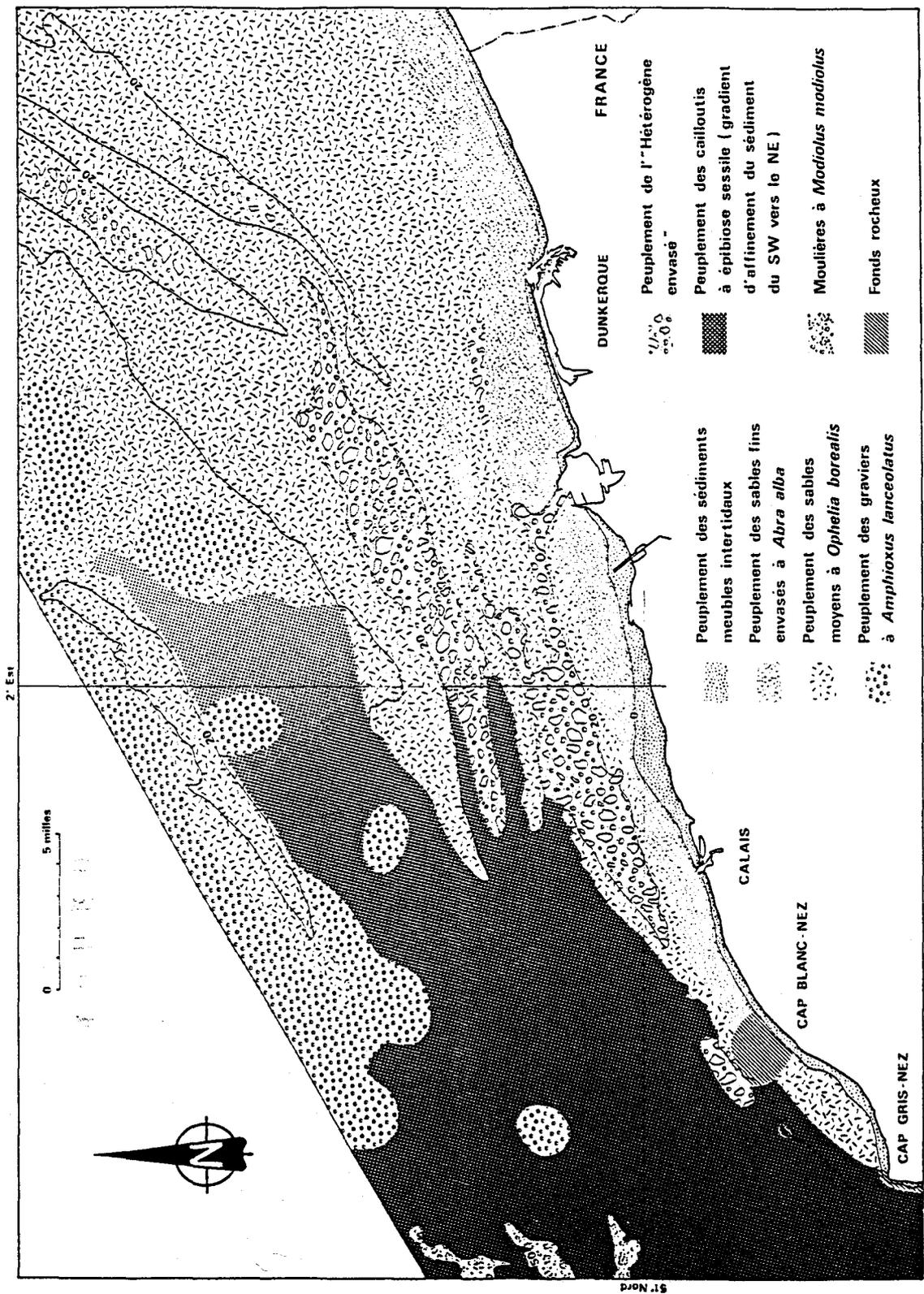


Fig. 11 : Distribution des communautés benthiques de la partie française de la Mer du Nord (d'après PRYGIEL et coll., 1988)

La biomasse de cette population (poids sec sans cendre) évolue entre 120 et 300 g.m<sup>-2</sup> (DAVOULT, 1988). Elle est largement supérieure à celle des autres peuplements benthiques de la région : de 2 g.m<sup>-2</sup> pour le peuplement des sables moyens à propres à *Ophelia borealis* ; jusqu'à 30 à 50 g.m<sup>-2</sup> pour le peuplement des sables fins envasés à *Abra alba* (PRYGIEL et coll., 1988). Cette biomasse élevée fait de ce peuplement des cailloutis la zone la plus riche de la Manche orientale et de la partie française de la Mer du Nord.

##### 5. REPARTITION DES COMMUNAUTES BENTHIQUES DANS LA REGION

La description des diverses communautés benthiques de la région a fait l'objet de plusieurs études (DEWARUMEZ et coll., 1986 ; PRYGIEL et coll., 1988 ; DAVOULT et coll., 1988 ; DAVOULT & CLABAUT, 1988) :

La répartition de ces communautés est conditionnée par la nature des fonds, elle-même influencée par les conditions hydrologiques ; en effet, le gradient d'affaiblissement du courant en Mer du Nord entraîne un granuloclassement des particules déposées. Les différents peuplements sont installés le long de ce gradient biosédimentaire Sud-Ouest / Nord-Est, selon leur affinité pour le substrat rencontré. C'est ainsi que l'on passe progressivement d'une zone à fort hydrodynamisme, caillouteuse et peu chargée en fraction fine dans le détroit à une zone de plus faibles courants, sableuse à vaseuse, au large de Dunkerque.

L'implantation de ces communautés est également régie selon un gradient côte-large. Les apports telluriques enrichissent la zone côtière en matière organique et pollutions diverses ; cet apport particulière engendre un envasement des fonds côtiers et favorise donc l'implantation de certaines espèces au détriment d'autres.

Les différents faciès sédimentaires et les communautés benthiques associées sont représentés sur la figure 11.

CHAPITRE I I

MATERIELS ET METHODES

## CHAPITRE II MATERIELS ET METHODES

### 1. OPERATIONS A LA MER

Tous nos prélèvements ont été effectués à bord du N/O "SEPIA II". Le repérage des stations a été réalisé grâce à l'utilisation du système de radionavigation DECCA donnant une précision sur le point de 50 à 100 m, puis récemment, d'un positionnement par satellite (GPS RAYTHEON) où la précision est de l'ordre de la dizaine de mètres.

#### 1.1. Prélèvement des ophiures

Nous avons utilisé la drague Rallier du Baty, engin de prélèvement qualitatif très couramment employé dans la région (CABIOCH & GLACON, 1975 ; GLACON, 1977 ; DAVOULT, 1988). Cet engin est traîné à faible allure sur le fond pendant 2 à 4 mn environ. Malgré sa faible ouverture ( $\varnothing$  : 40 cm), il permet de récolter de façon aléatoire suffisamment d'individus et d'obtenir ainsi un échantillonnage représentatif de la population.

Très pratique d'emploi, la drague a néanmoins pour inconvénient d'entasser et d'abîmer une partie des ophiures prélevées, ce qui peut poser un problème pour leur utilisation ultérieure. Elle reste toutefois le seul engin utilisable sur notre site d'étude, les bennes étant tout à fait inadaptées à des fonds caillouteux.

#### 1.2. Mesure des caractéristiques hydrologiques et courantologiques à l'interface eau-ophiures. Observations par caméra vidéo sous-marine

L'observation du comportement alimentaire des ophiures en fonction du courant et la détermination des caractéristiques de la masse d'eau au niveau du peuplement posent le problème du mode d'observation et de prélèvement ; il s'agissait en effet de recueillir des informations parfois sur un demi-cycle de marée, ce qui exclut toute opération en plongée autonome. Nous avons réalisé pour cela un système permettant de coupler pompage en continu et observation vidéo, schématisé et représenté *in situ* figure 12.

Le support inox (135 x 135 x 50 cm) est lesté par 14 barres en fer de 10 kg chacune. L'extrémité du tuyau en PVC ( $\varnothing$  : 3 cm) est maintenu à 10-15 cm du fond et est visible dans le champ d'une caméra vidéo OSPREY (sensibilité :  $5 \cdot 10^{-4}$  lux). Une lampe à intensité variable est éventuellement disponible. Son utilisation a toujours été limitée pour éviter toute perturbation dans l'activité suspensivore des ophiures. Un courantomètre (Braystoke BFM 008) recueille les données à environ 15 cm du fond.

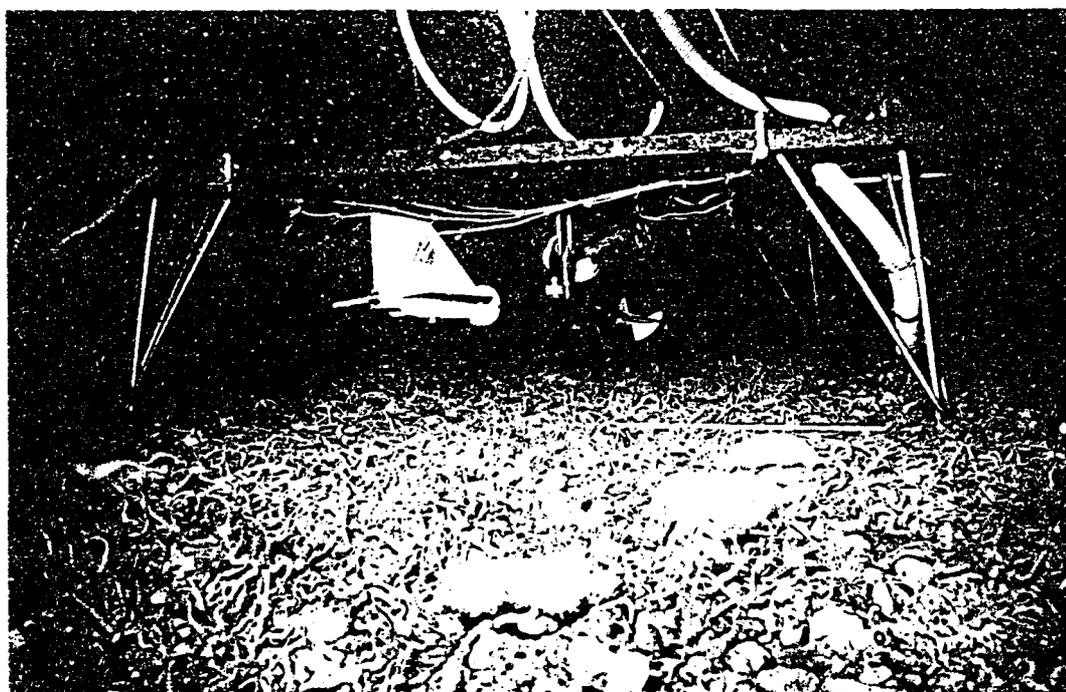
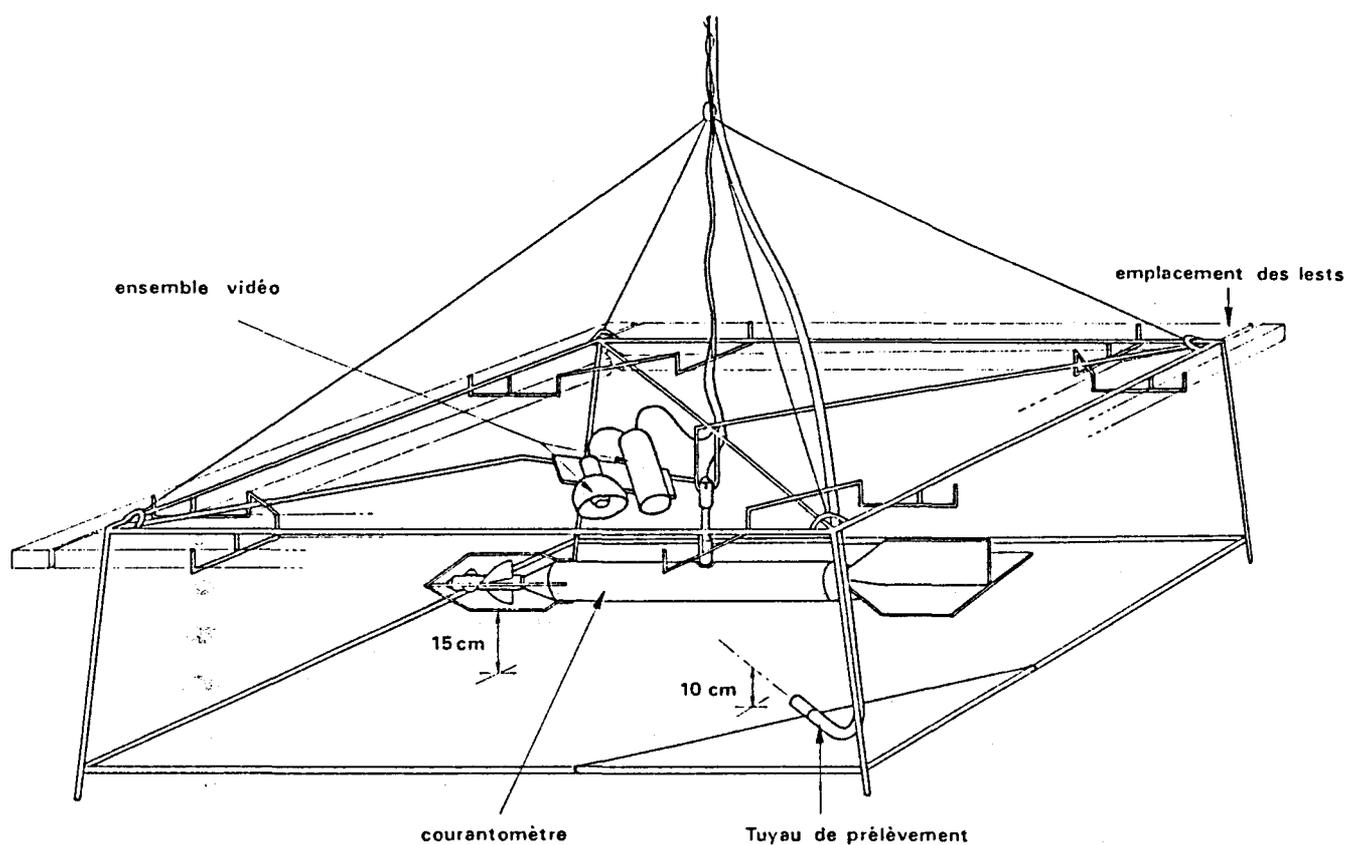


Fig. 12 : Schéma et vue *in situ* du dispositif utilisé lors des opérations en point fixe pour les prélèvements d'eau, les relevés courantologiques et l'observation du comportement des ophiures (cliché A. RICHARD)

Le câble de la caméra, celui du courantomètre ainsi que le tuyau sont maintenus sur le câble porteur pour éviter tout entraînement par le courant. Le support est déposé un peu avant l'étales en filant 50 m de câble environ.

A bord, la pompe débite en continu (environ 35 l.mn<sup>-1</sup>) tandis que l'attitude suspensivore des ophiures est observée et enregistrée, en relation avec la vitesse du courant.

La surface observée est difficile à apprécier (0,25 à 1 m<sup>2</sup> environ) car elle varie avec les conditions de visibilité. Elle est toutefois suffisante pour déterminer la tendance générale du comportement de la population.

La turbidité est mesurée à bord par néphélogéométrie (turbidimètre HACH modèle 43900) et s'exprime en NTU. Cette mesure en continu nous a permis de calculer le temps de remontée des particules : lorsqu'un phénomène de remise en suspension est introduit artificiellement dans le milieu (support non stable au fond), celui-ci est détecté sur l'enregistreur environ 2 mn après sa formation.

Les autres paramètres (matières en suspension et métaux associés, pigments chlorophylliens, fraction organique particulaire) nécessitent pour leur analyse une filtration de l'eau. Celle-ci a été effectuée à bord, sous pression contrôlée d'air comprimé. Les filtres ont été immédiatement congelés. Les modalités des différentes analyses sont décrites aux chapitres II.3 et II.6.

Compte-tenu de la fragilité du matériel embarqué, la réalisation de ces opérations a été évidemment très dépendante des conditions météo ; malgré ce handicap, elles ont pu toutefois être menées à des périodes et des coefficients de marée différents.

Nous avons par ailleurs utilisé des bouteilles de prélèvement NISKIN (capacité 8 l.) lors des radiales côte-large.

### 1.3. Opérations réalisées en plongée autonome

Afin d'évaluer l'apport benthique (décantation de particules causée par l'activité suspensivore des ophiures), nous avons réalisé des opérations en plongée autonome où nous avons utilisé le système schématisé et représenté *in situ* figure 13.

Il est constitué de deux parties : un fond en PVC permettant de recueillir les dépôts éventuels, sur lequel vient s'articuler une armature inox recouverte d'un filet (vide de maille : 5 mm). Après installation au fond sur un site plat, des ophiures ont été enclavées dans ce filet et isolées du fond pour éviter tout contact avec les dépôts. La surface de ce "piège" est de 0,25 m<sup>2</sup>. Un bac sans ophiure est également déposé sur le fond, à titre de témoin lors des expériences.

Ces deux dispositifs ont été installés au cours d'un étales et récupérés à l'étales suivant après avoir introduit avec précaution les fonds des deux pièges dans des boîtes étanches.

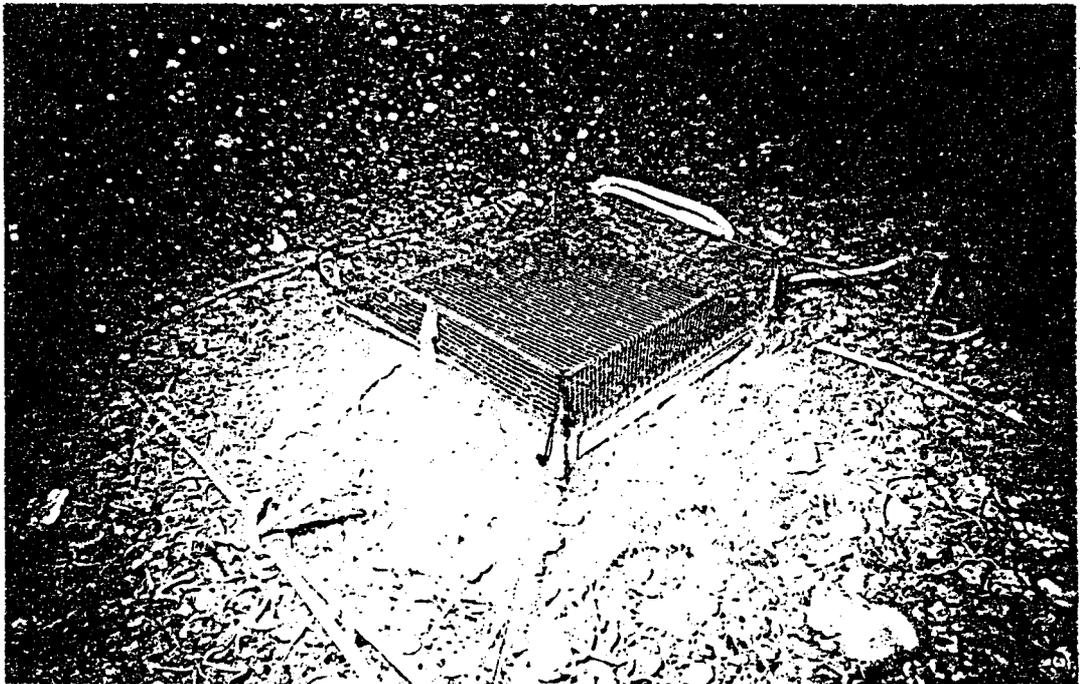
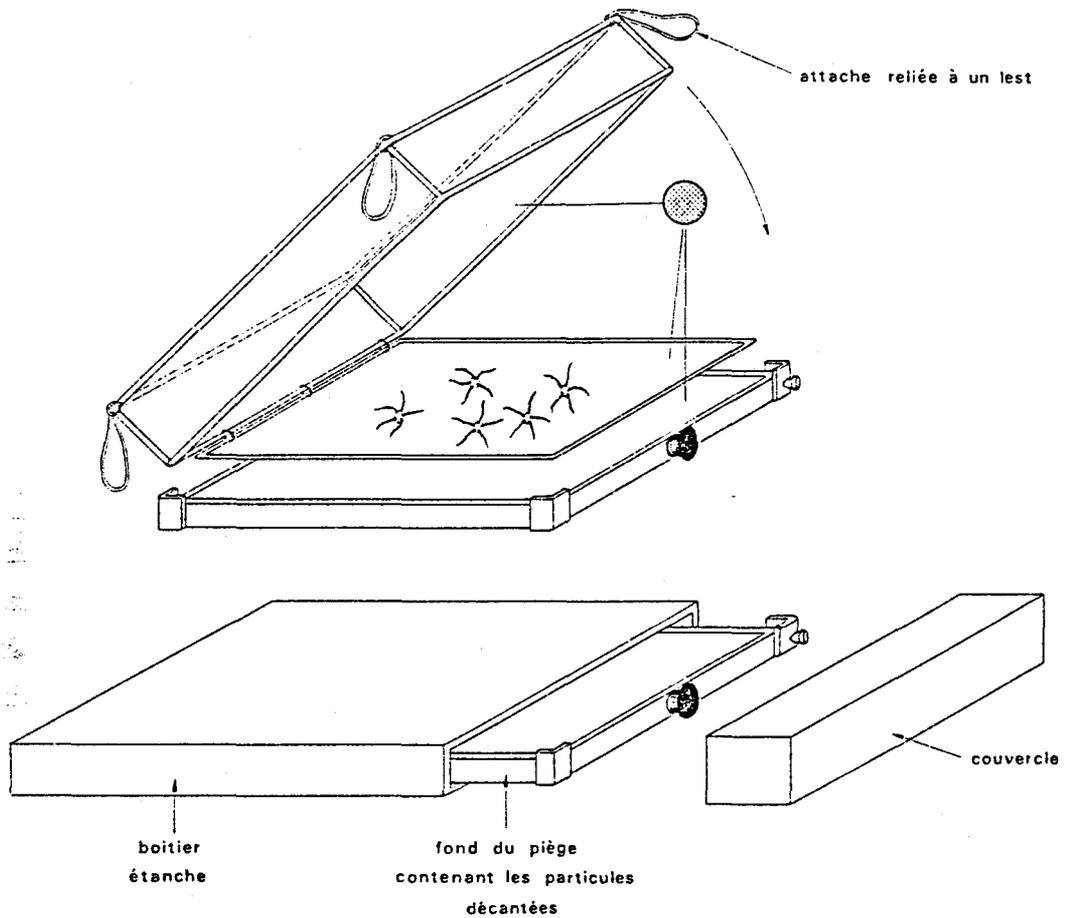


Fig. 13 : Schéma et vue *in situ* du dispositif utilisé lors des opérations en plongée pour évaluer la décantation de particules causée par l'activité suspensivore des ophiures (cliché A. RICHARD)

De retour au laboratoire les ophiures soumises à l'expérience ont été comptées et l'eau filtrée (environ 10 l. dans chaque dispositif) ; l'analyse de la qualité (C et N) de la fraction organique particulaire a été effectuée (cf. chapitre II.6). Le sédiment piégé dans le fond du dispositif expérimental a été recueilli en vue d'une analyse granulométrique (cf. chapitre II.7.2).

La durée de chaque plongée étant de 35 mn environ, nous avons dû travailler à 3 ou 4 plongeurs par des coefficients faibles à moyens afin de bénéficier d'étales relativement longs.

#### 1.4. Expériences concernant l'excrétion de l'ophiure

Ne disposant que de la drague comme engin de prélèvement sur des fonds caillouteux, nous avons réalisé des dragages rapides (1 mn au plus) pour réduire au maximum le stress causé aux ophiures. (Nous verrons toutefois au chapitre IV.E que des expériences réalisées en laboratoire ont montré que l'influence du stress sur l'excrétion ammoniacée des ophiures semblait négligeable).

Afin d'établir le lien entre la nutrition de l'ophiure et la vitesse du courant, les prélèvements ont été réalisés à deux moments du cycle marégraphique : 1 H 30 avant et après étales. Deux démarches ont été ensuite adoptées :

##### . Etude des rejets solides :

Les organismes recueillis, débarrassés avec précaution du sédiment par un rinçage rapide, ont été immédiatement placés dans un bac contenant 15 l d'eau. La densité des ophiures soumises à l'expérience a toujours été voisine de celle observée dans le milieu naturel. Les individus ont été isolés du fond du bac par un filet pour éviter tout contact avec les fèces. Au bout de 6 heures (temps approximatif écoulé entre deux étales successifs), le nombre d'ophiures a été déterminé et la totalité de l'eau a été filtrée à bord (filtres Whatman GF/C). Les filtres ont été immédiatement congelés. La quantité et la qualité des fèces (fraction organique particulaire et métaux associés) ont été déterminées au laboratoire (cf. chapitre II.6).

##### . Etude des rejets dissous :

Nous avons principalement analysé l'excrétion ammoniacée.

500 à 700 ophiures ont été déposées dans un bidon contenant 10 l d'eau. Un deuxième bidon a servi de témoin. L'eau de ces deux récipients a été échantillonnée toutes les 30 mn pendant 6 à 8 heures, afin de suivre l'évolution du taux de  $\text{NH}_4^+$  dissous rejeté par les ophiures.

Conformément au protocole de dosage (cf. chapitre II.3.4), deux replicats ont été prélevés à chaque fois et les réactifs immédiatement ajoutés en mer. Puis, au laboratoire, les flacons placés à l'abri de la lumière ont été analysés trois jours après. Toutes les manipulations ont dû être menées avec soin à bord pour éviter les pollutions externes (évitement de la fumée du moteur en particulier).

Nous verrons dans l'exposé des résultats que quelques expériences complémentaires ont été réalisées en laboratoire dans les mêmes conditions expérimentales, sur des individus nourris ou soumis à des jeûnes expérimentaux.

### 1.5. Relevé de température

Les bouteilles de prélèvement d'eau de type NISKIN sont équipées d'un thermomètre à renversement protégé (Richter et Wiese). Après stabilisation (10 mn), l'ensemble est remonté et la température, mesurée à 1 m du fond, est lue au 1/10<sup>ème</sup> de degré.

### 1.6. Prélèvement du plancton

Pour détecter au laboratoire la présence d'ophioplutei dans la masse d'eau, des échantillonnages ont été réalisés à l'aide d'un filet à plancton de type WP2 de 80 µm de vide de maille.

## 2. NUTRITION EXPERIMENTALE

Le but des expérimentations a été double : il s'agissait de quantifier l'activité suspensivore des ophiures en fonction du flux incident de particules nutritives (cf. chapitre IV.C.III) et d'évaluer la vitesse de transfert de ces substances dans les différents viscères de l'ophiure (cf. chapitre III.6).

Compte-tenu du nombre d'expériences à effectuer et du contrôle de plusieurs paramètres (maîtrise du flux incident notamment), ces expériences n'étaient pas réalisables en milieu naturel mais nous nous sommes toutefois attachés à nous en rapprocher le plus possible en laboratoire.

Nous avons utilisé le phytoplancton comme élément nutritif ; la diatomée *Skeletonema costatum* a été choisie car elle a déjà été utilisée expérimentalement comme élément nutritif de l'espèce (ROUSHDY & HANSEN, 1960).

### 2.1. Culture de la diatomée *Skeletonema costatum*

La souche utilisée a été fournie par l'IFREMER de Nantes. Elle a été isolée par J.M. ROBERT (Laboratoire de Biologie marine, Faculté des Sciences de Nantes).

Ces algues unicellulaires de quelques microns sont réunies entre elles par des ponts siliceux très fins ; la longueur des chaînes est variable et dépend de l'agitation du milieu.

Les conditions de culture ont été les suivantes :

La souche mère a été diluée dans des poches en plastique contenant de l'eau de mer filtrée stérile et un bulleur. Ces poches ont été soumises à un éclairage saturant de photopériode 12 / 12, à la température du laboratoire.

Les facteurs de croissance ont été phosphates, nitrates et silicates de sodium, mais également vitamines et métaux en traces. Ces produits ont été ajoutés tous les jours, en fonction du volume de la culture et suivant les recommandations de LE BORGNE (1986) (cf. annexe 1).

L'évolution du développement algal en fonction du temps présente l'allure caractéristique de la croissance d'une culture de phytoplancton (Fig. 14 a). La phase exponentielle de croissance des cellules dure 6 jours. Puis les cellules meurent et ne sont plus remplacées. Cet arrêt de production de matériel organique est d'ailleurs confirmé par l'évolution du carbone organique particulaire (Fig. 14 b). La stagnation de ce paramètre à partir du septième jour traduit la transformation de la chlorophylle *a* en divers produits de dégradation (phéopigments notamment).

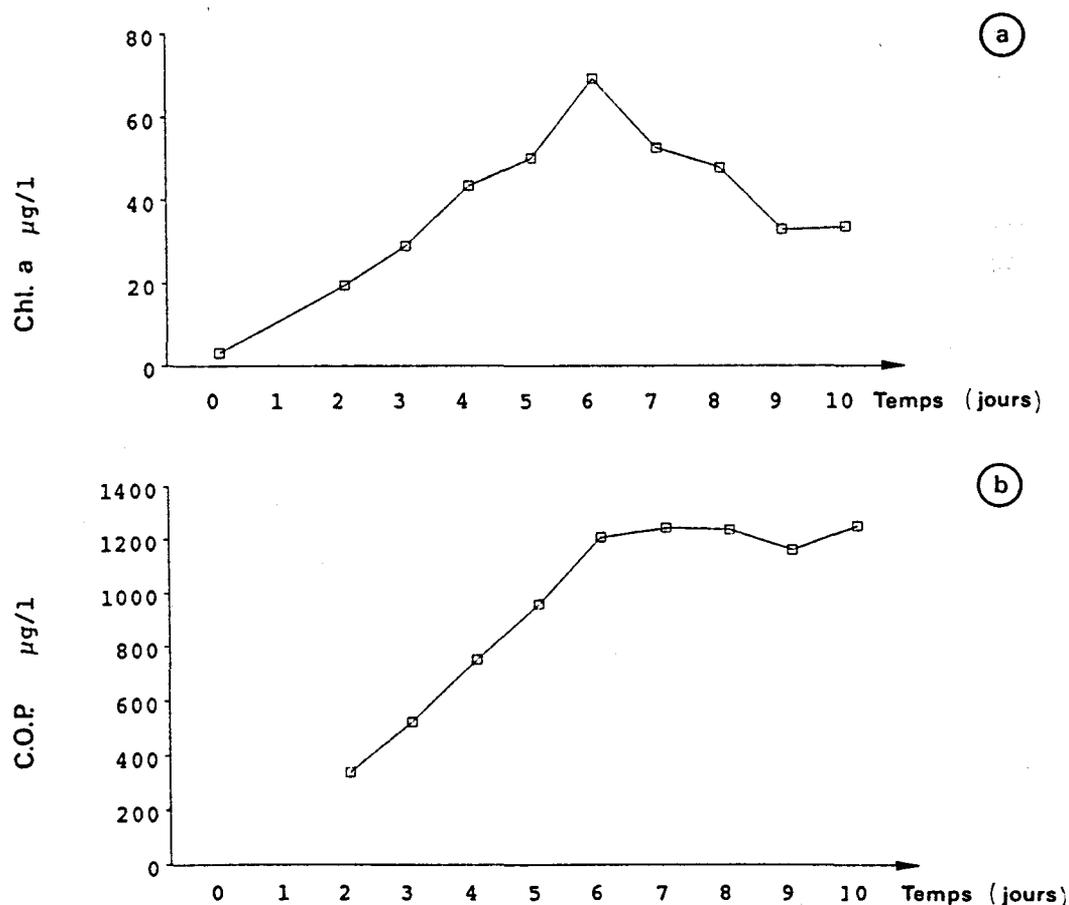


Fig. 14 : Evolution des teneurs en Chl. *a* (a) et C.O.P. (b) dans la poche contenant la culture de la diatomée *Skeletonema costatum*

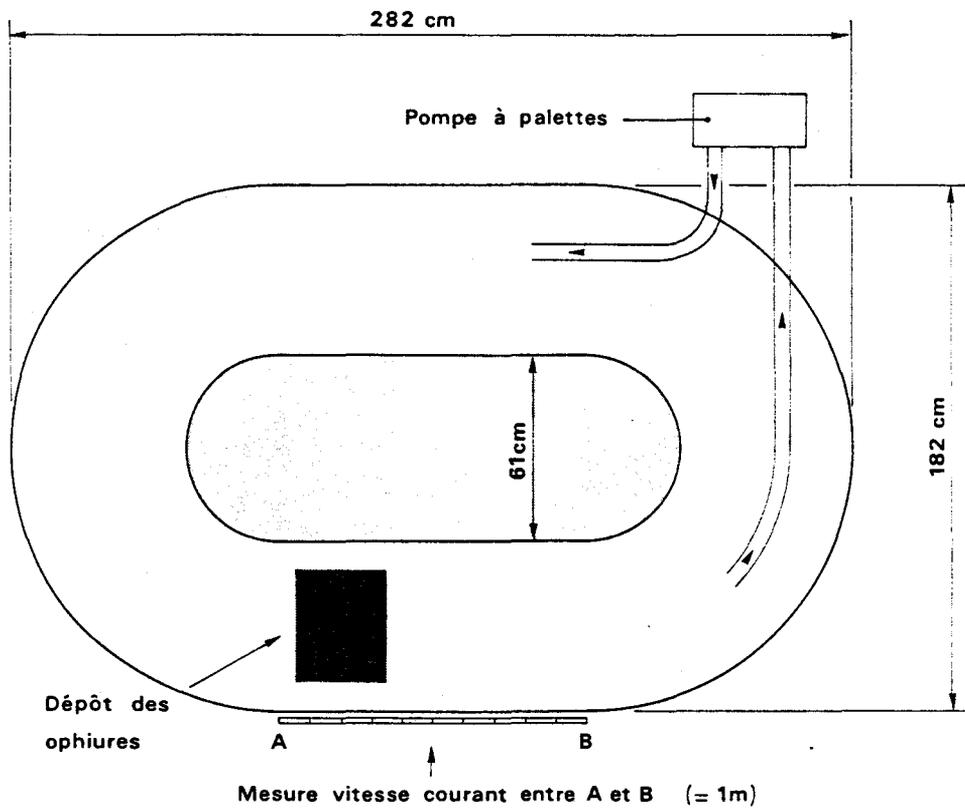


Fig. 15 : Bassin expérimental utilisé pour les mesures de l'activité suspensivore des ophiures

Au cours de nos différentes expériences menées sur la nutrition de l'ophiure, nous avons toujours utilisé des cultures de phytoplancton en phase exponentielle de croissance.

## 2.2. Mesure de l'activité suspensivore des ophiures

Les caractéristiques du bac d'expérimentation utilisé sont mentionnées figure 15.

La masse d'eau (hauteur 10 cm) est mise en mouvement grâce à l'utilisation de deux pompes à palettes. La régularité de l'écoulement est favorisée par la forme particulière du bassin. Nous avons travaillé en courant quasiment constant ( $8 < v < 10 \text{ cm.s}^{-1}$ ). Cette vitesse permet une filtration optimale des ophiures sans qu'elles ne soient emportées (le fond lisse n'offre en effet aucune prise). Elle a été mesurée à partir du déplacement d'un objet en surface entre les points A et B (cf. schéma figure 15).

Après avoir rempli le bassin, environ 1000 ophiures adultes y sont déposées en paquet.

Une fois la position suspensivore adoptée, le plancton est ajouté de façon à obtenir une concentration en chlorophylle *a* dans l'eau déterminée (=  $t_0$  de l'expérience). L'évolution temporelle de ce paramètre (traduisant la diminution des cellules phytoplanctoniques dans le bassin) a été suivie en effectuant des prélèvements d'eau toutes les 30 mn (3 replicats) pendant les 6 heures d'expérience. Les modalités de ce dosage sont décrites au chapitre II.3.3.

Une expérience témoin (sans ophiure) a également été réalisée afin de vérifier l'absence de sédimentation des cellules au fond ou sur les parois du bassin.

Les ophiures étant des organismes lucifuges, nous avons opéré en lumière restreinte pendant le déroulement des expériences.

## 2.3. Intégration par l'ophiure de diatomées marquées au $^{14}\text{C}$

Ces expériences complémentaires aux précédentes avaient pour but de préciser la vitesse d'intégration du marquage dans les viscères de l'ophiure. Nous verrons qu'elles nous ont, en fait, apporté que des informations limitées.

Nous avons employé, en la simplifiant, la technique de AMOUROUX (1982) que nous avons adaptée à l'ophiure.

Le marquage de la souche a été réalisé grâce à la technique de STEEMAN-NIELSEN (1952), méthode couramment employée pour la détermination de la production primaire phytoplanctonique :

la culture de microalgues (concentration Chl *a* : 50 à 70  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) est répartie dans des flacons en verre clair de 125 ml. Ces échantillons sont inoculés avec une solution de bicarbonate de sodium marqué (activité totale : 5  $\mu\text{Ci}$ , source Dupont de Nemours).

L'incubation est réalisée à température constante sous éclairage saturant de type lumière du jour. Une recherche du marquage optimal nous a conduit à fixer la durée de l'incubation à 6 heures. Le phytoplancton est ainsi rendu radioactif, émettant un rayonnement  $\beta^-$  mesurable.

Après incubation, la culture subit une légère centrifugation. Les cellules récupérées sont remises en suspension dans de l'eau de mer filtrée.

Nous avons utilisé pour chaque expérience 3 l d'eau (concentration initiale en Chl. *a* : 10  $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  environ) et une soixantaine d'ophiures de taille et de développement gonadique semblables. Un courant continu a été généré par une pompe péristaltique de façon à obtenir un comportement suspensivore constant des individus.

Les ophiures ainsi que l'eau du cristalliseur ont été régulièrement échantillonnées :

. Analyse par scintillation liquide (LKB, Wallac) :

A chaque prélèvement, 3 ophiures ont été échantillonnées. Les disques (coupés en morceaux) et les gonades ont été séparés, déposés dans des fioles et séchés pendant 24 heures en étuve (35°C maximum). Après hydrolyse de ces différents tissus avec 1 ml de KOH 5N pendant 24 heures à 60°C, on a ajouté après refroidissement 600  $\mu\text{l}$  de HCl concentré puis 10 ml de liquide scintillant (Dynagel, J.T. BAKER) (l'acide permet de neutraliser le milieu et d'atténuer la chimioluminescence).

Parallèlement à cela, l'eau du cristalliseur (3 replicats de 125 ml) a également été prélevée puis filtrée sur membrane Sartorius (acétate de cellulose, porosité 0,45  $\mu\text{m}$ ). Après séchage en dessiccateur, les filtres ont été dissous dans 10 cc de liquide scintillant.

Après un repos d'une semaine, l'ensemble des fioles est analysé. Une correction de quenching est apportée par standardisation interne. Les résultats sont exprimés en dpm.

. Analyse par autoradiographie :

Les fragments d'estomac et de gonade ont été fixés au liquide de Hollande puis inclus dans la paraffine (cf. chapitre II.5.1). Les coupes à 6  $\mu\text{m}$  ont été déposées sur lames gélatinées puis traitées au laboratoire du Professeur PORCHET, URA148, Université de Lille (Mme F. BONET) : dépôt d'une émulsion K5 Ilford suivie d'une exposition de 10 jours.

### 3. ANALYSES PHYSICOCHIMIQUES

Certaines d'entre elles ont été effectuées à bord, immédiatement après le prélèvement. C'est le cas de la température et de la turbidité (cf. chapitre II.1). Les autres analyses ont du être différées, soit parce qu'elle nécessitaient l'emploi d'un matériel non

embarquable à bord du "SEPIA II", soit parce qu'elles n'étaient pas matériellement réalisables en même temps que les prélèvements.

### 3.1. Matières en suspension (MES)

Nous avons utilisé des filtres en fibres de verre (Whatman GF/C), supports habituellement employés pour ce type d'analyse pondérale (MAILLARD-QUISTHOUDT, 1988). Ces filtres après un traitement préalable (cf. chapitre II.6.1.2) ont été pesés au centième de mg. Après filtration à bord d'un volume connu, ils ont subi un séchage à 45°C et une nouvelle pesée (on s'assure que leur poids reste constant). Le taux de MES est exprimé en  $\text{mg.l}^{-1}$ . Ces valeurs pondérales de turbidité (MES) ont été comparées à celles mesurées *in situ* par néphélogéométrie.

### 3.2. Salinité

Les échantillons d'eau ont été conservés dans des flacons en verre hermétiquement bouchés, placés au frais et à l'obscurité. L'appareil utilisé est un salinomètre Beckman (modèle RS7-C) donnant une précision d'environ dix millièmes de  $\text{g.l}^{-1}$ .

### 3.3. Pigments chlorophylliens

Le dosage de la chlorophylle *a* permet d'apprécier la quantité de phytoplancton présent dans la masse d'eau.

Après une filtration sous vide modéré pour ne pas léser les cellules, quelques gouttes d'une suspension de  $\text{Mg CO}_3$  ont été déposées sur chaque filtre pour éviter la dégradation de la chlorophylle *a* en phéophytine. Ceux-ci ont ensuite été placés à l'obscurité et congelés. Les analyses ont été effectuées selon les prescriptions de RICHARDS & THOMPSON (1952) : extraction à l'acétone suivie d'un dosage spectrophotométrique.

Nous avons utilisé un spectrophotomètre UVIKON 940 (KONTRON Instruments).

### 3.4. Azote ammoniacal

Le dosage de l'azote ammoniacal excrété par les ophiures a été réalisé au spectrophotomètre d'après la méthode de KOROLEFF (1970). La précision des mesures est de l'ordre de 4% sur les résultats.

Le témoin nous a permis de déterminer la concentration initiale en ions ammonium ( $\text{NH}_4^+$ ) dans l'eau de mer et de vérifier que l'expérience se déroulait sans contamination externe. La valeur moyenne de ce témoin a été retranchée des résultats expérimentaux afin

d'évaluer la quantité de  $\text{NH}_4^+$  apparue réellement dans le bidon contenant les ophiures. Les valeurs obtenues ont été calculées en tenant compte de la variation de volume d'eau dans les bidons et du nombre d'ophiures soumis à l'expérience ; ces résultats sont donc exprimés en  $\mu\text{g N ind}^{-1}$ .

Après avoir calculé la meilleure régression pour chaque expérience, les pentes des droites obtenues ont été comparées entre elles après calcul de leur écart-type  $\sigma$  :

$$\sigma = a [(1 - r^2) / (N - 1)]^{1/2}$$

a : pente de l'équation linéaire

r : coefficient de corrélation

N : nombre de prélèvements

Puis un test-t de Student a été appliqué pour la comparaison des différents taux d'excrétion :

$$t = (a_1 - a_2) / (\sigma_1^2 + \sigma_2^2)^{1/2}$$

#### 4. MESURES EFFECTUEES SUR OPHIOTHRIX FRAGILIS

##### 4.1. Détermination du sex-ratio

Il a été déterminé à partir de cent individus examinés à chaque prélèvement. Leur sexe a été déterminé à l'oeil nu ou sous loupe binoculaire lorsque l'individu était mûr ou proche de la maturité et sous microscope lorsque l'individu était en début de maturation.

##### 4.2. Détermination des stades gonadiques, du rapport gonado-somatique et de l'indice de maturité de la population

La fixation et l'inclusion des gonades ont été réalisées suivant les modalités décrites au chapitre II.5.1.

L'observation de dix coupes transversales dans la région médiane d'une gonade a permis la détermination du stade gonadique de l'ophiure considérée. Ces stades (I à V) ont été déterminés en relation avec la taille des individus examinés. Nous avons utilisé pour la mesure du diamètre des disques la méthode de GUILLE (1964) (Fig. 16) ; les tailles ont été réparties par classes de 1 mm. La proportion des différents stades mâles et femelles a été établie après examen de deux individus de chaque sexe dans chacune des classes de taille, à partir de 5 mm, ceci pour chaque prélèvement.

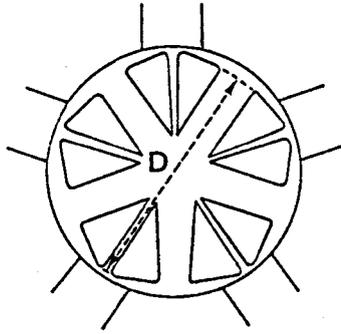


Fig. 16 : Méthode utilisée pour la mesure du diamètre du disque  
d'*Ophiothrix fragilis* (d'après GUILLE, 1964)

Afin de suivre plus précisément l'évolution temporelle du cycle reproducteur, nous avons choisi d'utiliser deux méthodes complémentaires : le calcul du rapport gonado-somatique et celui de l'indice de maturité.

- Le rapport gonado-somatique est défini comme étant le pourcentage du poids frais des gonades sur le poids frais de l'animal entier. Les moyennes ont été effectuées sur dix individus mâles et dix individus femelles pris dans la classe de taille 9-10 mm. Cette valeur permet en quelque sorte d'apprécier l'effort de reproduction d'une espèce ; nous l'avons calculée en relation avec le stade gonadique des ophiures examinées.

- L'indice de maturité (IM) a été établi suivant la méthode de YOSHIDA (1952 *in* PATENT, 1969) :

$$IM = \frac{\sum_{i=1}^p i.n_i}{\sum_{i=1}^p n_i}$$

$p$  : nombre de stades de développement décrits

$i$  : stade de développement considéré

$n_i$  : nombre d'individus du stade  $i$  dans le prélèvement

Le calcul de cet indice nous renseigne quant à lui sur l'état des cellules sexuelles.

#### 4.3. Suivi ovocytaire et analyse des acides aminés contenus dans les ovocytes

Les mesures ont été réalisées à l'aide d'un microscope muni d'une chambre claire et d'une tablette graphique reliée à un microordinateur, dispositif mis en oeuvre à la Station en s'inspirant de la technique de DUCHENE (1986). Nous avons mesuré à l'état frais le diamètre de cent ovocytes d'une gonade pour chaque femelle.

L'analyse d'acides aminés contenus dans des ovocytes matures isolés a été réalisée à l'Institut de Recherches sur le Cancer à Lille (URA 407, Dr SAUTIERE) : après lyophilisation, les ovocytes sont hydrolysés avec HCl 6 N à 110°C pendant 24 heures. Le dépôt est ensuite repris dans un tampon puis analysé (autoanalyseur Beckman 6300).

#### 4.4. Prélèvement des contenus stomacaux

Quelques ophiures adultes (8 mm < Ø disque < 10 mm) ont été prélevées à différents moments du cycle marégraphique. Comme le nombre d'individus à examiner était faible, nous avons pu utiliser exceptionnellement la benne Van Veen qui nous a permis de récolter dans des conditions moins stressantes pour les ophiures entre 5 et 15 individus par prélèvement, ceci malgré la présence des cailloutis empêchant bien souvent la fermeture totale de l'engin.

Après une fixation au Carnoy dès leur sortie de l'eau et une dissection minutieuse sous binoculaire, les contenus stomacaux ont été prélevés par aspiration à l'aide d'une pipette Pasteur, puis transférés dans l'alcool absolu. Cette méthode permet de recueillir la majeure partie du contenu, si l'ophiure n'a pas séjourné trop longtemps dans le fixateur (un séjour prolongé tend à durcir les pièces et rend adhérent le contenu à l'épithélium stomacal). Nous nous sommes donc attachés à réaliser nos dissections en deux jours maximum afin de conserver des conditions de dissection aisées et constantes.

Au cours de la dissection, nous avons établi une échelle arbitraire correspondant à l'état de "remplissage" de chaque estomac, définie comme suit :

- 0 : estomac vide ou presque
- 1 : estomac en partie plein
- 2 : estomac plein

L'analyse quantitative a été précisée par la pesée du matériel recueilli (dépôts sur des filtres Whatman GF/C soumis au traitement décrit chapitre II.6.1.2). Les moyennes ont été effectuées sur des séries de vingt ophiures.

Le dosage de la fraction organique particulière (C et N) a également été entrepris (cf. modalités chapitre II.6.1).

## 5. TECHNIQUES DE MICROSCOPIE

Nous avons examiné les tissus reproducteur et digestif :

En ce qui concerne les gonades, le prélèvement ne pose pas de problème particulier, si ce n'est le problème de la taille chez les jeunes individus. Par contre, l'appareil digestif chez les échinodermes est d'une manière générale très fragile et la difficulté de le fixer correctement est un problème qui a déjà été soulevé par certains auteurs ; en particulier ROUBAUD (1965) souligne la difficulté d'accès et l'extrême fragilité du tube digestif d'*Ophiothrix quinquemaculata* et propose différentes techniques de fixation. Dans tous les cas, il est indispensable de réaliser une dissection minutieuse et une fixation rapide afin de ne pas léser la trame du tissu prélevé.

Différentes méthodes d'étude ont été adoptées, en fonction des caractéristiques que nous voulions mettre en évidence.

### 5.1. Microscopie photonique

La fixation des viscères a été réalisée au liquide de Hollande.

Pour le prélèvement des gonades, les individus ont été disséqués rapidement dans l'eau de mer, sous loupe binoculaire, puis les gonades ont été immédiatement introduites dans le fixateur.

En ce qui concerne l'estomac, dont le prélèvement est plus long et plus minutieux, nous avons choisi de plonger l'ophiure entière dans le fixateur et d'effectuer ensuite la dissection, sous loupe binoculaire. Cette méthode nous a donné les meilleurs résultats quant à la conservation du tissu.

Après une déshydratation classique et un passage des pièces dans le benzoate de méthyle-celloïdine, celles-ci ont été incluses dans la paraffine et coupées à 5-6  $\mu\text{m}$ . Les colorations histologiques que nous avons employées ont été réalisées selon les prescriptions de MARTOJA & MARTOJA (1967) et de GABE (1968). Elles sont les suivantes :

Hématoxyline de Groat, picro-indigocarmin pour la reconnaissance structurale du tissu ; réactif de Schiff et bleu Alcian à différents pH (0,5 et 2,5) pour la recherche de composés mucoïdes.

### 5.2. Microscopie électronique

Les coupes ultrafines (ultratome Reichert) ainsi que les observations aux microscopes électroniques à transmission (Philips EM 300) et à balayage (Jeol 840 JSM) ont été réalisées au Service Accueil de microscopie électronique du CNRS-PARIS VI à Paris.

### 5.2.1. Microscopie électronique à transmission (MET)

La méthode consistant à couper en deux le disque de l'ophiure est celle qui a donné les meilleurs résultats ; l'épithélium digestif est immédiatement en contact avec le fixateur. La dissection ne se fait qu'en fin de fixation.

Selon les composés à mettre en évidence, nous avons adopté diverses techniques dont celle de SABATINI et coll. (1963) qui recommandent une fixation au glutaraldéhyde à 3% dans un tampon phosphate suivie d'un lavage et d'une post fixation au tétr oxyde d'osmium en solution dans le même tampon. Après déshydratation et passage dans l'oxyde de propylène, les pièces sont incluses dans l'EPON 812. Les coupes semi-fines ont été colorées au bleu de méthylène et les coupes ultra-fines contrastées à l'acétate d'uranyle et citrate de plomb selon REYNOLDS (1963). Cette première méthode nous a donné les meilleurs résultats quant à la reconnaissance morphologique du tractus digestif et l'ultrastructure de ses différents types cellulaires.

Pour la conservation des lipides, nous avons choisi une fixation dans du tétr oxyde d'osmium à 4% dans l'eau distillée. Les coupes montées sur grilles d'or sont exposées au thiocarbohydrazide (TCH) à 1% pendant 1 H à 50°C. Après des rinçages répétés à l'eau distillée, elles sont contrastées au tétr oxyde d'osmium à 2% (SELIGMAN et coll., 1966).

Pour la mise en évidence du glycogène, nous avons utilisé la technique de SELIGMAN modifiée par THIERY (1967) : après la double fixation (SABATINI et coll., 1963), les coupes obtenues sont oxydées par l'acide périodique à 1% puis exposées au TCH à 0,2% pendant 35 mn. Après un lavage soigneux, elles sont transférées dans une solution de protéinate d'argent à 1% pendant 30 mn.

La détection de la phosphatase acide a été réalisée grâce à la méthode de PASTEELS (1969) : fixation au glutaraldéhyde à 0,5% dans un tampon cacodylate 0,5 M pH 7,4, lavage dans ce même tampon, incubation à 37°C des coupes (sauf les témoins) dans du  $\beta$  glycérophosphate de sodium, nouveau lavage suivi d'une surfixation dans du tétr oxyde d'osmium à 1% dans le tampon cacodylate. Les coupes sont contrastées uniquement à l'acétate d'uranyle avant observation.

### 5.2.2. Microscopie électronique à balayage (MEB)

La fixation *in situ* du contenu gastrique a été réalisée immédiatement après le prélèvement des ophiures en mer.

Nous avons utilisé du glutaraldéhyde à 3% dans un tampon phosphate. L'injection du produit a été faite par la bouche à l'aide d'une seringue puis l'ophiure entière a été immergée dans le fixateur.

Après déshydratation puis ouverture de l'estomac, les échantillons ont été lyophilisés par passage au point critique puis métallisés à l'or-palladium. Ces traitements successifs provoquent nécessairement une perte du contenu stomacal, néanmoins la fraction adhérente aux villosités a toujours pu être conservée.

## 6. TECHNIQUES DE MICROANALYSE

### 6.1. Dosage de la fraction organique particulaire

Le carbone et l'azote sont deux éléments présents à la fois au sein des cellules phytoplanctoniques et dans la matière organique indifférenciée en suspension dans l'eau. Leur dosage permet de définir la quantité et la qualité des particules potentiellement assimilables par l'ophiure.

#### 6.1.1. Principe

Les échantillons subissent tout d'abord une oxydation à 1020°C ( $\pm 10^\circ\text{C}$ ) au contact d'un gaz vecteur (hélium) enrichi à 3% d'oxygène. Les produits libérés sont préalablement dirigés vers une colonne de réduction chauffée à 650°C ( $\pm 20^\circ\text{C}$ ) avant d'être entraînés vers la colonne de chromatographie où sont séparés les différents constituants du mélange gazeux ; N<sub>2</sub>, CO<sub>2</sub> et H<sub>2</sub>O sont ainsi détectés et enregistrés sous forme de pics séparés, dont la surface est déterminée par intégration.

L'appareil utilisé est un analyseur Carlo Erba modèle 1106 couplé à un intégrateur Delsi. L'injection de l'échantillon est automatique.

#### 6.1.2. Préparation du matériel et analyse

Toutes les manipulations nécessitent un soin particulier afin d'éviter toute contamination. En particulier la préparation des filtres en fibres de verre (Whatman GF/C) doit être très minutieuse ; ceux-ci ont été préalablement emballés dans du papier aluminium puis chauffés à 300°C pendant 3 heures pour éliminer tout dépôt d'origine organique (MAESTRINI et coll., *in* MAILLARD-QUISTHOUDT, 1988). Ils ont ensuite été répartis dans des coupelles en aluminium également calcinées puis prépesés après retour à température ambiante.

Après une filtration soignée à bord, les filtres ont été immédiatement congelés.

De retour au laboratoire, ils ont été séchés à 45°C puis à nouveau pesés (on s'assure que leur poids reste constant). Une partie du filtre a alors été broyée et analysée pour obtenir les concentrations en carbone total particulaire (CTP) et azote total particulaire (NTP) ; l'autre partie a subi une décarbonatation pendant 30 mn sous vapeurs d'acide chlorhydrique concentré pour obtenir les concentrations en carbone organique particulaire (COP) et azote organique particulaire (NOP).

L'analyse des échantillons a été précédée de celle d'étalons (acétanilide) puis de blancs. Les résultats sont exprimés en  $\mu\text{g.l}^{-1}$ .

## 6.2. Dosage des métaux

### 6.2.1. Analyse par spectrophotométrie d'absorption atomique en flamme

Cette méthode de dosage des métaux est la plus couramment utilisée aujourd'hui. Elle a été effectuée sur un appareil Perkin-Elmer modèle 2380 équipée d'une flamme air-acétylène.

#### 6.2.1.1. Principe

Il s'agit de mesurer l'absorption d'énergie lors du passage des atomes de l'état stable à l'état excité. Nous utilisons donc le spectre d'absorption atomique, méthode proposée et développée par WALSH (1955).

Une solution contenant l'élément à analyser est dirigée sur une flamme relativement froide dans laquelle les atomes tendent à rester à l'état stable. Une lampe à cathode creuse émet au travers de cette flamme une radiation de longueur d'onde caractéristique. La baisse de l'intensité résultant de l'absorption d'énergie par l'échantillon est ensuite mesurée par un spectrophotomètre. Cette absorption est proportionnelle au nombre d'atomes stables présents sur le chemin du faisceau incident.

Deux mesures par échantillon sont réalisées. Les seuils de détection de l'appareil sont signalés dans le tableau 2. Les résultats sont exprimés en  $\mu\text{g}$  de métal par gramme de poids sec de matière (ppm) ou en  $\mu\text{g}$  de métal par litre d'eau filtrée.

Tab. 2 : Limites de détection (en ppm) des différents métaux dosés au spectrophotomètre d'absorption atomique en flamme

Fe	Zn	Mn	Pb	Cu	Cd
0,20	0,05	0,10	0,10	0,05	0,03

#### 6.2.1.2. Préparation du matériel et analyse

Le dosage des métaux a été effectué sur des ophiures, leurs fèces, ainsi que sur le matériel particulaire en suspension dans la masse d'eau. Toutes les étapes de ce travail exigent, comme pour le dosage de la fraction organique particulaire, un soin minutieux pour éviter les pollutions accidentelles.

Tout le matériel (colonnes à filtration, filtres, pinces, etc...) est décontaminé par un séjour dans de l'acide nitrique 1 M (24 heures minimum) puis rincé au moment de l'utilisation à l'eau ultrapure (système Milli Q - Millipore).

Pour l'analyse du matériel particulaire, le choix du filtre support a été régi par deux contraintes :

- réaliser des filtrations relativement rapides (pour chaque point fixe, des filtrations en vue d'analyses de chlorophylle, de carbone et d'azote organiques particulières étaient réalisées en parallèle).

- obtenir un dépôt suffisant pour la précision des mesures et la fiabilité des résultats.

Nous avons choisi d'utiliser des filtres Whatman GF/C, supports déjà employés pour le dosage des autres paramètres ; ce choix a donc également permis de travailler sur un même type de matériel. Par ailleurs, c'était le seul type de support utilisable en période de "bloom" phytoplanctonique. Ces filtres en fibres de verre présentent cependant l'inconvénient de ne pas se dissoudre au cours de l'attaque acide.

C'est pourquoi nous avons effectué une série d'analyses témoin pour évaluer les pertes dues au retrait du filtre après action des acides :

Métal analysé	Fe	Mn	Pb	Cu	Cd
Ajouts (ppm)	4	1	2	2	1
Quantité récupérée (ppm)	3,54	0,84	1,95	1,63	0,86
% de perte	11	16	2	18	14

Nous n'avons pas pu doser le Zn, les blancs (= filtres vierges) étant beaucoup trop élevés.

En ce qui concerne les ophiures, celles-ci ont été rincées rapidement à l'eau ultra pure après le prélèvement puis congelées.

La minéralisation des différents échantillons a été réalisée selon le protocole décrit dans le tableau 3 qui a été utilisé par divers auteurs (RICHARD et coll., 1988 ; DIAZ, 1989).

Tab. 3 : Protocoles expérimentaux utilisés pour la minéralisation des échantillons

ANALYSE DES ORGANISMES	ANALYSE DES DEPOTS SUR FILTRES *
<p>Pesée du matériel dans un bécher en téflon</p> <p>↓</p> <p>Séchage en étuve à circulation d'air (110°C pendant 12 H)</p> <p>↓</p> <p>Pesée du poids sec à 0,1 mg près (avoir environ 2 g)</p> <p>↓</p> <p>Pour chaque g de poids sec, ajouter : 5 ml HNO<sub>3</sub> 65% (MERCK, pour analyse) 5 ml HCl 32% (MERCK, pour analyse) 0,5 ml HClO<sub>4</sub> 70% (MERCK, pour analyse) Laisser une nuit à température ambiante</p> <p>↓</p> <p>Boucher et chauffer pendant 4 H à 60°C</p> <p>↓</p> <p>Evaporation à sec</p> <p>↓</p> <p>Le dépôt est repris dans HNO<sub>3</sub> 1 M Filtration sur papier Whatman 2V</p> <p>↓</p> <p>Ajustage du niveau à 25 ml avec HNO<sub>3</sub> 1 M</p> <p>↓</p> <p>Dosage</p>	<p>Séchage en étuve à circulation d'air (110°C pendant 12 H)</p> <p>↓</p> <p>Pesée du poids sec à 0,1 mg près</p> <p>↓</p> <p>Ajouter : 5 ml HNO<sub>3</sub> 65% (MERCK, suprapur) 5 ml HCl 30% (MERCK, suprapur) 0,5 ml HClO<sub>4</sub> 70% (MERCK, suprapur) Laisser une nuit à température ambiante</p> <p>↓</p> <p>Boucher et chauffer pendant 4 H à 60°C</p> <p>↓</p> <p>Le filtre est rincé avec HNO<sub>3</sub> 1 M suprapur, essore puis enlevé</p> <p>↓</p> <p>Evaporation à sec</p> <p>↓</p> <p>Le dépôt est repris dans HNO<sub>3</sub> 1 M Filtration sur papier Whatman 2V</p> <p>↓</p> <p>Ajustage du niveau à 25 ml avec HNO<sub>3</sub> 1 M</p> <p>↓</p> <p>Dosage</p>

\* Pour l'analyse des filtres, des blancs sont traités parallèlement aux échantillons.

### 6.2.2. Analyse par spectrophotométrie d'absorption atomique équipé d'un four graphite

Cette technique a été utilisée lorsque les concentrations métalliques de certains échantillons (dépôts sur filtres) ont été inférieures au seuil de détection en spectrophotométrie d'absorption atomique en flamme (cf. Tab. 2).

Les analyses ont été réalisées au Laboratoire de Chimie Analytique et Marine de Lille (Pr. WARTEL) et ont concerné le Mn, Pb, Cu et Cd.

L'appareil utilisé (spectromètre Varian Zeeman Spectra A 300400) est équipé d'un four graphite GTA 16 et d'un échantillonneur automatique. Les conditions d'analyse sont reportées dans le tableau 4.

Tab. 4 : Conditions d'analyse du Mn, Pb, Cu et Cd au spectrophotomètre d'absorption atomique équipé d'un four graphite

Métal	Modificateur de matrice	Température séchage (degré C)	Température décomposition (degré C)	Température atomisation (degré C)	Température nettoyage (degré C)
Mn	Platine	de 200 à 300	1100 pendant 30 s	2500 pendant 5 s	2600
Pb	Palladium + phosphate de magnésium		1200 pendant 40 s	2400 pendant 3,6 s	2500
Cu	Palladium		1200 pendant 30 s	2700 pendant 3 s	2800
Cd	-		1300 pendant 4,5 s	2400 pendant 2,6 s	2500

### 6.2.3. Analyse par émission ionique secondaire

L'analyse élémentaire des fragments d'estomac a été réalisée grâce à la microsonde ionique mise au point par CASTAING et SLODZIAN en 1962. L'appareil du laboratoire de Biophysique de la Faculté de Médecine à Créteil (analyseur CAMECA SMI 300) a été utilisé (Mme CHASSARD-BOUCHAUD).

#### 6.2.3.1. Principe

Cet appareil permet l'identification des atomes présents dans un échantillon grâce au procédé suivant : l'échantillon à analyser est placé sous l'impact d'un faisceau d'ions

primaires accélérés ( $O_2^+$ ). Ce bombardement provoque l'arrachage de particules (ions secondaires) à la surface de l'échantillon. Celles-ci peuvent être neutres ou chargées, seules sont récupérées et analysées les particules chargées. Ces ions secondaires sont dirigés vers un spectromètre de masse, après passage au travers d'une lentille électrostatique. Ils sont triés en fonction de leur masse, de leur charge électrique et de leur vitesse.

Les résultats sont exprimés de la manière suivante :

En couplant le défilement continu du champ magnétique et celui du papier d'enregistrement, on obtient le spectrogramme de masse de l'échantillon.

Cette méthode microanalytique permet théoriquement la détection de tous les éléments, à partir du lithium de masse atomique 7 jusqu'aux éléments les plus lourds tels que uranium et plutonium avec séparation des isotopes stables ou radioactifs. Toutefois certains éléments ayant un faible rendement ionique peuvent poser des problèmes de détection et doivent être recherchés par d'autres techniques. C'est le cas notamment de Hg, Ni, Ti, V, Zn (CHASSARD-BOUCHAUD, 1985).

La méthode est d'une grande sensibilité ( $10^{-20}$  g pour un grand nombre d'éléments) mais elle ne permet pas d'établir les concentrations précises des éléments au sein d'un tissu biologique. Les conditions d'analyse ont été les suivantes :

Bombardement ions I ( $O_2^+$ ) : 500 à 800 nA

Diaphragme de contraste de la lentille électrostatique : 200  $\mu$ m.

Tension objet : 4,5 KV

#### 6.2.3.2. Préparation du matériel et analyse

La démarche adoptée pour la préparation des échantillons est identique à celle suivie en microscopie optique, à savoir : fixation (mélange de Carnoy), déshydratation puis inclusion dans la paraffine. Les coupes (5  $\mu$ m) sont disposées sur un support en or poli puis déparaffinées et séchées avant l'analyse.

### 7. AUTRES ANALYSES EFFECTUEES

#### 7.1. Analyse en composantes principales (ACP)

Cette méthode graphique descriptive permet de dégager les relations éventuelles entre différents paramètres étudiés, ceci à partir d'une matrice de données. Nous l'avons utilisée pour étudier l'ensemble des données des points fixes.

Les matrices analysées sont définies par leurs colonnes (paramètres hydrologiques étudiés) et par leurs lignes (observations correspondant aux heures de prélèvement).

Les variables (= paramètres hydrologiques) étant exprimées dans des unités différentes, nous avons travaillé avec des données centrées-réduites (c'est-à-dire à partir de la matrice des corrélations) afin de donner le même poids à chacune de ces variables.

Les données ont été traitées sur microordinateur Compaq (logiciel STAT-ITCF).

### 7.2. Analyse granulométrique

Ces analyses ont été effectuées sur le sédiment recueilli en plongée lors des expériences sur les conséquences de l'activité suspensivore d'*Ophiothrix fragilis* sur le domaine benthique (chapitre II.1.3).

La méthodologie employée a été la suivante :

- Dessalage du sédiment et tamisage en phase liquide de la fraction pélitique.
- Séchage du sédiment à 110°C pendant au moins 24 heures.
- Tamisage sur colonne vibrante : le sédiment est passé sur trois séries de colonnes de tamis (type AFNOR) en respectant les temps suivants :
  - tamis de 10 à 0,80 mm de vide de maille : 10 mn
  - tamis de 0,63 à 0,20 mm de vide de maille : 20 mn
  - tamis de 0,16 à 0,050 mm de vide de maille : 20 mn
- Pesée des refus de tamis à 0,01 g près.

Les regroupements adoptés pour la classification des fractions granulométriques sont dérivés de la classification de LARSONNEUR (1977) :

- grain > 10 mm : cailloutis
- de 2 à 10 mm : graviers
- de 1 à 2 mm : sables grossiers
- de 0,5 à 1 mm : sables moyens
- de 0,2 à 0,5 mm : sables fins
- de 0,050 à 0,2 mm : sablons
- grain < 0,050 mm : pélites

Les pourcentages pondéraux de chacune des catégories granulométriques sont calculés ; les résultats sont présentés sous forme d'histogrammes.

### 7.3. Transparisation de membranes filtrantes

Cette méthode permet de visualiser sous microscope les particules et organismes planctoniques déposés sur un filtre rendu transparent à la lumière.

Nous avons employé la technique simple de BOND & MEADE (1966) qui préconise l'utilisation de membranes en acétate de cellulose (GELMAN - porosité 0,45  $\mu\text{m}$ ). Après filtration et séchage à température ambiante, celles-ci sont placées entre lame et lamelle dans un film d'huile à immersion où elles deviennent translucides.

Pour éviter les dépôts importants impliquant une mise au point difficile, une faible quantité d'eau a été filtrée (0,25 l). Les filtrations ont toujours été réalisées sous vide modéré de façon à éviter l'éclatement des cellules.

CHAPITRE III

BIOLOGIE ET ETHOLOGIE  
DE L'OPHIURE  
OPHIOTHRIX FRAGILIS

**CHAPITRE III**  
**BIOLOGIE ET ETHOLOGIE DE L'OPHIURE**  
***OPHIOTHRIX FRAGILIS***

**1. MAINTENANCE DES OPHIURES EN AQUARIUM**

Après chaque récolte, les individus en bon état (possédant au moins 3 bras intacts) ont été placés dans les aquariums de la Station. Ces ophiures sont en général affaiblies durant les quelques heures qui suivent le prélèvement et le transport du bateau au laboratoire. Néanmoins, au bout de 2 à 3 heures, elles retrouvent toute leur activité et se réorganisent en formant des réseaux denses tels que ceux que nous avons pu voir en milieu naturel. Puis la plupart d'entre elles adoptent rapidement une attitude suspensivore.

L'eau qui alimente les aquariums subit une décantation dans des bacs de stockage avant d'alimenter les aquariums. Elle se trouve donc appauvrie du fait de la décantation d'une partie des éléments minéraux et organiques particuliers au cours de ce stockage. Elle reste cependant suffisamment riche pour assurer la survie des ophiures ; nous avons en effet gardé des ophiures dans ces conditions pendant plus d'un an. Dans ce cas, il est juste nécessaire d'assurer un débit d'eau suffisant et constant dans l'aquarium.

Les ophiures soumises à des expériences ont été prélevées puis nourries deux fois par jour pendant toute la durée précédant l'expérience. Pour cela, après arrêt de la distribution d'eau, une suspension de diatomées (*Skeletonema costatum*) est ajoutée dans l'aquarium \*. La réouverture du circuit d'eau est effectuée environ 1h 30 après.

La maintenance des ophiures en aquarium ne pose donc aucun problème particulier ; leur surveillance régulière nous a permis, comme nous le verrons, d'obtenir des informations intéressantes sur le comportement, l'organisation et la reproduction de l'espèce.

---

\* Je remercie Mr LASSUS de L'IFREMER de Nantes qui a bien voulu fournir à plusieurs reprises la souche de *Skeletonema costatum*.

## 2. COMPORTEMENT ALIMENTAIRE

### 2.1. Attitude suspensivore

L'ophiure adopte un comportement suspensivore dès que sa taille est supérieure à 3 mm (= diamètre du disque). Son attitude est alors tout à fait caractéristique (Fig. 17) : le disque est en général légèrement surélevé, un à deux bras sont totalement levés, l'ophiure prenant appui sur les trois autres (ces derniers peuvent toutefois avoir également leur extrémité libre dans le courant).



Fig. 17 : *Ophiothrix fragilis* en position suspensivore  
(Cliché A. RICHARD)

Ce comportement suspensivore a par ailleurs été décrit pour d'autres espèces d'ophiures (WARNER, 1982) ; il présente sensiblement les mêmes caractéristiques.

Cette attitude est évidemment étroitement liée à l'intensité du courant ; bien que les fonds soient caillouteux, offrant ainsi de multiples points d'ancrage, elle n'est permise que jusqu'à un certain seuil de vitesse de déplacement des masses d'eau au delà duquel l'ophiure est entraînée. Nous avons déterminé ce seuil *in situ*, grâce à des observations vidéo couplées à des relevés courantologiques (Tab. 5) :

la filtration est réalisée de façon optimale jusqu'à environ 0,3 m.s<sup>-1</sup>.

Puis, le courant s'intensifiant, on remarque une période transitoire de filtration moyenne (entre 0,3 et 0,4 m. s<sup>-1</sup>) avec une diminution du nombre de bras filtreurs et un rapprochement progressif de l'individu vers le fond.

Enfin, au delà de 0,4 m.s<sup>-1</sup>, les individus se couchent totalement, s'organisent en s'accrochant par l'extrémité de leurs bras et forment ainsi un réseau très dense. Cet enchevêtrement leur permet de se maintenir efficacement au fond.

Tab. 5 : Comportement suspensivore d'*Ophiothrix fragilis* en relation avec l'intensité du courant

Vitesse courant (m.s <sup>-1</sup> )	Attitude des ophiures	
$v < 0,3$	filtration optimale	
$0,3 \leq v < 0,4$	filtration moyenne	
$v \geq 0,4$	absence de filtration	

Quelques mesures sur la même espèce ont également été réalisées en milieu naturel par WARNER (1971) qui a montré que la totalité des ophiures adoptait la position prostrée dès que le courant dépasse 0,25 m.s<sup>-1</sup>. Cette différence relativement importante vient peut-être du fait que les mesures relevées par cet auteur ont été réalisées plus près du fond, ou encore que ce dernier soit de nature quelque peu différente (moins caillouteux).

HILY et coll. (1988) ont montré que cette activité suspensivore était également liée à d'autres facteurs, en particulier la lumière, l'activité étant plus élevée le jour que la nuit. Cette constatation paraît étonnante, les ophiures étant réputées pour avoir un comportement lucifuge.

L'organisation des ophiures en banc apparaît comme étant un moyen efficace pour lutter contre l'entraînement dans le courant. Lorsque les individus se trouvent isolés, ils se déplacent activement en adoptant un comportement rhéophile, ceci jusqu'à

ce qu'ils aient établi un contact avec d'autres congénères. Les mécanismes de reconnaissance au sein de l'espèce n'ont, semble-t-il, pas encore été élucidés.

WARNER (1971) souligne deux autres avantages à cette organisation spatiale : les ophiures peuvent étendre le plus de bras possible pour filtrer et la forêt de bras ralentit le courant près du fond facilitant ainsi la capture des particules.

## 2.2. Mécanisme de capture des particules

Pendant l'activité suspensivore, ce sont essentiellement les podia qui récoltent le matériel particulaire. Nos observations en laboratoire ont montré que des ophiures disposées dans de l'eau filtrée colorée au bleu de toluidine développent une coloration bleue à verte au niveau de ces podia puis des piquants, traduisant ainsi la présence de composés mucoïdes. Les podia péri-oraux sont colorés en priorité. Cette coloration atteint également progressivement les villosités de l'estomac. Bien que les ophiures aient été en pleine activité suspensivore, nous n'avons décelé aucune substance muqueuse s'étendant entre les piquants ; le système efficace du "filet à mucus" rencontré chez *Ophiocomina nigra* (FONTAINE, 1965) n'est donc pas développé par *Ophiothrix fragilis*.

Les piquants, plus intensément colorés à l'apex, sont donc également une source productrice de composés mucoïdes. Ces éléments sont également collecteurs de particules et sont régulièrement "nettoyés" par les podia voisins. Ce nettoyage est probablement facilité par le fait que les piquants secrètent une substance moins collante que celle secrétée par les podia.

Les particules collectées puis agglomérées au cours de leur migration vers la bouche forment une boulette dont la taille avoisine le millimètre. WARNER & WOODLEY (1975) rapportent que le bol alimentaire est introduit dans la bouche sans temps mort. Quelques précisions sont à apporter sur ce point :

FELL (1966) signale que l'absence d'anus oblige les ophiures à sélectionner le matériel avant ingestion. Ce tri a été constaté chez *Ophiocomina nigra* (FONTAINE, 1965). Chez *Ophiothrix spiculata*, AUSTIN (in WARNER, 1982) a constaté que des bols alimentaires à base de poussières d'aluminium étaient rejetés tandis que ceux contenant ces poussières mélangées à des diatomées étaient acceptés.

Nos observations ont montré que, la plupart du temps, les boulettes étaient concentrées et maintenues au niveau de la bouche par les dents et les podia péri-oraux. Cette masse de matériel semble être inspectée de façon superficielle par les podia puis introduite dans la bouche grâce aux podia péri-oraux. On ne peut donc pas parler de tri en milieu naturel, ces boulettes contiennent la plupart du temps une petite proportion d'éléments non assimilables (particules minérales) que l'on retrouve dans les estomacs.

*Ophiothrix fragilis* paraît donc réaliser une capture et une ingestion de nourriture non sélectives. Cette non sélectivité se retrouve également chez plusieurs espèces d'Astéroïdes dépourvues d'anus (WARNER, 1982).

### 2.3. Autres techniques employées pour la nutrition

Les observations en aquarium ont montré que l'ophiure pouvait également utiliser ses bras non plus comme un élément filtrant passif, mais comme un organe capable de capturer activement en enroulant l'extrémité d'un bras autour d'aliments potentiels de grande taille. Ces débris d'origine benthique sont essentiellement des fragments de squelettes d'ophiures ; on peut les retrouver dans les estomacs, partiellement digérés. Ces observations sont toutefois assez rares en milieu naturel.

D'autre part, les ophiures semblent attirées par la présence de morceaux de moules déposées dans l'aquarium. Cette attirance est plus marquée si elles ont subi un jeûne préalable. Elles sont donc capables de détecter la présence de nourriture à distance. Cette chémoréception alimentaire a été décelée chez plusieurs espèces d'*Ophioderma* (REIMER & REIMER, 1975) ; on peut supposer que *Ophiothrix fragilis* soit également équipée de récepteurs spécialisés dans la détection de nourriture carnée.

Ces types de nutrition un peu marginales sont probablement facilitées par la présence de dents bordant la bouche qui permettent le maintien des aliments de grande taille. C'est sans doute elles aussi qui sont en partie responsables de la fragmentation des frustules de certaines diatomées rencontrées dans l'estomac. Cependant, les mouvements de la mâchoire sont de faible ampleur et nous n'avons jamais remarqué de phénomène de mastication bien défini ; le rôle de ces dents apparaît donc très limité.

*Ophiothrix fragilis* peut donc s'alimenter de diverses façons, chaque système étant utilisé en fonction des conditions environnantes. L'activité déposévore semble utilisée préférentiellement pendant les périodes de plein courant où il ne peut y avoir de filtration. On remarque en effet *in situ* qu'au cours des périodes d'étales pourtant plus propices aux déplacements, les individus adoptent pour la plupart le comportement passif de filtreur.

Le comportement déposévore est également employé lorsque les conditions sont défavorables en milieu artificiel.

L'éventail assez large des techniques employées par *Ophiothrix fragilis* est à rapprocher de celles observées chez *Ophiocoma nigra* par FONTAINE (1965). Cet auteur a souligné que la flexibilité de ses habitudes alimentaires contribuait pour une large part au succès de sa vaste répartition ; cette conclusion est, semble-t-il, tout à fait applicable à l'espèce étudiée dans ce travail.

### 3. OBSERVATION DES CONTENUS STOMACaux

Il s'agit ici d'un descriptif qualitatif des contenus stomacaux. Les ophiures ont été fixées à bord immédiatement après le prélèvement. Les observations ont été réalisées à la loupe binoculaire et au microscope optique (fixation au liquide de Carnoy) ainsi qu'au microscope électronique à balayage (fixation au glutaraldéhyde).

#### 3.1. Observation des contenus stomacaux sous binoculaire

Après avoir ôté le tégument dorsal ainsi que la partie dorsale de l'estomac (dont la structure est décrite plus précisément au chapitre III.4), le contenu stomacal apparaît et se présente sous la forme d'un dépôt non compact, plus ou moins important, de couleur claire. On distingue la présence de fibres et débris organiques non différenciés. On y voit également quelques grosses diatomées ; le tout est englobé dans une trame de mucus.

Dans certains cas, on rencontre quelques fragments de petits crustacés, de gastéropodes, d'annélides partiellement digérés (*Scalisetosus pellucidus*), ainsi que quelques particules de sable. WARNER & WOODLEY (1975) rapportent la présence de vase dans les estomacs d'ophiures séjournant dans des zones chargées en particules fines, ce qui conforte l'hypothèse d'une non-sélectivité du matériel ingéré.

Exceptionnellement, nous avons relevé la présence de pièces squelettiques d'échinodermes (ossicules et piquants brachiaux), de gonades et même d'une jeune ophiure à moitié digérée (diamètre disque < 2 mm) à l'intérieur de certains estomacs. Signalons que ces éléments inhabituels sont plus fréquemment rencontrés en aquarium chez des individus ayant jeûné.

#### 3.2. Observation des contenus stomacaux sous microscope

Elle nous a permis de déterminer la nature et l'état des éléments phytoplanctoniques présents. Les observations ont été réalisées après dépôt des contenus sur une membrane rendue transparente à la lumière. Les diatomées observées sont isolées ou en chaînes, réparties à l'intérieur d'une matrice non identifiable. L'abondance de ces cellules varie naturellement selon les saisons (cf. chapitre IV). En microscopie optique, certaines apparaissent encore en bon état, d'autres au contraire présentent un frustule altéré ou fragmenté.

Nous avons principalement trouvé des diatomées du genre *Rhaphoneis*, *Coscinodiscus*, et *Thalassiosira* qui sont les trois genres dominants. Certaines cellules de *Rhaphoneis* présentent un frustule altéré tandis que les *Coscinodiscus*, peut être plus fragiles, sont souvent fragmentés. Les chaînes de *Thalassiosira* (3 à 8 cellules en moyenne) semblent souvent être en cours de lyse ; toutefois, il reste bon nombre de cellules encore intactes.

Quelques cellules appartenant au genre *Navicula* sont également présentes.

La microscopie électronique à balayage nous a permis d'observer le contenu gastrique "in situ" (Pl. I). Les quelques ophiures analysées ont montré la présence de diatomées en bon état (*Rhaphoneis*, *Paralia*) (Pl. I, Fig. d,e,f), de dinoflagellés (péridiniens non déterminés) (Pl. I, Fig. g) et de coccolithes (Pl. I, Fig. h). Enchevêtrés dans les villosités stomacales apparaissent également des fragments de coquilles d'organismes non déterminables (Pl. I, Fig. c).

L'examen de ces contenus stomacaux confirme clairement que l'activité de nutrition dominante est la filtration, même si nous avons pu trouver occasionnellement la présence d'éléments d'origine benthique dans ces contenus (Pl. I, Fig. d) ; parfois, les contenus stomacaux d'*Ophiothrix fragilis* ressemblent à ceux décrits chez certains déposivores de surface, notamment chez *Ophiothrix quinquemaculata* (GUILLE, 1964). BRUN (1969) rapporte également la présence de spicules d'éponges dans les estomacs d'*Ophiothrix fragilis*.

L'ensemble de ces observations tend à montrer que l'espèce présente certaines facultés d'adaptation dans le domaine du matériel métabolisé.

#### 4. STRUCTURE ET ULTRASTRUCTURE DU TRACTUS DIGESTIF

##### 4.1. Anatomie externe (Fig. 18)

Pour mettre en évidence le tractus digestif, on pratique une dissection côté dorsal en ôtant avec précaution le tégument et en coupant au fur et à mesure le mésentère reliant l'estomac à ce tégument. Ces attaches se présentent sous l'aspect de fins filaments baignant dans le liquide coelomique de l'individu.

L'estomac est de couleur marron. Il forme un sac remplissant la totalité du disque, avec une bouche circulaire ventrale pour seule ouverture. Il n'y a donc pas de ramification au niveau des bras, ce qui est la règle générale chez les ophiures, avec toutefois une exception chez l'espèce primitive *Ophiocanops fugiens* : les diverticules brachiaux présents s'étirent dans l'étroit coelome brachial, formant ainsi de véritables caeca analogues à ceux des Astéroïdes (MORTENSEN, 1932).

L'épaisseur très fine du sac digestif (< 0,1 mm) le rend extrêmement fragile. Il présente une symétrie pentaradiée et peut être présenté en quatre régions, comme chez la majorité des ophiures (Fig. 18) :

On y trouve un plafond et un plancher vestibulaires ainsi que dix poches périphériques : cinq poches radiales limitées à la base des bras et cinq poches interradianales, beaucoup plus profondes et présentant de nombreux replis. Ces poches sont en contact avec les gonades qui les compriment latéralement, surtout en période de maturation ; la lumière stomacale s'en trouve alors considérablement diminuée.

Le plancher de l'estomac est plissé et présente des diverticules bien organisés, contrairement au plafond moins tourmenté. Ces contours ventraux ont également été observés chez d'autres espèces par PENTREATH (1969). Cet auteur les a décrits sous le nom de poches ambulacraire et interambulacraire.

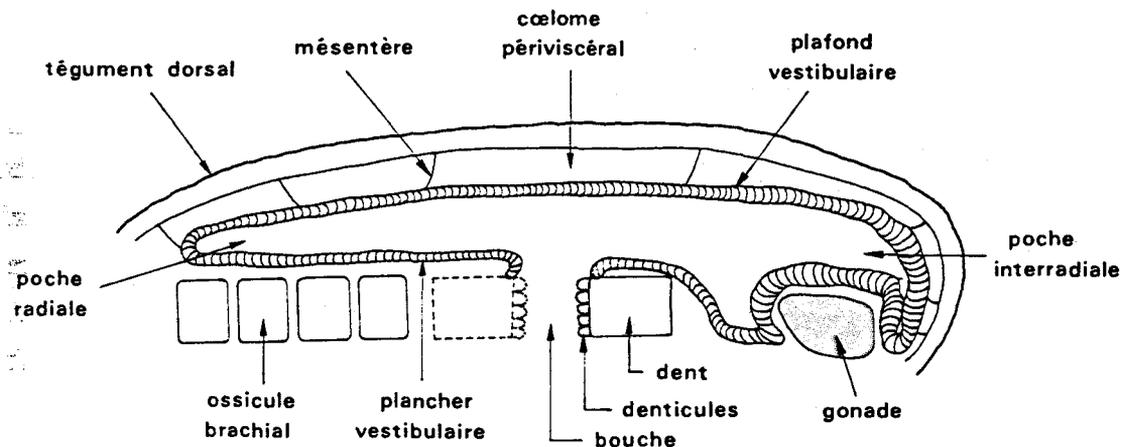


Fig. 18 : Représentation schématique du sac digestif d'*Ophiothrix fragilis*

Les poches interambulacraires chez *Ophiothrix fragilis* sont en forme de gouttière et débouchent directement au niveau des poches interradiales. Les clichés pris au microscope électronique à balayage indiquent que ces gouttières recueillent la nourriture et semblent la canaliser vers les poches interradiales (Pl. I, Fig. a,b).

Cette partie basale de l'estomac est beaucoup plus intimement accolée au squelette calcaire que ne l'est le plafond ; ce dernier présente en effet des attaches mésentériques moins nombreuses, laissant ainsi apparaître une cavité coelomique périviscérale bien marquée.

La région donnant sur la lumière stomacale est recouverte de villosités organisées de façon particulière en touffes (Pl. I, encart Fig. a).

La bouche s'ouvre au milieu d'une membrane péristomiale et présente une série de dents (cinq dents munies de nombreux denticules).

Après la bouche apparaît la cavité stomacale. Il n'existe pas d'œsophage bien défini, contrairement à ce que l'on peut trouver chez *Ophioderma panamense* (SCHECHTER & LUCERO, 1968). La région post-orale est caractérisée uniquement

par un épaississement de la musculature analogue à celui rencontré chez *Ophioderma longicauda* (DESCHUYTENEER & JANGOUX, 1978).

Lorsque la dissection est réalisée sur une ophiure vivante, le tractus stomacal présente nettement des contractions traduisant la présence de muscles dans la trame, surtout au niveau du plancher et des poches interradiales. Ces mouvements sont toutefois désordonnés et de faible ampleur. La musculature, plus développée au niveau péri-oral permet, lors de la contraction, la fermeture quasi totale de la bouche.

#### 4.2. Anatomie interne

La structure du tractus digestif présente les caractéristiques habituellement rencontrées chez les ophiures. Celui-ci peut être subdivisé en deux régions (Fig. 19) : l'épithélium digestif en relation avec la lumière stomacale, constitué de cellules hautes et étroites et les tissus périphériques en relation avec la cavité periviscérale ; ces derniers forment des couches de revêtement orientées perpendiculairement à l'axe des cellules épithéliales.

L'épithélium est donc un ensemble de cellules adjacentes aux apex riches en villosités, ces dernières constituant ce que ROUBAUD (1965) appelle "le plateau strié" chez *Ophiothrix quinquemaculata*. Nous n'avons pas relevé la présence de flagelle.

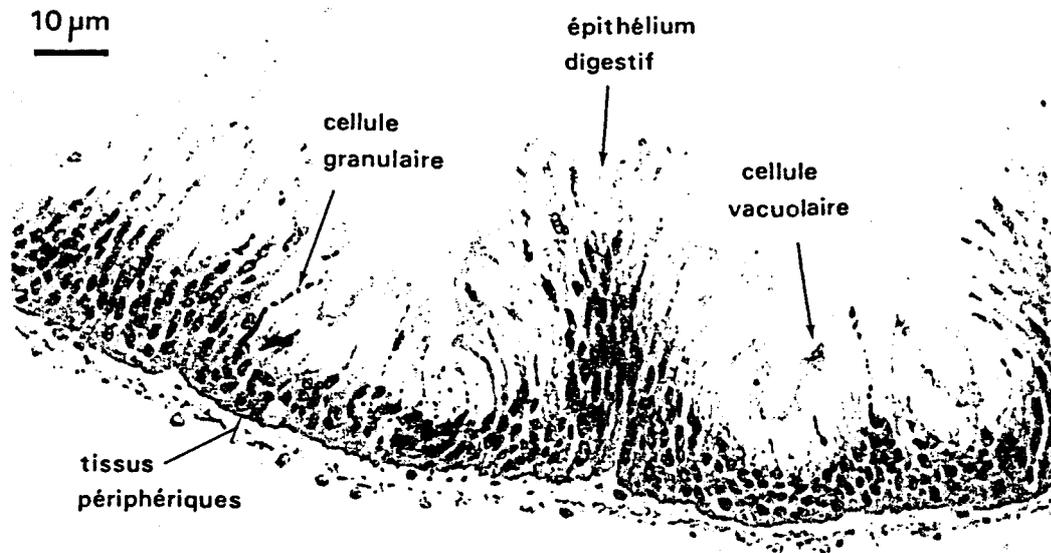


Fig. 19 : Coupe transversale d'estomac d'*Ophiothrix fragilis* (poche interradielle).  
fixation : glutaraldéhyde à 3% dans un tampon phosphate  
inclusion : Epon 812  
coloration : bleu de méthylène

L'épaisseur de cet épithélium est tout à fait irrégulière ; en effet, des ondulations apparaissent nettement au niveau du plateau, traduisant des différences de taille marquées au sein des cellules, différences allant du simple au triple. Ces inégalités permettent d'augmenter considérablement la surface en contact avec le contenu gastrique. Cette caractéristique est très marquée au niveau du plancher et des poches interradiales, contrairement au plafond d'épaisseur plus homogène.

Les noyaux de ces cellules sont localisés approximativement au milieu des cellules et forment à ce niveau une bande foncée d'épaisseur irrégulière. Quelques uns sont également trouvés isolés dans une position plus apicale et présentent en général un aspect pycnotique bien caractéristique.

Les réactions histochimiques ont permis de déceler la présence de substances mucoïdes dans la région supra-nucléaire : cette zone réagit positivement à l'acide périodique Schiff ainsi qu'au bleu Alcian pH 0,5 et pH 2,5. Il s'agit donc essentiellement de mucopolysaccharides acides.

L'examen ultrastructural a permis de préciser que l'épithélium digestif de type palissadique est en fait constitué de quatre types cellulaires dont la répartition est variable selon les régions digestives. Quant au revêtement périphérique, il est composé de trois types de tissus plus ou moins imbriqués (Fig. 20).

#### 4.2.1. Epithélium digestif

##### 4.2.1.1. Cellule principale

Ce premier type cellulaire, également appelé entérocyte, représente l'élément de base de l'épithélium. Largement répandues quelle que soit la zone digestive, ces cellules sont couronnées de longues villosités (5 à 7 en moyenne de 5 à 7  $\mu\text{m}$  chacune) (Pl. II, Fig. a) entre lesquelles s'insinuent les éléments nutritifs. Le renfort de ces villosités est matérialisé par la présence de fibrilles (tonofilaments de 50 Å d'épaisseur environ) ancrées assez profondément dans le cytoplasme (jusqu'à 5  $\mu\text{m}$ ) (Pl. II, Fig. a,b). Ces cellules extrêmement étroites (2 à 3,5  $\mu\text{m}$ ) sont accolées les unes aux autres. Les desmosomes (épaississements membranaires) assurent la continuité du plateau strié (Pl. I, Fig. a).

La hauteur de ces cellules est variable (de 20 à 60  $\mu\text{m}$  en moyenne), celles-ci paraissent souvent plus développées au niveau des poches interradiales.

Le contenu cellulaire de ces entérocytes est organisé d'une façon bien particulière de l'apex vers la base. Trois zones peuvent être définies, dont les caractéristiques sont les suivantes :

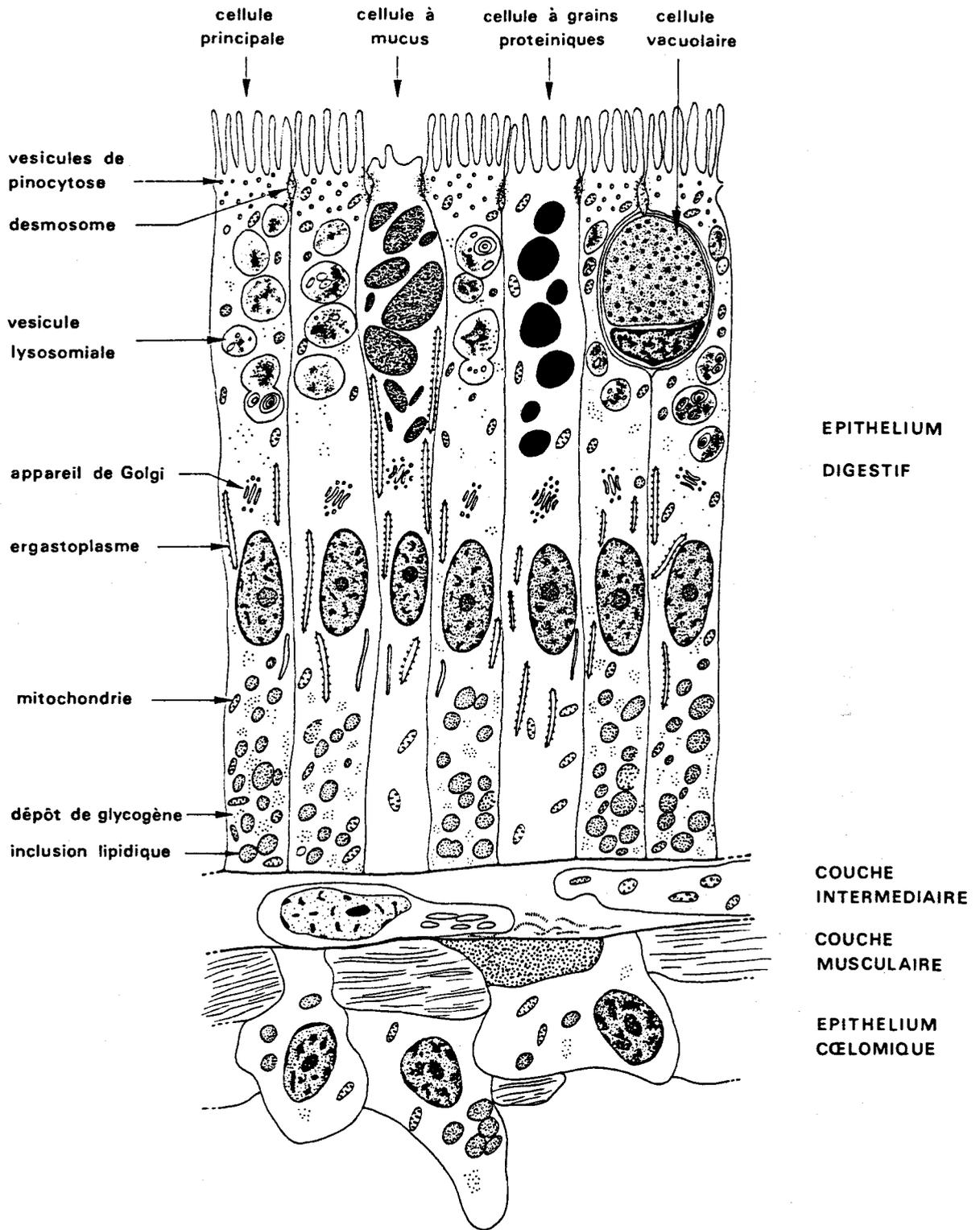


Fig. 20 : Schéma histologique et cytologique de la paroi digestive d'*Ophiothrix fragilis*

### Région supra-nucléaire

Sous l'apex apparaissent (Pl. II, Fig. a,b) de très nombreuses vésicules de pinocytose qui ne semblent pas contenir de matériel apparent et dont les dimensions sont inférieures à l'espace compris entre deux villosités voisines ( $\leq 0,2 \mu\text{m}$ ). Certaines de ces vésicules présentent des figures caractéristiques de l'endocytose sur la membrane apicale des cellules (Pl. II, Fig. b). Cette première région occupée par ces nombreuses vésicules est plus ou moins importante suivant les cellules ; elle est également riche en mitochondries.

Sous cette région apparaît une zone particulièrement difficile à fixer, la tenue des cellules étant fragilisée par la présence de nombreuses vésicules lysosomiales, aux tailles et aux contenus variés ( $\varnothing$ : 0,5 à 2 $\mu\text{m}$ ) (Pl. II, Fig. a). Les prélèvements réalisés sur des individus provenant du milieu naturel font apparaître un matériel abondant et hétérogène au sein de ces vacuoles dont certaines présentent des figures de fusion entre elles. Les individus ayant subi un jeûne expérimental présentent au contraire des vésicules lysosomiales au contenu moins dense ; la partie apicale des cellules présente également un aspect plus clair et les mitochondries y sont quasiment absentes.

Les contenus des vésicules lysosomiales semblent parfois se condenser lorsque l'on se dirige vers la zone des noyaux. Ceci n'est cependant pas une règle générale.

Certains de ces éléments sont chargés de "corps lamellaires" (Pl. II, Fig. c). Il s'agit d'amas de membranes concentriques analogues à ceux trouvés notamment dans l'estomac de l'oursin *Strongylocentrotus droebachiensis* par TOKIN & FILIMONOVA (1977) ; ces auteurs considèrent que ce sont des substances non digérées qui sont relarguées dans la lumière stomacale. Bien que les figures soient similaires, nous n'avons toutefois rencontré aucun phénomène d'extrusion cytotogique chez *Ophiothrix fragilis*.

Nous n'avons pas réalisé d'étude poussée sur l'équipement enzymatique de ces cellules. Seule, la recherche de la phosphatase acide a été entreprise ; celle-ci est manifestement présente, essentiellement dans cette partie supra-nucléaire dans le cytoplasme et à l'intérieur des vésicules lysosomiales (Pl. II, Fig. e). Les mitochondries et l'appareil de Golgi en sont exempts. L'abondance de cette enzyme est variable d'une cellule à l'autre, ce qui tendrait à montrer que ces entérocytes ne sont pas tous dans le même état physiologique.

ROUBAUD (1965) signale la présence de phosphatase alcaline au niveau des villosités stomacales d'une espèce voisine : *Ophiothrix quinquemaculata*.

### Région nucléaire

Le noyau est situé dans la région médiane de la cellule. Il a une forme ronde ou légèrement allongée (Pl. III, Fig. a) ; le nucléole est très réfringent. C'est au voisinage du

noyau que l'on distingue les saccules empilés correspondant à l'appareil de Golgi (4 à 5 saccules) ainsi que l'ergastoplasme (Pl. III, Fig. b). La zone est également riche en ribosomes.

#### Région infra-nucléaire

Sous le noyau s'étend une zone tout à fait caractéristique où l'on rencontre de nombreuses inclusions sphériques peu denses aux électrons, de taille comprise entre 0,5 et 1,5  $\mu\text{m}$  (Pl. III, Fig. a).

Bien que l'essentiel de ces dépôts soit localisé à ce niveau, quelques inclusions éparses peuvent néanmoins être rencontrées dans la région supra-nucléaire.

On peut démontrer en utilisant la technique de SELIGMAN et coll. (1966) que ces inclusions sont de nature lipidique (Pl. III, Fig. d). Ces dépôts liquides sont probablement homogènes, bien que l'on puisse remarquer un anneau périphérique plus marqué, probablement dû à la fixation (Pl. III, Fig. a).

Nous n'avons pas remarqué de cycle annuel net dans l'évolution de ces réserves. Celles-ci apparaissent pourtant dépendantes de la biodisponibilité de nourriture car nous avons pu constater que des ophiures ayant jeûné pendant plusieurs jours présentent un stock d'inclusions lipidiques très restreint.

Il existe d'autres dépôts, de taille plus modeste que les inclusions lipidiques ( $\emptyset$  : 0,05  $\mu\text{m}$  environ). Ceux-ci sont de nature glycogénique (technique de SELIGMAN modifiée par THIERY, 1967) (Pl. III, Fig. e). Ils s'insinuent entre les gouttelettes lipidiques et sont répartis de façon anarchique dans le cytoplasme ou, parfois, semblent groupés dans des vacuoles aux contours incomplets (Pl. III, Fig. c).

La morphologie du glycogène est tout à fait analogue à celle décrite par DROCHMANS (1962) chez un Vertébré : le mode de construction moléculaire est bien particulier. La particule entière (= particule  $\alpha$ ) est en fait constituée de plusieurs sous-unités de  $7 \cdot 10^{-3} \mu\text{m}$  chacune environ (= particules  $\beta$ ). Ces éléments sont particulièrement visibles sur la planche III, figure f.

Contrairement aux lipides, le glycogène apparaît plus disséminé ; on le rencontre en effet tout le long de la cellule (Pl. II, Fig. c ; Pl. III, Fig. b), y compris dans les villosités et au sein des vésicules lysosomiales. Son maximum d'abondance reste cependant localisé dans la zone infra-nucléaire.

L'évolution des réserves glycogéniques présente un cycle saisonnier avec un maximum d'abondance en début de printemps, maximum corrélé avec le "bloom" phytoplanktonique sur le site. L'observation d'estomacs d'individus prélevés peu après le début du "bloom" (fin mars) montre une forte charge en glycogène, ce qui traduit une mise en réserve rapide (Pl. III, Fig. g). En avril, la charge est maximale puis elle décroît en juin.

En période hivernale au contraire, les dépôts sont beaucoup moins nombreux, voire absents (Pl. III, Fig. h).

Signalons enfin que cette zone infra-nucléaire est particulièrement riche en mitochondries (Pl. III, Fig. c). La densité de ces organites est semblable à celle observée à l'apex de l'entérocyte. Ces mitochondries ont des formes variables, rondes à allongées (0,5 à 1  $\mu\text{m}$  en moyenne), avec des crêtes lamellaires nombreuses et une matrice dense.

Un autre organite est également bien représenté : il s'agit du réticulum endoplasmique granulaire dont les membranes interviennent dans la glycogénogénèse.

Il apparaît donc clairement que l'entérocyte possède deux fonctions essentielles au sein de l'épithélium digestif ; il assure d'une part l'absorption des substances nutritives. Celles-ci après métabolisation sont stockées sous forme de réserves lipidiques ou glycogéniques, dans la partie basale de la cellule.

L'entérocyte est largement dominant dans l'épithélium digestif. Nous avons constaté que ces cellules pouvaient parfois présenter une allure très particulière (Pl. II, Fig. d) : de forme ovale, on les rencontre toujours dans la zone proche des villosités. Elles sont présentes quelle que soit la région digestive mais restent cependant peu nombreuses. Ces éléments présentent toutes les caractéristiques cytologiques des entérocytes ; on y trouve vésicules lysosomiales, réserves lipidiques et glycogéniques ainsi que les organites cellulaires habituels.

Ces cellules sont probablement des entérocytes décrochés de la membrane basale. Lorsqu'elles sont très proches des villosités, elles sont parfois déconnectées des cellules adjacentes à la suite de l'ouverture des desmosomes. CACECI & HRUBEC (1990) signalent le même phénomène chez le Téléostéen *Pæcilia sp.* sans y apporter d'explication.

Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer la présence de ces figures inhabituelles : soit l'entérocyte a été abimé à la suite d'un traumatisme dans l'estomac (ingurgitation d'un élément blessant), soit il s'agit d'une phase de recyclage cellulaire. Nous ne disposons d'aucun élément permettant de conclure sur ce point.

#### 4.2.1.2. Mucocyte

Bien que ce type cellulaire soit d'allure similaire à l'entérocyte, il s'en distingue par les caractères suivants :

La région supra-nucléaire est plus ventrue ; l'apex plus étroit (< 2  $\mu\text{m}$ ) est pratiquement dépourvu de villosités (Pl. II, Fig. f). On ne distingue pas de vésicules lysosomiales mais de vastes plages muqueuses déformant les contours cellulaires (Pl. II, Fig. f,g).

Ces cellules ne possèdent pas non plus de zone de réserve, elles sont uniquement destinées à la production de mucus.

Elles présentent au dessus du noyau un appareil de Golgi bien développé (5 à 8 saccules) où s'effectuent la glycosylation et la sulfatation protéiques aboutissant à la sécrétion de mucus (Pl. II, Fig. h). Les produits de sécrétion sont contenus dans des vésicules qui migrent vers l'apex cellulaire riche en mitochondries. L'ergastoplasme est également bien développé non seulement au niveau des saccules golgiens ( $\emptyset$  vésicules de transition : 200 Å environ) (Pl. II, Fig. h) mais également à la périphérie du mucocyte et ceci de façon constante (Pl. II, Fig. g).

Ces mucocytes sont très rares au sein de l'épithélium digestif, le maximum d'abondance se situe dans la région péri-orale.

#### 4.2.1.3. Cellule granulaire

D'aspect très voisin des entérocytes, ce type cellulaire est caractérisé par la présence dans la zone supra-nucléaire de gros grains sphériques (Fig. 19 et 20). Les villosités sont présentes mais peu serrées.

Ces grains denses sont répartis, soit en colonnes, soit en amas, sans provoquer de déformation particulière de la cellule. Ils restent négatifs aux colorations caractéristiques des mucopolysaccharides.

Ces cellules sont assez peu nombreuses au sein de l'épithélium digestif, leur densité est cependant plus élevée que celle des mucocytes. Le maximum d'abondance est situé au niveau des poches interradiales et plus particulièrement à l'entrée de celles-ci.

Ce type cellulaire a été remarqué chez toutes les espèces d'ophiures étudiées. Chez *Ophioderma longicauda*, DESCHUYTENEER & JANGOUX (1978) ont démontré que les granulations élaborées sont de nature exclusivement protéinique ; l'activité sécrétrice de la cellule est confirmée par les réseaux denses formés par l'appareil de Golgi et le réticulum endoplasmique. Nos observations vont également dans ce sens.

PENTREATH (1969) a suggéré que ces cellules avaient un rôle zymogène, analogue à ce que l'on peut rencontrer dans le pancréas des Vertébrés. Dans ce cas, les grains sécrétés sont libérés dans la lumière stomacale par exocytose.

#### 4.2.1.4. Cellule vacuolaire

La cellule vacuolaire (Fig. 19 et 20) présente des caractères morphologiques tout à fait particuliers. Il s'agit d'une cellule de forme ovoïde, dont la largeur est voisine de 4  $\mu$ m. Elle ne fait pas partie intégrante du sac digestif, nous l'avons rencontrée insinuée entre les cellules épithéliales chez qui elle provoque d'importantes compressions.

Ce type cellulaire est toutefois relativement rare ; nous n'avons pas remarqué d'hétérogénéité dans sa répartition au sein du plancher et des poches interradiales, cependant sa présence semble moins marquée au niveau du plafond. On le rencontre

essentiellement à proximité des apex cellulaires. Nous ne l'avons jamais observé franchissant les tissus périphériques.

Nous n'avons pas pu observer ce type cellulaire en microscopie électronique. Chez *Ophioderma longicauda* (DESCHUYTENEER & JANGOUX, 1978), la base de la cellule est occupée par un noyau d'allure très particulière en forme de pointe de flèche. Au dessus de celui-ci apparaît une large vacuole emplissant la totalité de la cellule. Le contenu de cette vacuole est complexe et hétérogène : on y trouve protéines, mucopolysaccharides acides principalement sulfatés, mucopolysaccharides neutres en petite quantité. Les tests histochimiques que nous avons réalisés confirment la présence de mucopolysaccharides dans les cellules vacuolaires d'*Ophiothrix fragilis*.

La présence de ces cellules arrondies semble être une constante chez les ophiures et d'une façon générale chez les échinodermes. La plupart des auteurs les ont décrites sous le nom de cœlomocytes. Il semblerait que ces cellules présentent des caractéristiques différentes selon les espèces : celles que nous avons pu observer présentent des similitudes avec celles décrites chez *Ophioderma longicauda* (DESCHUYTENEER & JANGOUX, 1978). Cependant ROUBAUD (1965) signale chez *Ophiothrix quinquemaculata* des cellules susceptibles de migrer entre les cellules épithéliales, au contenu quelque peu différent (présence de granulations denses dans le cytoplasme).

#### 4.2.2. Tissus périphériques

L'ensemble des trois tissus périphériques forment une couche orientée perpendiculairement à l'axe des cellules épithéliales. Cette couche est d'une façon générale très mince (< 15  $\mu\text{m}$ ) ; son épaisseur augmente au niveau des poches interradiales.

Ces tissus sont traversés par des prolongements nerveux, éléments absents au sein de l'épithélium.

##### 4.2.2.1. Couche intermédiaire

Sous l'épithélium digestif s'étend une zone contenant un tissu conjonctif d'épaisseur très irrégulière (Pl. IV, Fig. a). Ce tissu réagit positivement à l'action de l'acide périodique Schiff ; il est donc chargé de mucopolysaccharides.

On rencontre au sein de cette première couche périphérique des lacunes par où circule le liquide hémal de l'ophiure. De nombreuses fibres de collagène orientées de différentes façons ainsi que quelques cellules y sont présentes (Pl. IV, Fig. d). De forme allongée avec un noyau très irrégulier, ces cellules contiennent de nombreuses vacuoles cytoplasmiques. Leur fonction n'a pas été déterminée ; il s'agit peut-être de fibrocytes, éléments impliqués dans la sécrétion de collagène.

Ce premier tissu périphérique est limité par deux couches basales aux contours particulièrement tourmentés (Pl. IV, Fig. a,d). Des figures de fusion entre des vésicules contenues dans des entérocytes et la couche basale constituée de microfibrilles apparaissent par endroit (Pl. IV, Fig. b) ; les contenus de ces vésicules ont été identifiés partiellement puisqu'on y observe des inclusions glycogéniques (Pl. IV, Fig. c). D'autres inclusions présentant les caractères morphologiques du glycogène sont observées dans des vacuoles dispersées au sein de la couche intermédiaire (Pl. IV, Fig. e).

#### 4.2.2.2. Tissu musculaire

Ce tissu ne forme pas un ensemble continu mais une succession interrompue d'éléments bien délimités (Pl. IV, Fig. a). Les paquets de fibres sont sectionnés ; ils présentent des orientations différentes (Pl. IV, Fig. f). Les réserves glycogéniques abondantes à proximité des muscles fournissent l'énergie nécessaire à leur contraction (Pl. IV, Fig. g).

L'épaisseur de ce tissu semble se renforcer au niveau des poches interrégionales mais reste d'une façon générale assez mince (quelques microns). Cette finesse n'autorise probablement pas de mouvements péristaltiques suffisamment efficaces pour le brassage et la migration intra-stomacale des aliments.

Il est cependant possible pour l'ophiure de réduire fortement l'orifice de la bouche : on observe la présence d'un anneau musculaire particulièrement développé à ce niveau, anneau probablement richement innervé également.

#### 4.2.2.3. Epithélium cœlomique

Ce dernier revêtement est constitué de cellules formant un ensemble discontinu et pavimenteux (épaisseur < 10  $\mu\text{m}$ ) (Pl. IV, Fig. a). Ces cellules ont un aspect tout à fait caractéristique avec des contours très irréguliers et des expansions baignant dans le fluide cœlomique.

Souvent, quelques fibres musculaires s'insinuent entre elles, mais lorsque ces cellules sont contigües, elles sont étroitement accolées grâce à la présence de desmosomes (Pl. IV, Fig. h).

Le noyau de ces cellules est irrégulier, la chromatine semble peu dense. On distingue par endroit la présence de matériel de réserve (inclusions lipidiques et glycogéniques selon la saison) (Pl. IV, Fig. a).

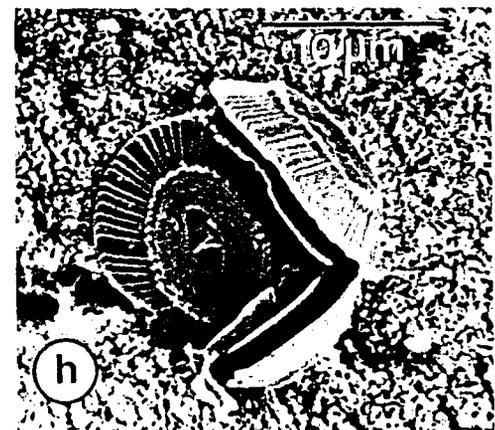
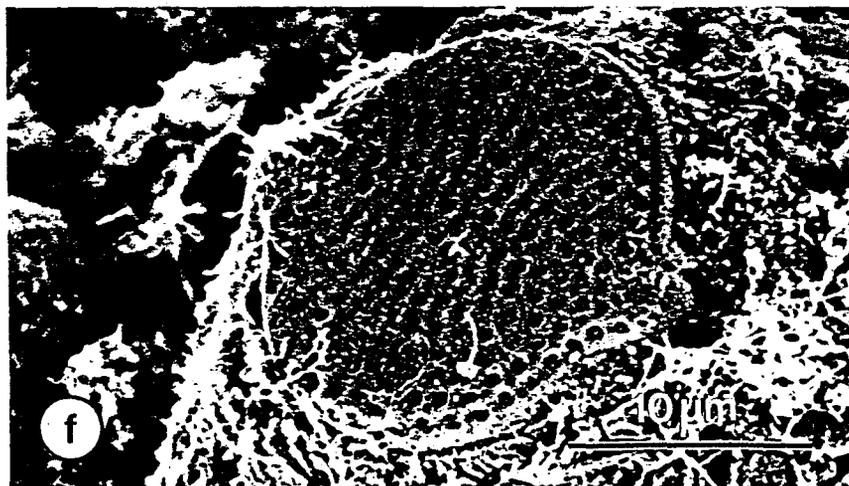
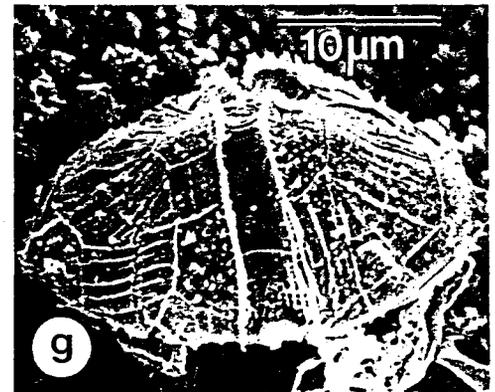
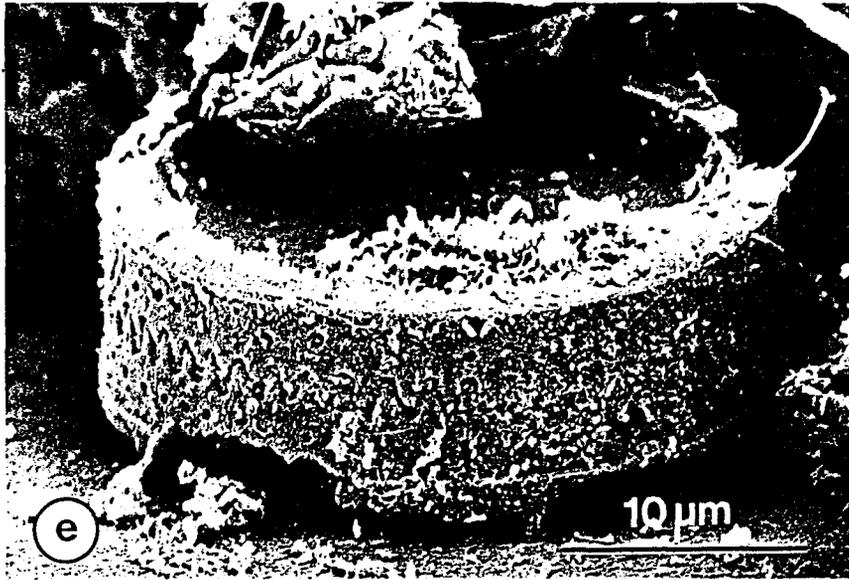
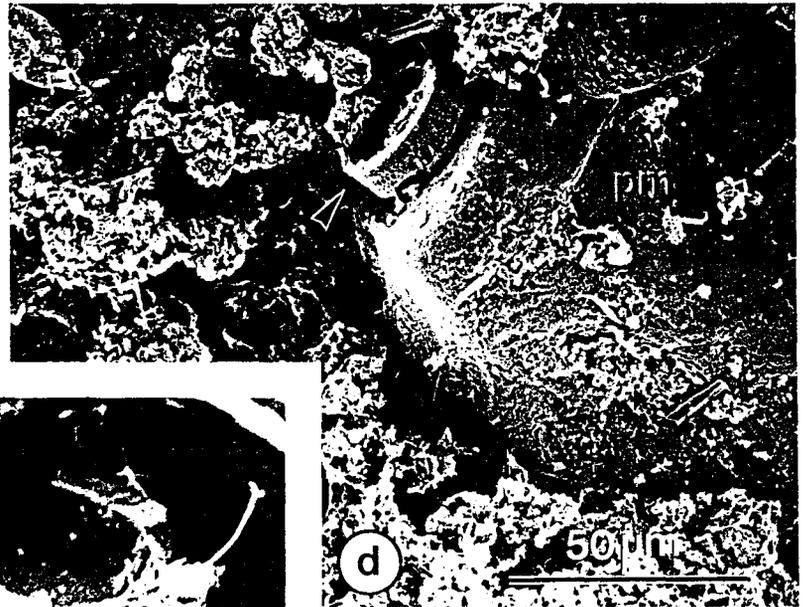
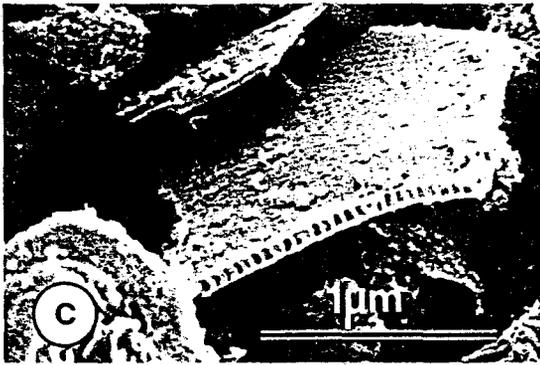
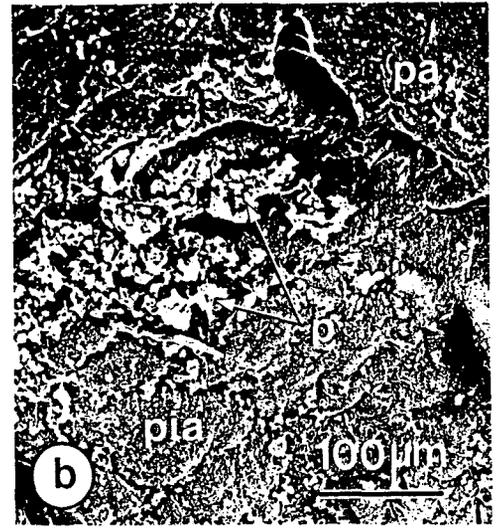
**PLANCHE I**  
**OBSERVATION DE L'ESTOMAC ET DU CONTENU STOMACAL**  
**DE *OPHIOTHRIX FRAGILIS* AU MICROSCOPE**  
**ELECTRONIQUE A BALAYAGE**

Fixation : glutaraldéhyde à 3 % dans un tampon phosphate.

- a) Observation du plancher vestibulaire de l'estomac. Il est constitué d'une succession de replis formant les poches ambulacraires (pa) et interambulacraires (pia). Les poches interambulacraires sont en forme de gouttière et débouchent au niveau des poches interradianales de l'ophiure. Les villosités stomacales (v) sont organisées de façon particulière et forment des touffes à la surface de l'estomac (encart Fig. a).
- b) Les particules ingérées par l'ophiure (p) sont recueillies au niveau des dépressions formées par les poches interambulacraires (pia).
- c) Fragments de tests d'organismes non identifiables.
- d) Diatomée du genre *Paralia* (flèche) et particule minérale (pm) enchevêtrés dans les villosités stomacales.
- e) Agrandissement de la photo précédente montrant le détail du frustule de la diatomée *Paralia* sp.
- f) Diatomée du genre *Raphoneis*.
- g) Dinoflagellé (péridinien non déterminé).
- h) Cocolithes.

**ABREVIATIONS UTILISEES**

b : bouche ; d : dent ; p : particules ; pa : poche ambulacraire ; pia : poche interambulacraire ; pm : particule minérale ; v : villosités.



## PLANCHE II

### ESTOMAC D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS* : ULTRASTRUCTURE DE LA REGION SUPRANUCLEAIRE DE L'ENTEROCYTE ET DU MUCOCYTE

a,b,c,d,g,h : double fixation : glutaraldéhyde / acide osmique, tampon phosphate ; coloration à l'acétate d'uranyle / citrate de plomb.

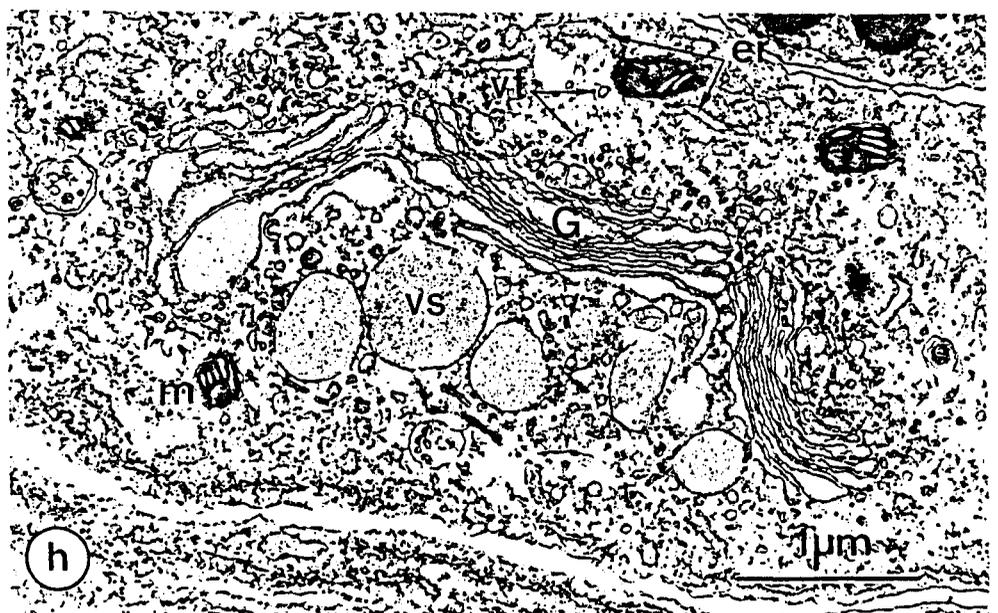
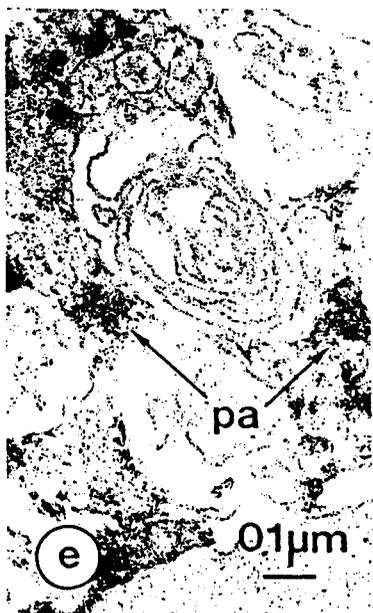
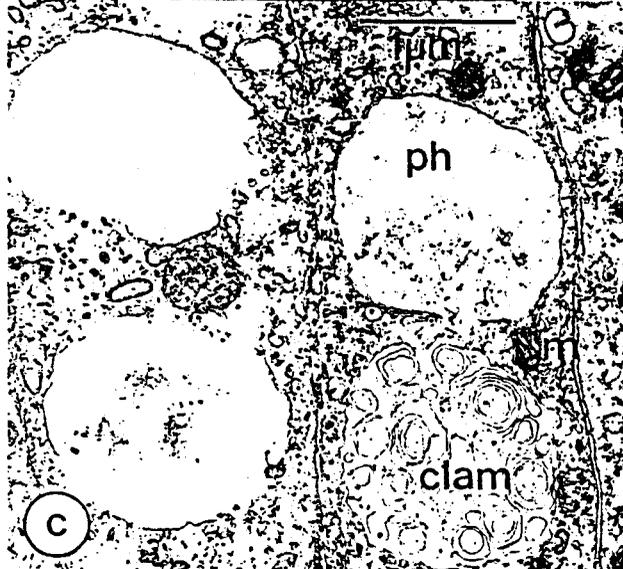
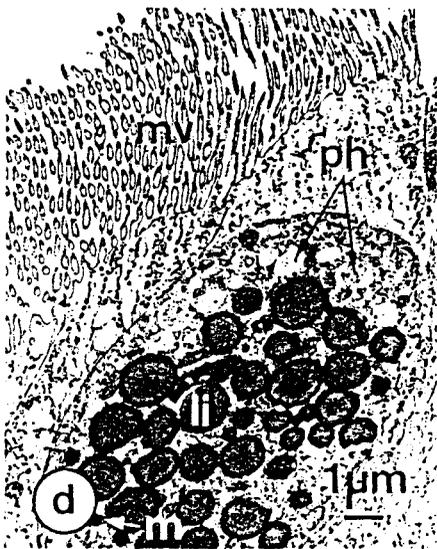
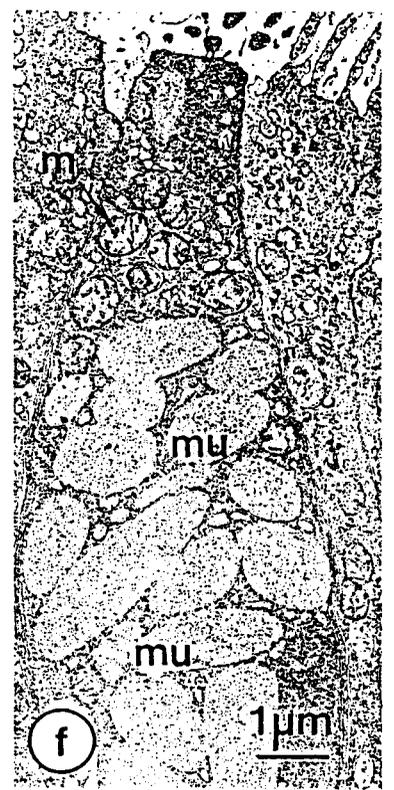
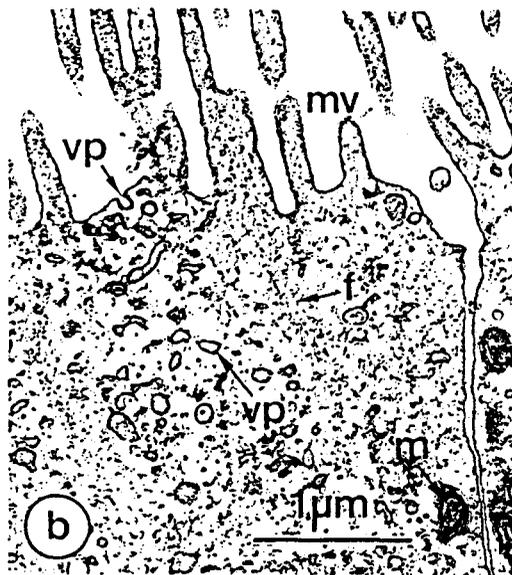
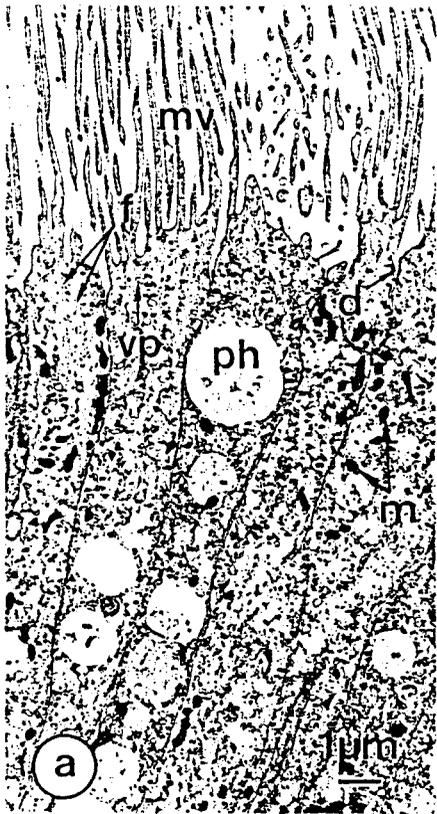
e : fixation au glutaraldéhyde, tampon cacodylate ; incubation dans du  $\beta$  glycérophosphate de sodium ; surfixation à l'acide osmique ; coloration à l'acétate d'uranyle.

f : double fixation : glutaraldéhyde / acide osmique, tampon cacodylate ; coloration à l'acétate d'uranyle.

- a) Partie apicale d'entérocytes de l'épithélium digestif. Les cellules sont hautes et étroites, couronnées de villosités (mv) dont le renfort est matérialisé par la présence de fibrilles (f) dans le cytoplasme. Cette zone est caractérisée par la présence de nombreuses vésicules de pinocytose (vp), de phagosomes chargés (ph) et d'une densité élevée de mitochondries (m).
- b) Détail de l'apex d'un entérocyte montrant une vésicule de pinocytose en formation (vp) à partir de la membrane apicale.
- c) L'aspect du contenu des phagosomes (ph) est variable. Certains d'entre eux sont chargés de "corps lamellaires" (clam) constitués d'amas de membranes concentriques. Les mitochondries (m) des entérocytes sont caractérisées par une matrice dense et des crêtes lamellaires nombreuses (encart Fig. c).
- d) Élément particulier dans l'épithélium digestif : cette cellule de forme ovoïde contenant phagosomes (ph), lipides (li) et mitochondries (m) est probablement un entérocyte décroché de la membrane basale.
- e) Mise en évidence de la phosphatase acide (pa) dans un entérocyte après coloration spécifique de la coupe selon la technique de PASTEELS (1969).
- f) Partie apicale d'un mucocyte indiquant les deux caractéristiques essentielles de ce type cellulaire : absence quasi-totale de microvillosités et présence de larges plages muqueuses (mu) déformant les contours cellulaires.
- g) Détail d'un mucocyte indiquant le développement important de l'ergastoplasme (er) à la périphérie de la cellule.
- h) L'appareil de Golgi (G) du mucocyte est particulièrement développé. Il est constitué de 5 à 8 saccules où s'effectuent la glycosylation et la sulfatation protéiques aboutissant à la sécrétion de mucus. Les vésicules de transition (vt) élaborées à partir de l'ergastoplasme (er) fusionnent avec la membrane des saccules golgiens. Les vésicules de sécrétion (vs) chargées de mucus migrent vers l'apex cellulaire.

#### ABREVIATIONS UTILISEES

Clam : corps lamellaires ; d : desmosome ; er : ergastoplasme ; f : fibrilles ; G : appareil de Golgi ; gly : glycogène ; li : inclusion lipidique ; m : mitochondrie ; mu : plage muqueuse ; mv : microvillosités ; pa : phosphatase acide ; ph : phagosome ; vp : vésicule de pinocytose ; vs : vésicule de sécrétion ; vt : vésicule de transition.



### PLANCHE III

#### ESTOMAC D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS* : ULTRASTRUCTURE DE LA REGION NUCLEAIRE ET INFRANUCLEAIRE DE L'ENTEROCYTE

a,b,c,g,h : double fixation : glutaraldéhyde / acide osmique, tampon phosphate ; coloration à l'acétate d'uranyle / citrate de plomb.

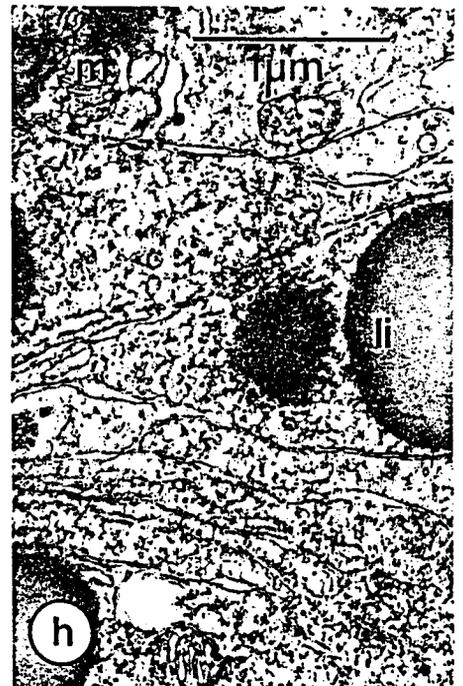
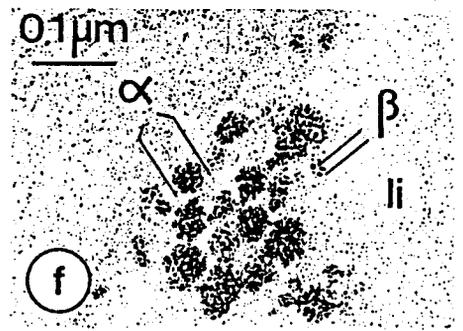
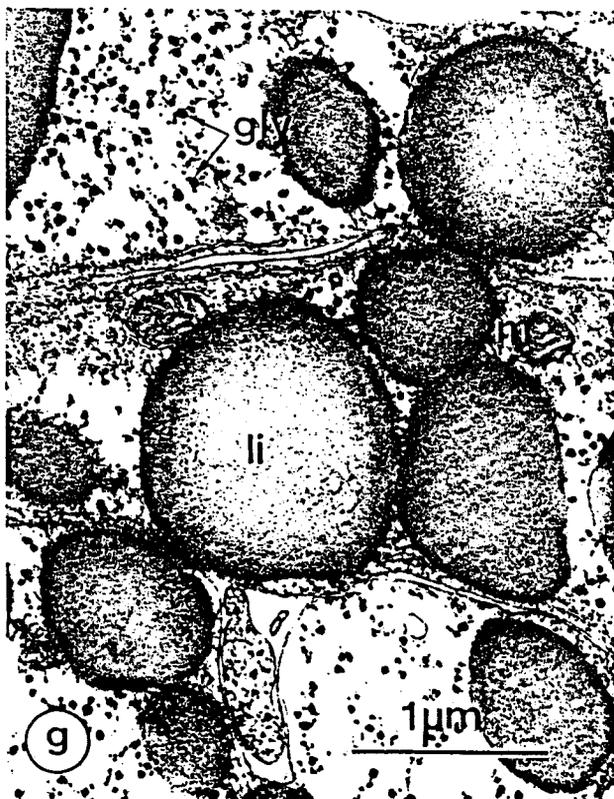
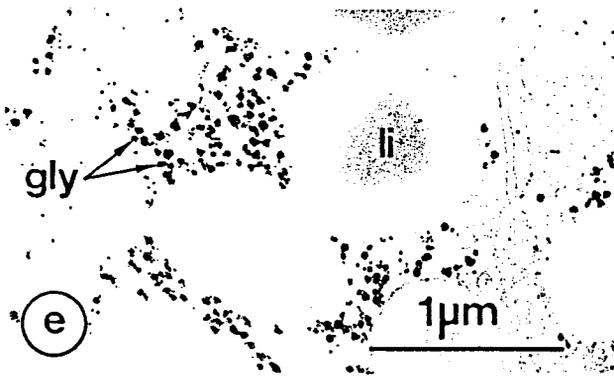
d : fixation : acide osmique ; exposition au thiocarbohydrazide puis de nouveau à l'acide osmique.

e,f : double fixation : glutaraldéhyde / acide osmique, tampon phosphate ; oxydation par l'acide périodique ; exposition au thiocarbohydrazide puis au protéinate d'argent.

- a) Sous le noyau de l'entérocyte (N) apparaît une zone riche en inclusions lipidiques (li) qui s'étend jusqu'à la couche basale (cb).
- b) C'est au voisinage du noyau (N) que l'on rencontre l'appareil de Golgi (G) ainsi que l'ergastoplasme (er). Quelques inclusions lipidiques (li) et glycogéniques (gly) apparaissent par endroit.
- c) Zone infranucléaire caractérisée par l'abondance des réserves lipidiques (li) et glycogéniques (gly). Le glycogène est réparti de façon anarchique dans le cytoplasme ou enclavé dans des vacuoles aux contours incomplets (flèche). La partie basale des entérocytes est riche en mitochondries (m).
- d) Mise en évidence des lipides après coloration spécifique des coupes selon la technique de SELIGMAN et coll. (1966).
- e) Mise en évidence du glycogène après coloration spécifique des coupes selon la technique de THIERY (1967).
- f) Détail des dépôts glycogéniques : chaque inclusion (= particule  $\alpha$ ) est formée par l'association de plusieurs sous-unités (= particules  $\beta$ ).
- g) Estomac d'ophiure prélevée fin mars peu après le début du bloom phytoplanctonique : les réserves glycogéniques (gly) et lipidiques (li) sont très abondantes dans l'entérocyte.
- h) Estomac d'ophiure prélevée en décembre : les gouttelettes lipidiques (li) sont toujours présentes mais moins abondantes ; le glycogène (gly) a été utilisé.

#### ABREVIATIONS UTILISEES

$\alpha$  : particule de glycogène ;  $\beta$  : sous-unité de la particule de glycogène ; cb : couche basale ; ed : épithélium digestif ; er : ergastoplasme ; G : appareil de Golgi ; gly : glycogène ; li : inclusion lipidique ; m : mitochondrie ; N : noyau.



**PLANCHE IV**  
**ESTOMAC D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS* : ULTRASTRUCTURE DES**  
**TISSUS PERIPHERIQUES**

a,b,e,f,g,h : double fixation : glutaraldéhyde / acide osmique, tampon phosphate ; coloration à l'acétate d'uranyle / citrate de plomb.

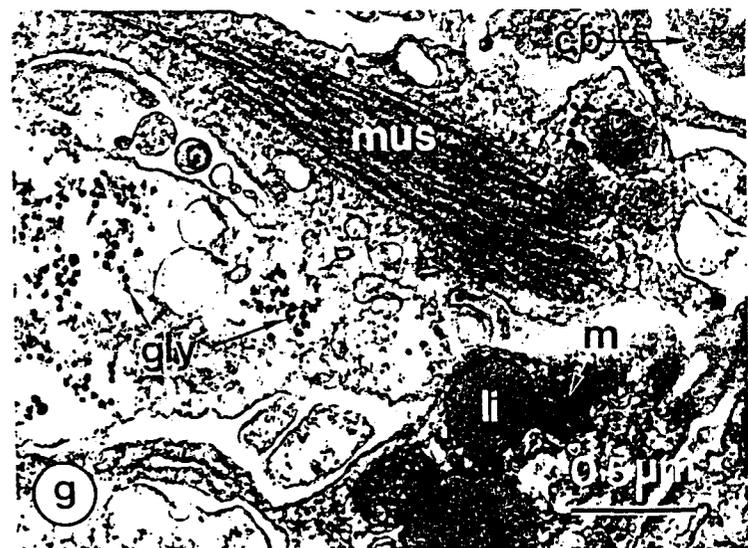
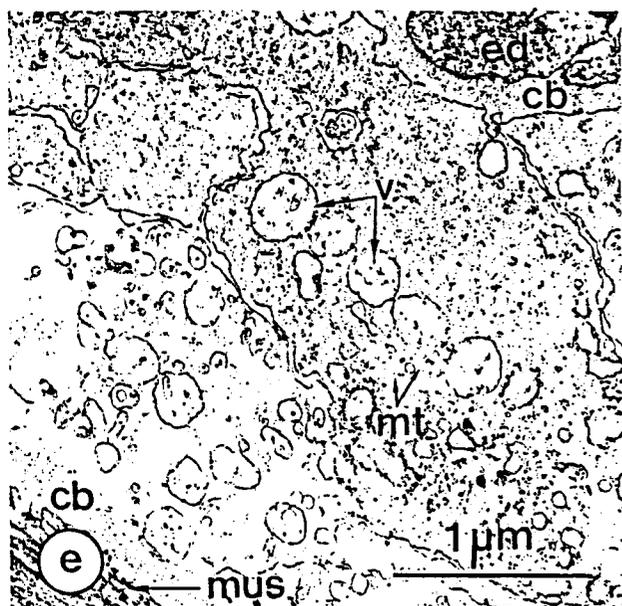
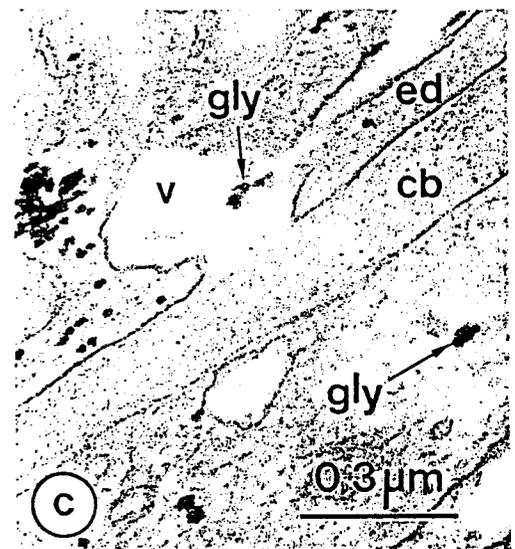
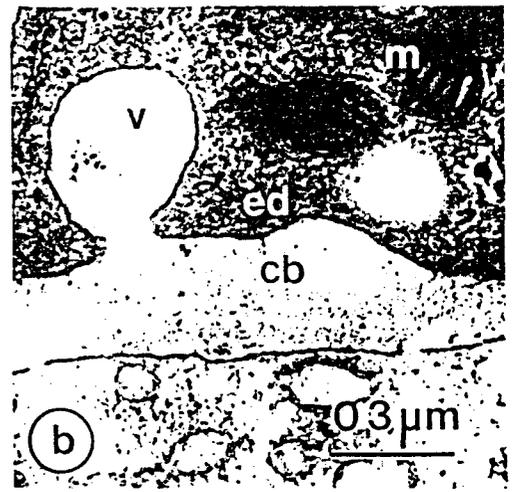
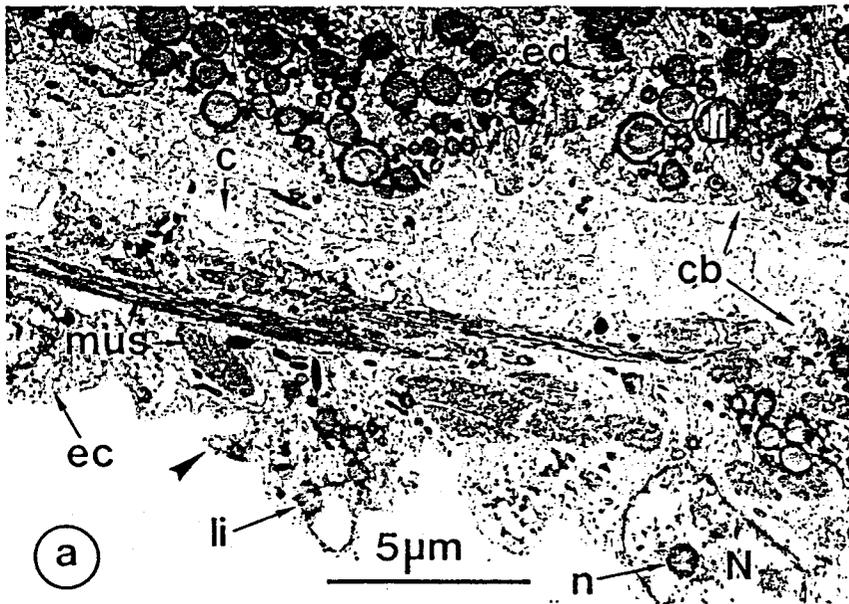
c : double fixation : glutaraldéhyde / acide osmique, tampon phosphate ; oxydation par l'acide périodique ; exposition au thiocarbohydrazide puis au protéinate d'argent.

d : fixation : acide osmique ; exposition au thiocarbohydrazide puis de nouveau à l'acide osmique.

- a) Vue d'ensemble des tissus périphériques : couche intermédiaire, couche musculaire (mus) et épithélium cœlomique (ec) sont les trois tissus enveloppant l'épithélium digestif. Les cellules de l'épithélium cœlomique aux contours très irréguliers sont caractérisées par des expansions chargées de réserves lipidiques (li) (flèche).
- b) Fusion d'une vésicule (v) d'un entérocyte avec la couche basale (cb) constituée de microfibrilles.
- c) Le contenu des vésicules (v) fusionnant avec la couche basale (cb) a été identifié après réaction cytochimique (technique de THIERY, 1967) ; il s'agit de glycogène (gly).
- d) On observe dans la couche intermédiaire des zones comprenant des lacunes par où circulent des cellules ainsi que le liquide hémal de l'ophiure (lh). De nombreuses fibres de collagène (coll.) y sont également présentes, à proximité de la couche basale (cb).
- e) Couche intermédiaire : on distingue la présence de cellules aux contours irréguliers chargées de vésicules (v) dont le contenu présente les caractéristiques morphologiques du glycogène.
- f) Détail de la couche musculaire : chaque paquet de fibres (mus) présente des orientations différentes.
- g) Observation d'inclusions lipidiques (li) et glycogéniques (gly) localisées à proximité de la couche musculaire (mus).
- h) La continuité de l'épithélium cœlomique est assurée par la présence de desmosomes (d) liant de façon efficace deux cellules adjacentes.

**ABREVIATIONS UTILISEES**

C : conjonctif ; cb : couche basale ; coll : collagène ; d : desmosome ; ec : épithélium cœlomique ; ed : épithélium digestif ; gly : glycogène ; lh : lacune hémale ; li : inclusion lipidique ; m : mitochondrie ; mt : microtubules ; mus : muscle ; N : noyau ; n : nucléole ; v : vésicule.



## 5. REPRODUCTION

### 5.1. Description des gonades

L'espèce est gonochorique. Les dix gonades d'allure réniforme sont localisées dans le cœlome périviscéral. Elles sont disposées par paires au niveau des poches interradiales et étroitement accolées au sac digestif.

Au cours de la maturation, la pigmentation gonadique caractéristique apparaît progressivement : blanche chez le mâle, rose-orangée chez la femelle. Le sexe de l'individu est alors facilement déterminable à l'oeil nu car la coloration transparaît au travers du tégument qui devient très fin sous l'étirement dû au gonflement gonadique.

Nous avons pu facilement chez des ophiures matures détecter la présence d'individus hermaphrodites dans la population. Ce phénomène a déjà été signalé par GOSTAN (1956). La proportion de ces individus est toutefois faible et ne dépasse pas 1 % du total des individus examinés. La figure 21 indique les différentes dispositions des gonades relevées au cours de nos observations (DAVOULT et coll, 1990 a).

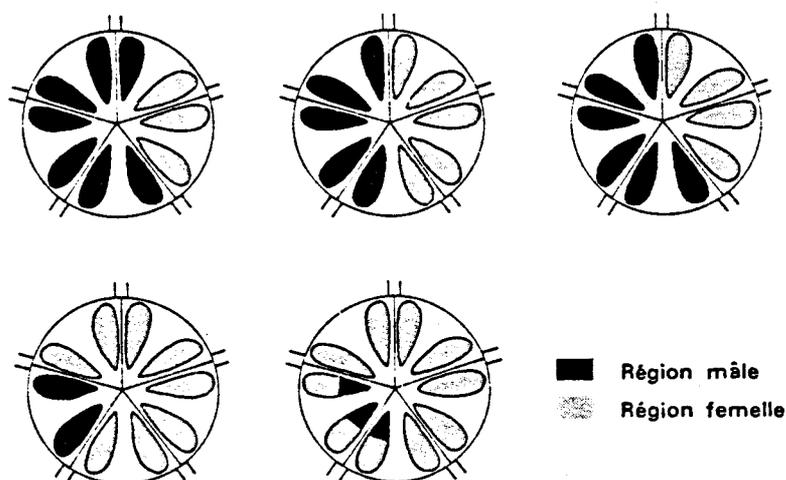


Fig. 21 : Structures anatomiques des individus hermaphrodites d'*Ophiothrix fragilis* (d'après DAVOULT et coll., 1990 a)

Nous avons également rencontré, mais plus rarement, la présence d'ovotestis chez certains individus (Fig. 21). Nous avons constaté que ces gonades particulières sont tout à fait fonctionnelles puisqu'elles présentent des spermatozoïdes et des ovocytes matures en période de reproduction.

### 5.2. Evolution du sex-ratio

Cent individus ont été examinés tous les mois pendant un an.

Le calcul du sex-ratio (Fig. 22) montre un minimum en juillet 1987 (0,67) et un maximum en juillet de l'année suivante (1,56). Un test de  $X^2$  a été réalisé sur ce sex-ratio ( $X^2 = 1,06$ ).

Le résultat montre qu'il n'est pas significativement différent d'un sex-ratio égal à 1 toute l'année.

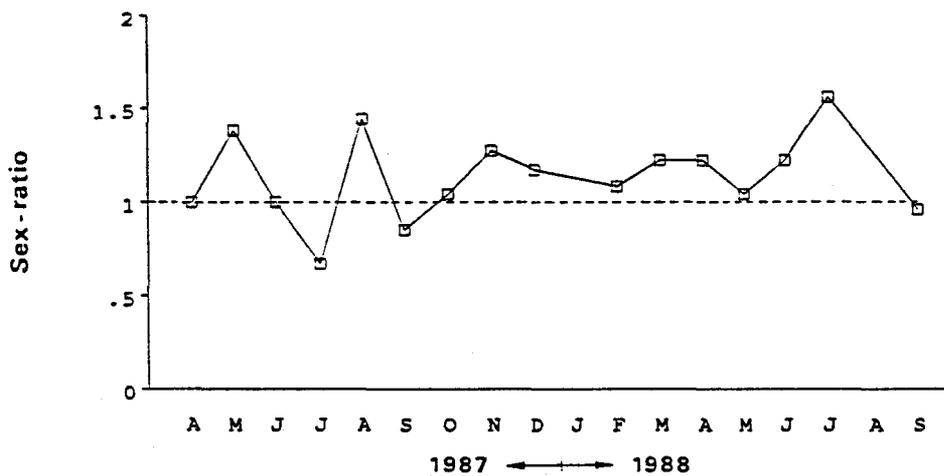


Fig. 22 : Evolution annuelle du sex-ratio d'*Ophiothrix fragilis*

### 5.3. Gamétogenèse

Les gonades sont formées par l'association de nombreux cystes dans lesquels se déroule la spermatogenèse ou l'ovogenèse.

L'évolution gonadique chez *Ophiothrix fragilis* suit le schéma habituellement rencontré chez les ophiures (PATENT, 1969 ; FENAUX, 1972 ; TYLER, 1977) ; elle peut être découpée en cinq stades successifs définis antérieurement (GOUNIN & RICHARD, 1992) :

#### Stade I

Phase initiale de développement.

Les gonades ont une taille réduite ce qui se traduit par des rapports gonadosomatiques (RGS) faibles :

$$\text{RGS femelle} = 1,7 ; \sigma_{n-1} = 0,3$$

$$\text{RGS mâle} = 1,4 ; \sigma_{n-1} = 0,2$$

Un examen microscopique est toujours nécessaire pour déterminer le sexe de l'individu examiné. Parfois même, chez les jeunes individus, l'absence de cellules germinales bien différenciées ne permet pas cette identification ; on peut alors éventuellement classer ces individus dans un stade 0, comme l'a fait FENAUX (1970) pour *Amphiura chiajei*.

Les jeunes ovocytes primaires sont disposés en une couche périphérique de 20µm d'épaisseur. Ceux-ci présentent une vésicule germinative bien développée accompagnée d'un nucléole central ou excentré. Le cytoplasme est dense et homogène. La lumière ovarienne est importante.

Accolés contre les parois testiculaires se répartissent essentiellement des amas de spermatogonies d'épaisseur voisine de 20 µm (Pl. V, Fig. h) avec parfois quelques îlots de spermatocytes de premier ordre. Il n'est pas rare de trouver, chez les adultes, la présence de spermatozoïdes non expulsés, provenant du cycle sexuel précédent.

### Stade II

Début d'accroissement gonadique.

Les ovocytes ont une taille comprise entre 20 et 40 µm (Pl. V, Fig. a). Dans le cytoplasme des plus gros d'entre eux apparaît progressivement une texture finement granuleuse ; ce phénomène a déjà été observé chez d'autres espèces (FENAUX, 1970 ; TYLER, 1977).

La multiplication des cellules germinales chez le mâle est très active et se réalise de façon centripète (Pl. V, Fig. i). Celles-ci remplissent peu à peu et de façon irrégulière la lumière testiculaire (épaisseur de la couche de noyaux : 20 à 60 µm). Les stades d'évolution depuis la spermatogonie jusqu'à la spermatide sont présents et bien reconnaissables grâce à la diminution de la taille des noyaux et à la concentration progressive de la chromatine. On trouve toutefois en majorité des spermatocytes primaires et secondaires.

### Stade III

Phase de prématuration.

C'est durant la vitellogenèse, période d'intense activité métabolique que s'effectue le plus fort accroissement ovocytaire ( $40 < \emptyset < 90 \mu\text{m}$ ) (Pl. V, Fig. c). Les cellules nourricières apparaissent nettement à la périphérie des ovocytes (Pl. V, Fig. b). Les dépôts vitellins répartis par paquets dans le cytoplasme sont chargés de mucopolysaccharides (réaction à l'acide périodique Schiff positive, Fig. 23). La gonade femelle prend une coloration rose orangée.

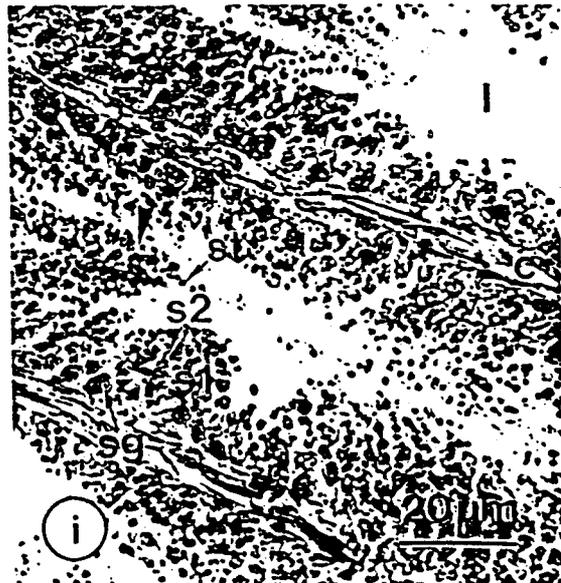
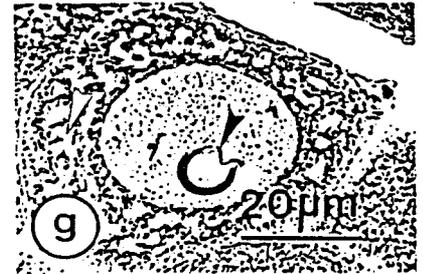
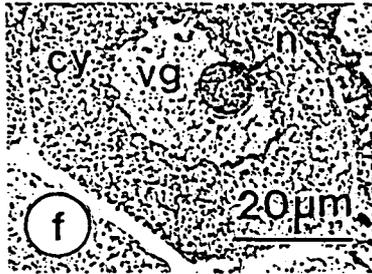
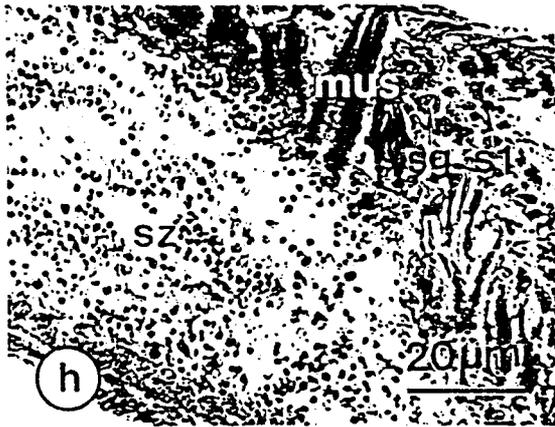
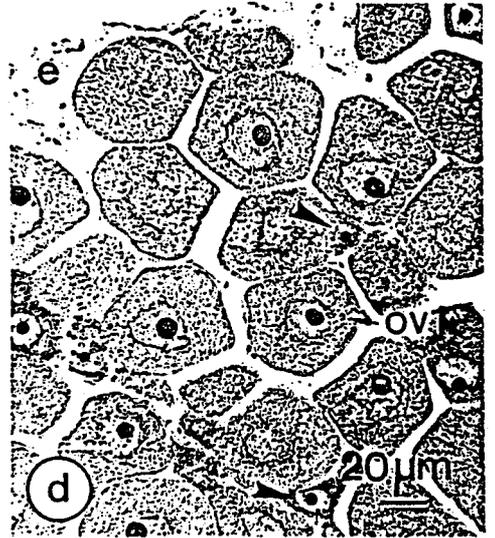
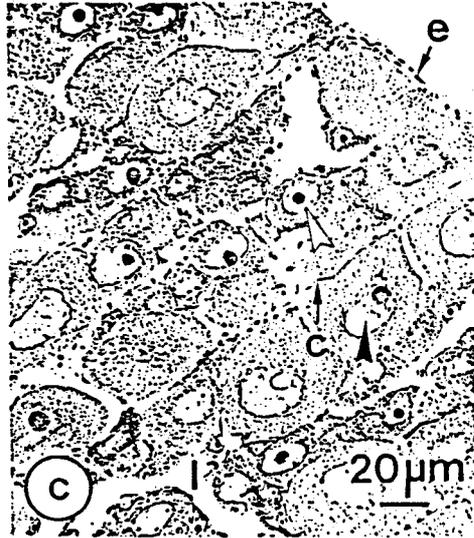
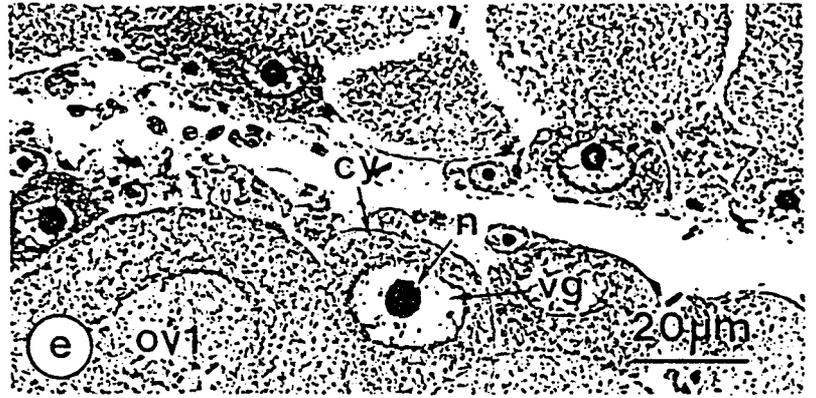
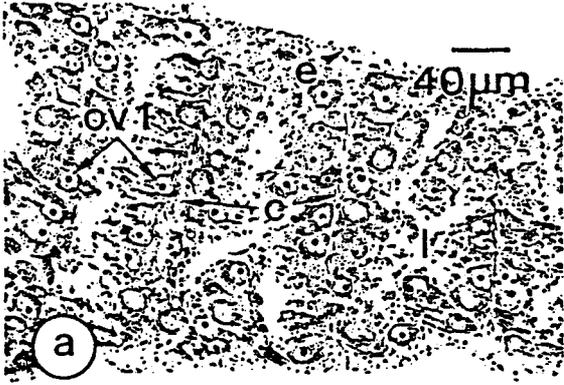
**PLANCHE V**  
**GAMETOGENESE CHEZ *OPHIOTHRIX FRAGILIS* :**  
**ETUDE STRUCTURALE EN MICROSCOPIE OPTIQUE**

Fixation : liquide de Hollande ; coloration : hématoxyline de Groat, picro-indigocarmin.

- a) Coupe transversale de gonade femelle au stade II. La gonade est formée par de nombreux cystes séparés par une cloison (c). A l'intérieur, les jeunes ovocytes primaires (ov1) sont disposés à la périphérie de l'ovaire dont la lumière (l) est encore importante.
- b) Gonade femelle au stade III. Les cellules nourricières (cn) forment de longues chaînes bordant les ovocytes en vitellogenèse (ov1).
- c) Gonade femelle au stade III ; vitellogenèse. Dans l'ovaire à la lumière réduite (l) apparaissent des gros ovocytes au cytoplasme granuleux chargé de réserves ainsi que de jeunes ovocytes au cytoplasme plus dense et plus homogène. Notons également la transformation de l'aspect de la vésicule germinative (flèche noire) et du nucléole (flèche blanche) au cours de la croissance ovocytaire.
- d) Gonade femelle au stade IV. Les ovocytes (ov1) ont atteint leur plein développement et sont prêts à être libérés. De jeunes ovocytes sont toujours présents dans la gonade mature (flèches).
- e) Gonade femelle au stade IV présentant des ovocytes primaires à différents stades d'évolution.
- f) Ovocyte primaire mature : le cytoplasme (cy) a un aspect granuleux, la vésicule germinative (vg) est bien développée et le nucléole (n) a un aspect vésiculeux.
- g) Il existe toujours dans une gonade mature un certain nombre d'ovocytes en dégénérescence présentant une altération du cytoplasme (flèche blanche) ainsi qu'une lyse du nucléole (flèche noire).
- h) Gonade mâle au stade I. Les spermatogonies (sg) ainsi que les spermatocytes de premier ordre (s1) sont disposés à la périphérie du cyste. Il reste dans cette gonade de nombreux spermatozoïdes (sz) qui n'ont pas été évacués au cours du cycle sexuel précédent.
- i) Gonade mâle au stade II. La multiplication des cellules germinales se réalise de façon centripète (flèche). Spermatogonies (sg), spermatocytes de premier et de second ordre (s1 et s2) ainsi que spermatides (st) sont présents et bien reconnaissables grâce à la diminution de la taille des noyaux et à la concentration progressive de la chromatine.
- j) Gonade mâle au stade III ; spermiogénèse. La production de spermatozoïdes (sz) est intense ; ceux-ci remplissent la cavité testiculaire.
- k) Gonade mâle au stade IV. Les nombreux spermatozoïdes (sz) se regroupent en une masse centrale juste avant l'expulsion.
- l) Gonade mâle au stade V. L'émission des gamètes a eu lieu. Il ne subsiste dans le testicule qu'une couche spermatogénétique réduite ainsi que des spermatozoïdes non expulsés.

**ABREVIATIONS UTILISEES**

c : cloison ; cn : cellule nourricière ; cy : cytoplasme ; e : épithélium ; l : lumière gonadique ; mus : muscle ; n : nucléole ; ov1 : ovocyte primaire ; sg : spermatogonie ; s1 : spermatocyte de premier ordre ; s2 : spermatocyte de second ordre ; st : spermatide ; sz : spermatozoïde ; vg : vésicule germinative.



Chez le mâle, la spermiogenèse est en cours (Pl. V, Fig. j). La couche de spermatocytes diminue (10 à 20  $\mu\text{m}$ ) tandis que s'intensifie la production de spermatozoïdes. Ceux-ci, rangés en files serrées, remplissent tout à fait la cavité testiculaire. La pigmentation caractéristique blanche apparaît.

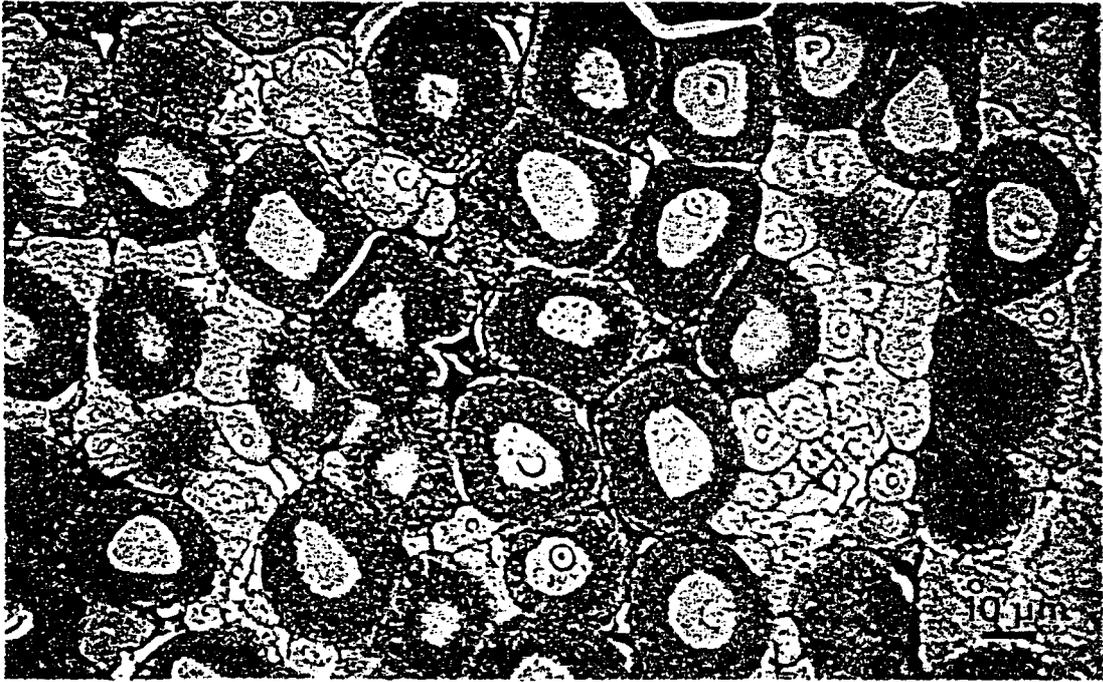


Fig. 23 : Coupe transversale de gonade femelle d'*Ophiothrix fragilis* au stade III  
fixation : liquide de Hollande  
inclusion : paraffine  
coloration : acide périodique Schiff

#### Stade IV

Les gonades sont matures et pleinement développées ; par rapport au stade I, les rapports gonado-somatiques sont multipliés par 6 chez la femelle et par 10 chez le mâle :

$$\text{RGS femelle} = 10,0 ; \sigma_{n-1} = 3,4$$

$$\text{RGS mâle} = 14,0 ; \sigma_{n-1} = 3,6$$

Une petite différence dans ces résultats peut être imputée au risque d'erreur pondéral dû à la technique utilisée : les gonades mâles ont été "épongées" sur papier filtre de façon moins poussée que les gonades femelles (cette opération, si elle est répétée, se traduit la plupart du temps par une perte de matériel organique de la gonade mâle, celle-ci étant souvent abimée au cours du prélèvement).

Les ovocytes ont acquis une taille maximale ( $90 < \varnothing < 140 \mu\text{m}$ ) et sont libres dans l'ovaire (Pl. V, Fig. d). Toutefois un certain nombre d'entre eux reste peu développé ( $20 < \varnothing < 60 \mu\text{m}$ ), ce qui laisse supposer comme l'indique SMITH (1940) une ponte ultérieure (Pl. V, Fig. d,e).

Le nucléole de ces ovocytes s'est transformé et présente un aspect vésiculeux (Pl. V, Fig. f).

Sur les lames observées, nous n'avons pas rencontré d'ovocyte secondaire. La réduction chromatique doit s'effectuer très peu de temps avant l'émission ou bien, plus probablement, une fois dans l'eau. Cette caractéristique semble être d'ailleurs très courante chez les ophiures (FENAUX, 1970 ; TYLER, 1977).

Le nombre moyen d'ovocytes mûrs par ophiure a été évalué à 191225 (moyenne réalisée sur 10 femelles ;  $\sigma_{n-1} = 34770$ ), soit 3 fois plus que celui observé chez *Ophiura ljungmani* (TYLER & GAGE, 1980). Il faut toutefois noter que cette ophiure atteint rarement la taille maximale observée chez *Ophiothrix fragilis*.

Le volume ovocytaire (assimilé à une sphère) entre le stade I et IV est multiplié par 1500 environ, résultat équivalent à celui observé chez *Ophiura albida* (TYLER, 1977).

Le cytoplasme de ces ovocytes matures est très intensément marqué par la réaction à l'acide périodique Schiff. Après hydrolyse (cf. chapitre II.4.3), il apparaît également très riche en acides aminés (Fig. 24). Quatre d'entre eux sont dominants et représentent plus de 50% du total des acides aminés présents : ce sont la glycine (15%), l'acide glutamique (13%), la lysine (12%) et l'acide aspartique (11%). Les teneurs en acides aminés et en particulier en glycine sont généralement élevées chez les échinodermes. Ils semblerait qu'ils jouent un rôle important dans l'équilibre osmotique (MONROY & MAGGIO, 1966). Cystéine, méthionine et tryptophane sont par ailleurs absents des analyses.

Tous les ovocytes ne seront pas expulsés. Il existe toujours en effet, dans une gonade mature, un certain nombre d'entre eux en dégénérescence (Pl. V, Fig. g).

Souvent même, les figures d'altération du cytoplasme et de pycnose sont visibles dès le stade III.

Chez le mâle, les nombreux spermatozoïdes (longueur 50-55  $\mu\text{m}$ ) se regroupent en une masse centrale juste avant l'expulsion (Pl. V, Fig. k).

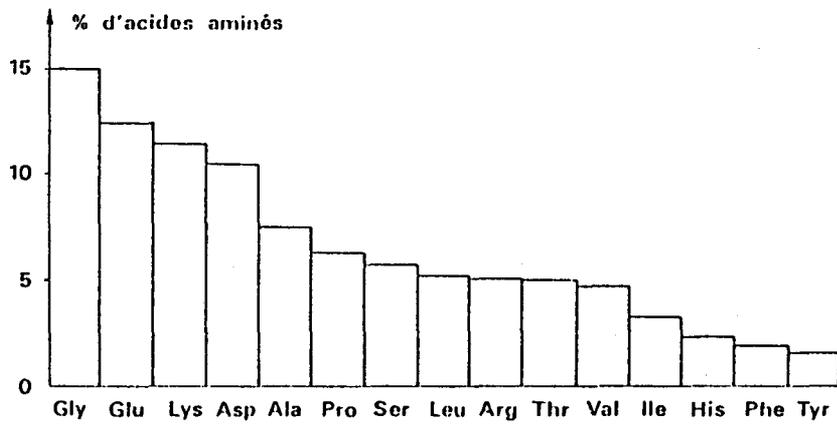


Fig. 24 : Pourcentage d'acides aminés contenus dans les ovocytes matures d'*Ophiothrix fragilis* (d'après GOUNIN & RICHARD, 1992)

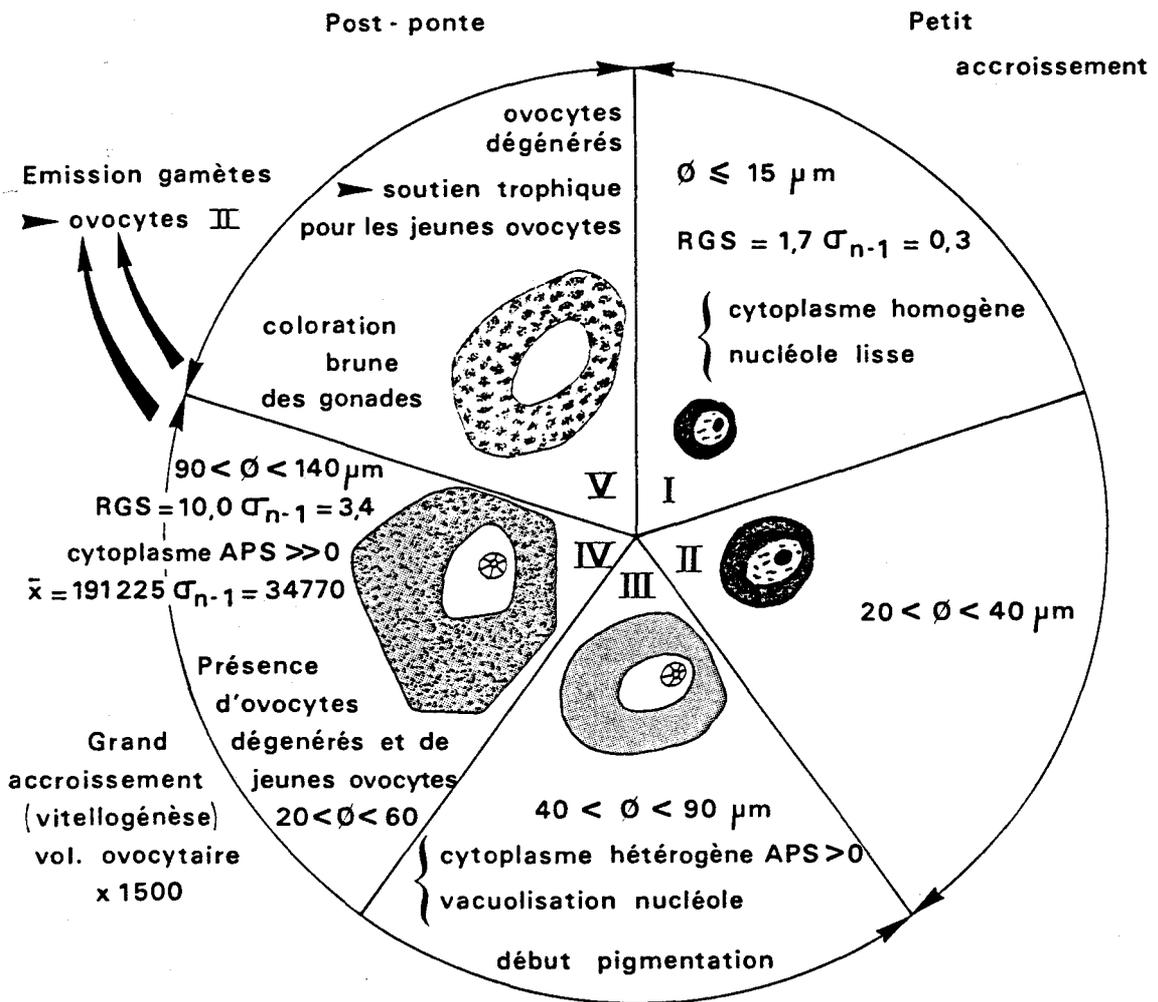


Fig. 25 : Principales caractéristiques du cycle gonadique des femelles d'*Ophiothrix fragilis* ( $\bar{x}$  = nombre moyen d'ovocytes par femelle)

### Stade V

Etat de post-ponte. La majorité des gamètes femelles a été libérée, ceux non expulsés sont le plus souvent en état de dégénérescence. Ils serviront probablement de source trophique pour les jeunes ovocytes en développement. L'ovaire réduit est désorganisé et sa lumière est en partie occupée par des débris cellulaires.

Dans les testicules ne subsiste qu'une couche spermatogénétique réduite (10  $\mu$ m d'épaisseur maximum) ainsi que des spermatozoïdes non expulsés (Pl. V, Fig. 1).

Après l'émission des gamètes, la réduction en taille des gonades s'accompagne souvent d'un durcissement de celles-ci et d'un changement de coloration (les gonades des deux sexes deviennent brunes).

Les principales caractéristiques du cycle gonadique des femelles sont résumées sur la figure 25.

### 5.4. Evolution temporelle du cycle gonadique

#### 5.4.1. Taille minimale des ophiures pouvant produire des gamètes

Rappelons que chez les jeunes individus, il existe une forte ressemblance entre les cellules mères des spermatozoïdes et celles des ovocytes, ressemblance rendant bien souvent difficile la détermination du sexe de l'ophiure examinée. A cet inconvénient vient s'ajouter la petitesse des gonades rendant difficile leur détection et prélèvement.

Cependant, lorsque ces individus débutent leur première maturation, leurs gonades deviennent parfaitement reconnaissables et nos observations ont montré que les mâles pouvaient produire des gamètes à partir d'un diamètre de disque de 3 mm et les femelles à partir de 5 mm.

#### 5.4.2. Evolution de l'indice de maturité des mâles et des femelles

Nous avons réalisé nos observations sur des individus dont le diamètre de disque était  $\geq 5$  mm et en considérant à chaque prélèvement deux individus de chaque sexe dans chacune des classes de taille, ceci afin de prendre en compte l'ensemble des géniteurs de la population.

Ces résultats représentés figure 26 ont fait l'objet de publications (DAVOULT et coll., 1990 a ; GOUNIN & RICHARD, 1992). Ils permettent de définir les périodes de maturation et de ponte de l'espèce.

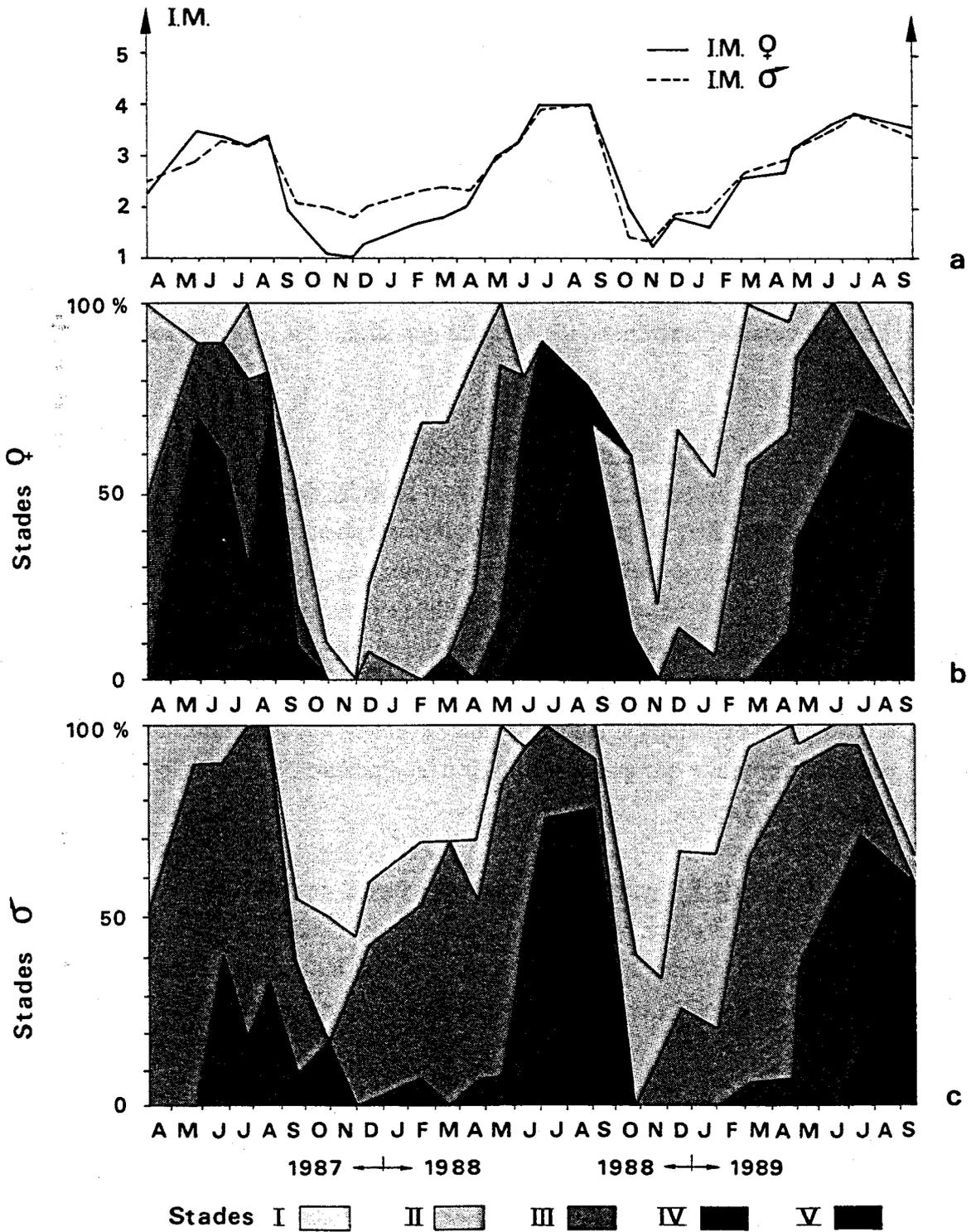


Fig. 26 : a : variations saisonnières de l'indice de maturité (IM) des mâles et des femelles d'*Ophiothrix fragilis* ; b, c : variations de la proportion des différents stades gonadiques pour les deux sexes (d'après GOUNIN & RICHARD, 1992)

L'élaboration et l'émission des gamètes se réalise sensiblement de façon synchrone chez les mâles et les femelles, ceci sur deux années consécutives (Fig. 26 a). La courbe des variations saisonnières des mâles apparaît toutefois moins marquée que celle des femelles.

La maturation est printanière, la montée des indices s'effectue chez les deux sexes de manière plus ou moins régulière suivant l'année : en 1987-88, la montée est rapide à partir d'avril jusqu'au début de juillet, contrairement à l'année suivante où la maturation est moins brusque mais plus irrégulière. Elle est également un peu plus précoce puisque nous avons en mars 1989 une moyenne des indices pour les deux sexes égale à 2,7 tandis que l'année précédente à la même époque, cette moyenne était de 2,1.

Le suivi de la proportion des stades gonadiques pour les deux sexes (Fig. 26 b) permet d'apporter les précisions suivantes : l'évolution de la maturation au cours du printemps 1988 apparaît comme étant très irrégulière entre les deux sexes quant à la durée des différents stades ; une forte proportion de mâles reste au stade III pendant une longue période (de novembre à août), tandis que les femelles présentent au contraire un stade III très court (avril-mai) traduisant une vitellogenèse rapide.

Il n'est cependant pas possible de tirer des conclusions sur la durée des différents stades chez les deux sexes, leur évolution gonadique se réalisant de façon identique l'année suivante (de novembre 1988 à septembre 1989).

Après la maturation, les indices restent élevés et stables pendant environ deux mois.

Le stade V (post-ponte) est présent pendant quatre à cinq mois de l'année (juin → octobre), ce qui suggère une ponte de la population étalée sur toute la période estivale. Le pourcentage de ce stade est variable selon les années et selon le sexe. Ceci peut bien sûr correspondre à une réalité physiologique, cependant il faut préciser que le découpage d'un cycle sexuel en 5 étapes est arbitraire et que l'appréciation de ces étapes est relative ; les limites entre le stade I et V notamment n'apparaissent pas toujours clairement sur les coupes. Cette hypothèse d'une détermination soumise à des approximations pourrait ainsi "expliquer" les écarts notés entre les indices de maturité des mâles et des femelles.

La période hivernale est marquée par une stagnation des indices de maturité. Ils augmentent très faiblement de novembre 1987 à avril 1988. L'année suivante, cette phase est plus courte. Ce phénomène de repos gonadique a déjà été remarqué chez d'autres espèces et semble général chez les ophiures (PATENT, 1969 ; TYLER, 1977). Pendant cette période, on assiste à une réorganisation de la gonade qui a émis ses gamètes puis d'un blocage de celle-ci au stade I ou II.

On peut remarquer quelques "anomalies" dans le déroulement de ce cycle avec la présence de quelques mâles matures en février 1988 (8%) et en mars 1989 (6%). On ne

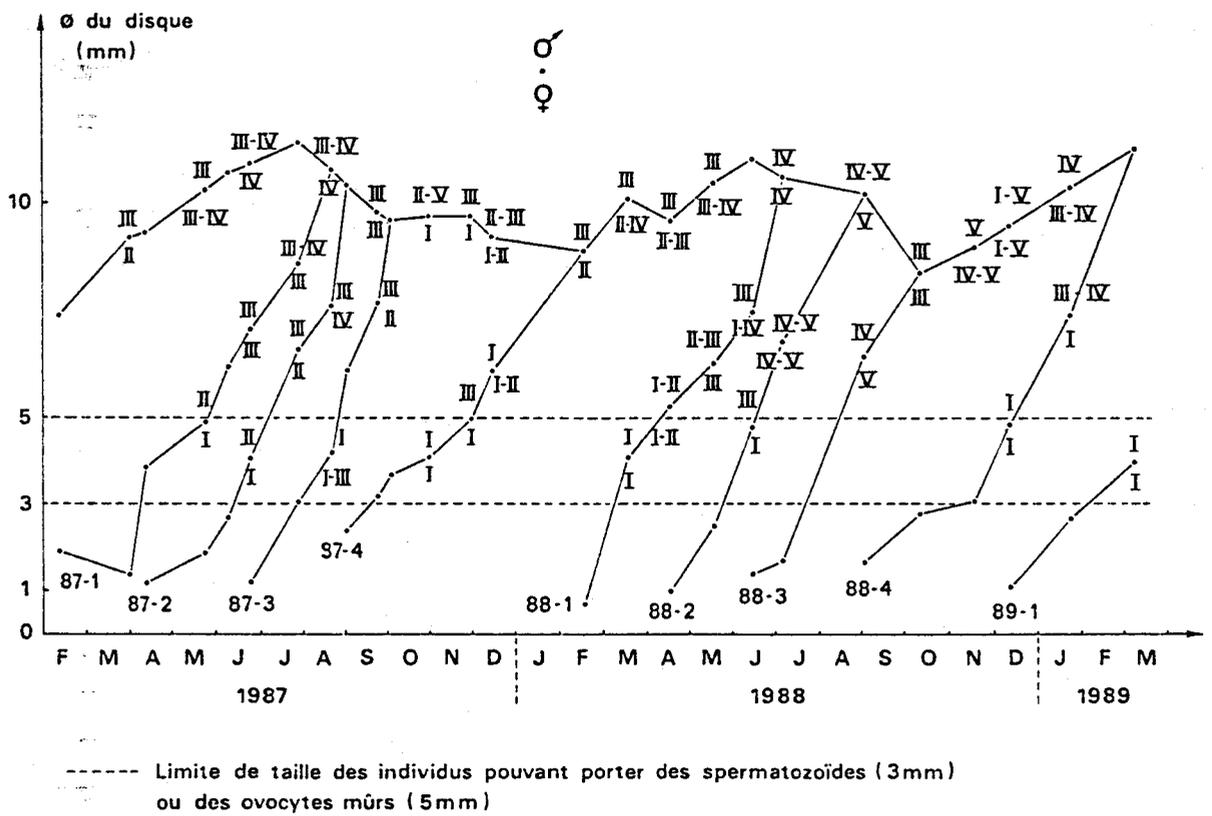


Fig. 27 : Evolution de la croissance des différentes cohortes et du développement gonadique des mâles et des femelles d'*Ophiothrix fragilis* (I-V signifie que ces deux stades ont été trouvés à la même époque chez des individus de même taille) (d'après DAVOULT et coll., 1990 a)

retrouve pas ce phénomène chez les femelles, cependant nous avons pu observer au cours d'autres prélèvements hivernaux la présence de quelques femelles présentant des ovocytes matures. Enfin, on trouve pratiquement toute l'année chez les deux sexes l'existence d'individus au stade I.

Ces résultats viennent quelque peu atténuer les variations des indices de maturité, ceux-ci n'atteignent en effet jamais la valeur maximale (5).

Ces dernières remarques tendent à montrer qu'il existe une minorité d'individus qui présentent un cycle sexuel décalé par rapport à l'ensemble de la population dont la maturation est printanière et la ponte estivale.

Ces décalages peuvent être expliqués après analyse de la structure démographique de la population, résultats que nous avons antérieurement publiés (DAVOULT et coll., 1990 a) et dont nous reprenons les grandes lignes dans le chapitre suivant.

#### 5.4.3. Relations entre reproduction et dynamique de l'espèce

Le suivi démographique réalisé sur deux ans a permis de montrer l'existence de quatre recrutements annuels de la population : un recrutement principal en septembre et trois recrutements de moindre ampleur en février, avril et juin (DAVOULT et coll., 1990 a).

Le recrutement principal représente plus de 40% de la population en septembre 1987. Il est engendré par la ponte massive en été. Les variations de l'indice de maturation des mâles et des femelles retracent la maturation des individus à l'origine de ce recrutement.

L'arrivée des trois recrutements secondaires aux mêmes périodes sur deux années successives montrent leur stabilité dans le temps.

La croissance des quatre cohortes annuelles est représentée figure 27. Nous avons également reporté sur cette figure l'évolution gonadique des individus. Ces cohortes ne peuvent être suivies que pendant quelques mois (trois à cinq mois seulement) au delà desquels elles se fondent avec le reste de la population. Le schéma fait apparaître les résultats suivants :

Les croissances somatique et gonadique des individus appartenant aux cohortes secondaires sont plus rapides que celles des individus appartenant à la cohorte principale. Ces développements interviennent au printemps-été pour les cohortes de février, avril et juin et en hiver pour la cohorte de septembre. On trouve donc pratiquement toute l'année l'existence d'individus présentant des états sexuels différents.

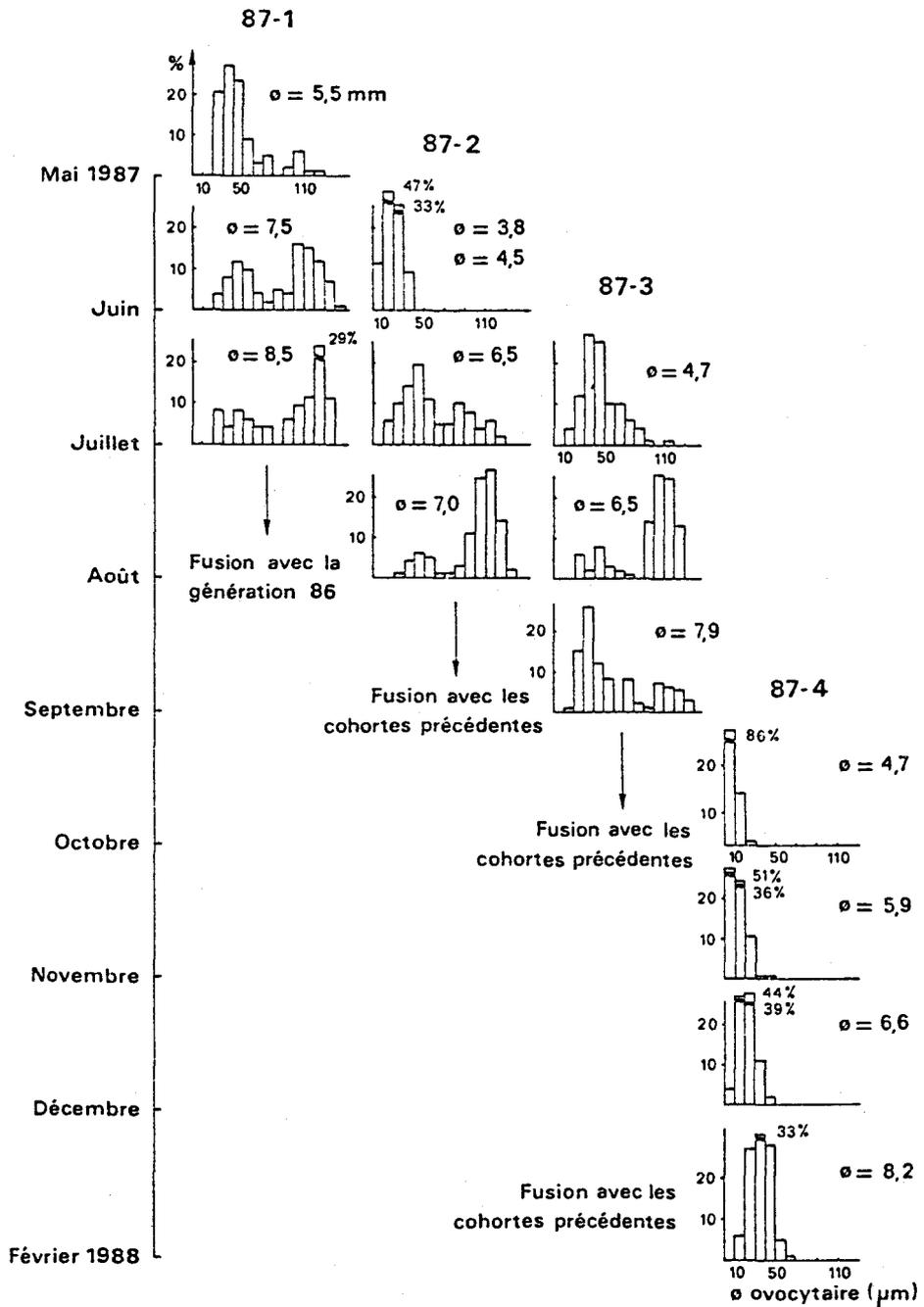


Fig. 28 : Suivi ovocytaire réalisé sur chaque cohorte de 1987 avant leur fusion avec le reste de la population ( $\phi$  : diamètre du disque) (d'après DAVOULT et coll., 1990 a)

Nous avons approfondi ces résultats en étudiant plus précisément le cycle des femelles, ceci en réalisant des suivis ovocytaires par cohorte au cours de l'année 1987 (Fig. 28) :

le développement ovocyttaire se réalise en trois mois environ pour les individus des cohortes secondaires 87-1 et 87-2, les ovocytes passent d'un diamètre de 30-40  $\mu\text{m}$  à 110-120  $\mu\text{m}$  en moyenne.

Ces femelles sont prêtes à pondre juste avant que les cohortes ne fusionnent avec l'ensemble de la population. On distingue alors dans les histogrammes deux groupes d'ovocytes de tailles différentes, ce qui est conforme aux observations histologiques que nous avons décrites chapitre III.5.3.

Les femelles de la cohorte 87-3 présentent une maturation encore plus rapide. Elles semblent mûres en août puis, en septembre, la proportion d'ovocytes matures diminue, ce qui traduit un début de ponte.

Les différences d'état gonadique entre les cohortes 87-1 à 87-3 apparaissent clairement en juin et juillet.

La cohorte 87-4 ne suit pas du tout le même profil d'évolution ovocyttaire ; la période allant du mois d'octobre au mois de février est une phase pendant laquelle les gonades n'évoluent guère ou très peu. Les diamètres ovocytaires évoluent de 10 à 30  $\mu\text{m}$  en moyenne. On retrouve ici la phase de repos gonadique mise en évidence lors de l'étude des indices de maturité (cf. chapitre précédent).

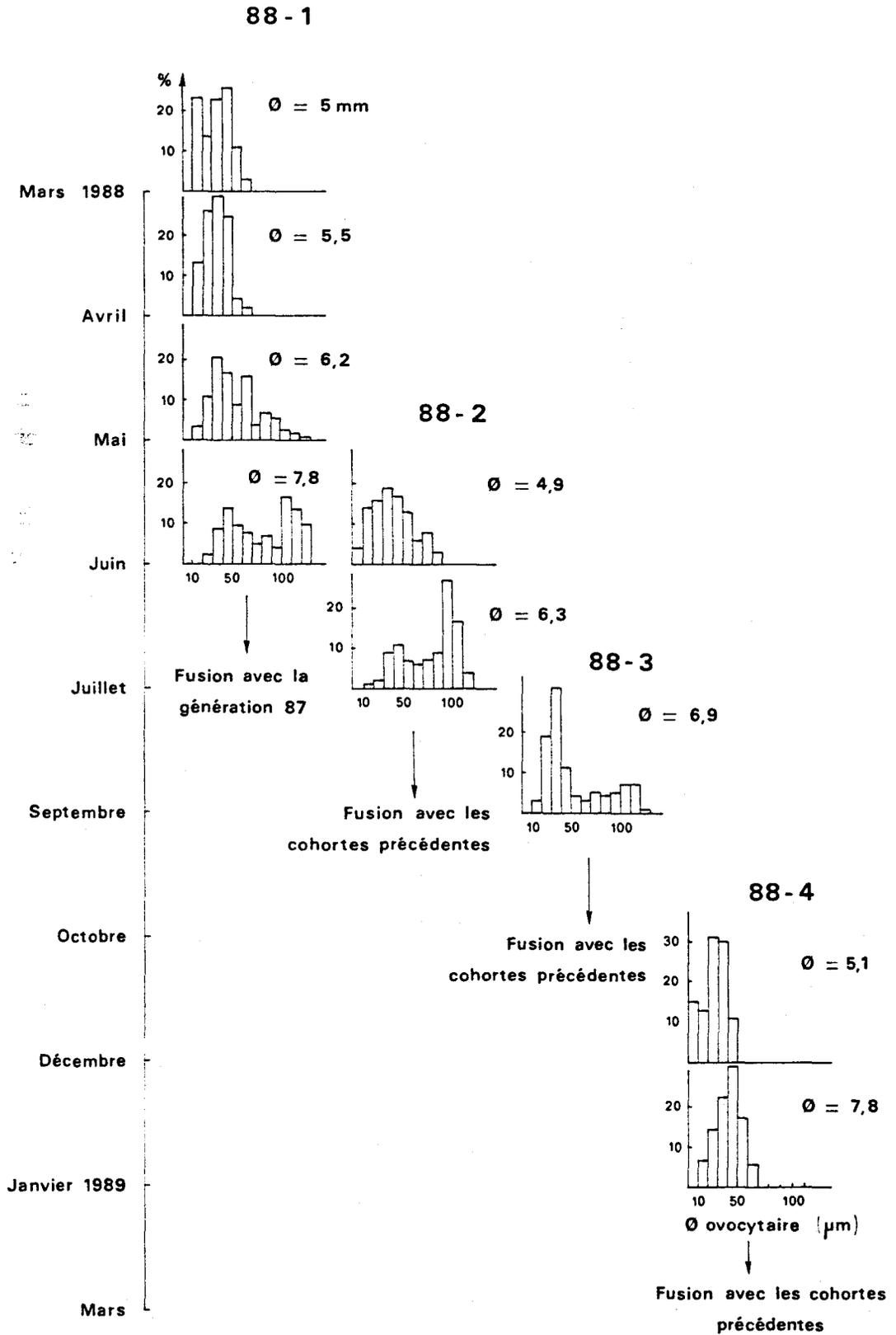


Fig. 29 : Suivi ovocyttaire réalisé sur chaque cohorte de 1988, avant leur fusion avec le reste de la population ( $\text{Ø}$  : diamètre du disque)

Cohortes de l'année 1988 (Fig. 29) :

Leur étude confirme les résultats obtenus sur l'année 1987. Les femelles de la cohorte 88-1 présentent une répartition des diamètres ovocytaires tout à fait comparable à celle des femelles de la cohorte 87-1.

Les femelles de la cohorte 88-2 semblent présenter un développement plus précoce que celles de la cohorte 87-2 ; en juillet 1988, les femelles 88-2 semblent en effet proches de la maturité (pourcentage d'ovocytes matures dominant), en juillet 1987, les femelles 87-2 présentent une légère dominance d'ovocytes moyens ( $\emptyset$  majoritaire : 40 à 50  $\mu\text{m}$ ).

Nous n'avons pas de suivi de la cohorte 88-3, mais uniquement un histogramme établi en septembre 1988, présentant sensiblement les mêmes caractéristiques que celui de septembre 1987.

Enfin, on retrouve la stagnation des gonades des femelles de la cohorte 88-4 pendant la période hivernale ; l'histogramme de janvier 1989 correspond à une gonade dont les ovocytes sont peu développés.

L'ensemble de ces observations permet d'expliquer l'hétérogénéité existant au niveau des développements gonadiques des individus à une période donnée.

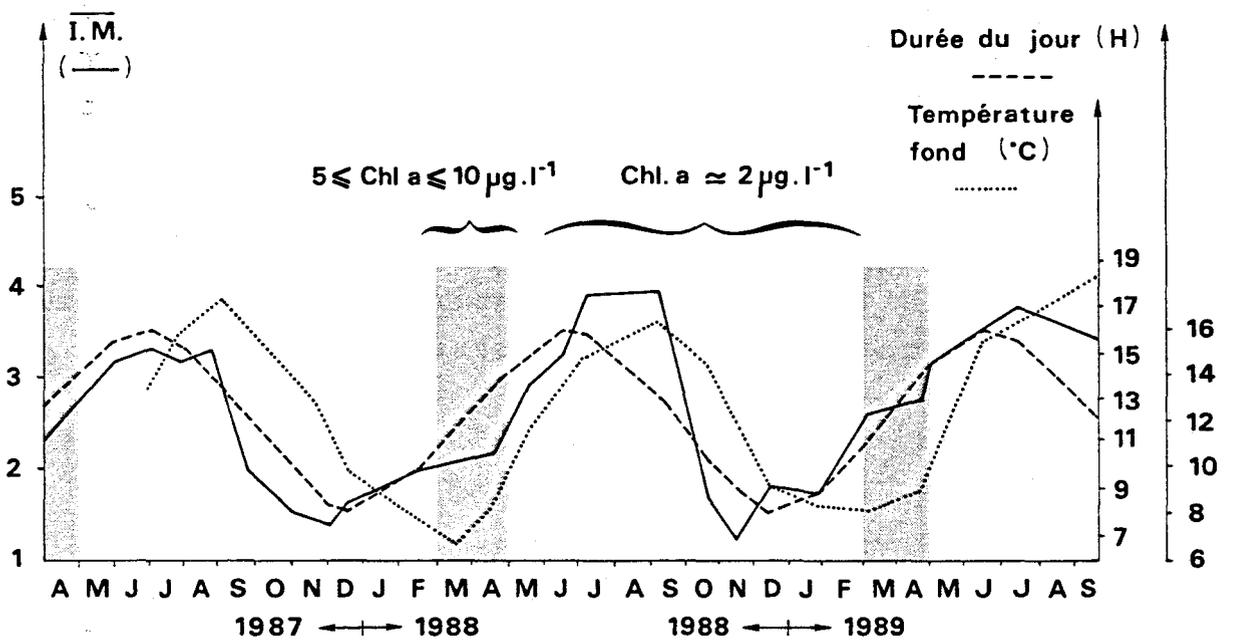


Fig. 30 : Variations saisonnières de l'indice de maturité moyen ( $\overline{\text{IM}}$ ) de la population d'*Ophiothrix fragilis* en relation avec trois facteurs externes : la température, la durée du jour et la disponibilité en nourriture matérialisée par l'abondance de la charge phytoplanctonique (exprimée par le taux de Chl. a) (d'après GOUNIN & RICHARD, 1992)

### 5.5. Influence des facteurs externes sur la gamétogenèse

Nous avons calculé l'indice de maturité moyen de la population  $\overline{IM}$  ; ses variations sont représentées figure 30 ainsi que celles de trois paramètres externes essentiels : la température, la durée du jour et la disponibilité de nourriture matérialisée par l'abondance de la charge phytoplanctonique (exprimée par le taux de Chl. *a*).

Les relations à chaque étape du cycle sont les suivantes :

Pendant la phase de latence gonadique hivernale où l'indice moyen reste peu élevé, la température décroît. Elle atteint son minimum annuel à la fin de cette période (mars 1988 : 6,8 °C ; mars 1989 : 8,2 °C). La durée du jour quant à elle est à son minimum en décembre (8 heures environ) puis augmente de façon régulière. L'éclairement est de 13 heures environ fin mars. Enfin, cette période est également caractérisée par une faible disponibilité de nourriture ; la charge phytoplanctonique est à son minimum (les teneurs en Chl. *a* sur le site entre juin et février sont de l'ordre de 2  $\mu\text{g l}^{-1}$ ).

L'ensemble de ces conditions hivernales ne favorise donc pas le développement gonadique. Les gonades restent bloquées jusqu'à ce que les conditions deviennent favorables.

Pendant la phase de maturation printanière, l'indice moyen augmente de façon plus ou moins rapide et régulière selon les années. A cette phase coïncide une augmentation marquée de la durée du jour (> 13 heures) ainsi que la période de "bloom" phytoplanctonique. Le seuil de 10  $\mu\text{g.l}^{-1}$  en Chl. *a* peut être atteint, voire dépassé en mars-avril et ce soutien nutritif permet le développement des cellules sexuelles. La température quant à elle présente une courbe décalée par rapport à celle de l'indice de maturité ; celui-ci commence en effet à augmenter lorsque la température est à son minimum. Le décalage est particulièrement marqué pour la maturation du printemps 1989.

La ponte intervient en été, période où l'on est proche du maximum thermique (de 16°C à 18°C en septembre) et où les jours commencent tout juste à diminuer (maximum >16 heures en juin). La période estivale est également caractérisée par une biodisponibilité de nourriture faible.

### 5.6. Libération des gamètes et fécondation

Les dix gonoductes assurent le transfert des gamètes vers le milieu extérieur.

Nous avons pu observer en laboratoire l'attitude caractéristique de l'ophiure lors de l'émission des gamètes. La ponte est favorisée en provoquant un léger stress sur l'animal mature par simple manipulation ou par l'augmentation progressive de la température dans le récipient pendant l'observation : peu avant l'émission, l'ophiure soulève son disque en se dressant sur ses cinq bras puis on aperçoit nettement les produits génitaux s'échapper par les dix fentes génitales.

L'observation plus particulière de la libération des produits sexuels mâles (liquide blanchâtre très visible dans l'eau) indique qu'il s'agit d'une véritable expulsion, phénomène impliquant la contraction des muscles enveloppant les gonades mais également celle des muscles du disque. La contraction de ces derniers permet de provoquer une augmentation de pression du liquide coelomique, ce qui facilite le travail des muscles gonadiques probablement insuffisamment développés pour assurer seuls ce travail d'expulsion.

Ces contractions se manifestent extérieurement par la diminution du volume des poches interradianales pendant l'opération.

L'émission des produits se fait en plusieurs reprises. Les gonoductes sont étroits et doivent subir une dilatation lors de l'expulsion ( $\varnothing$  environ 15  $\mu\text{m}$  au repos selon SMITH (1940)).

Cette expulsion n'est jamais complète ; il subsiste toujours en effet chez les deux sexes une petite quantité de gamètes qui dégénéreront par la suite.

La fécondation est externe. Elle est favorisée par la structure grégaire de la population.

### 5.7. Vie pélagique des larves

MAC BRIDE (1907) a étudié le développement larvaire de l'espèce et a souligné la difficulté de garder les larves jusqu'à complète métamorphose. On peut reprendre les principales étapes de ce développement telles que cet auteur les a décrites :

Après la gastrulation, on assiste à l'apparition de deux bras postéro-latéraux très divergents 55 heures après fécondation. Ces bras atteindront leur longueur maximale au bout de 16 jours.

Parallèlement se développent trois autres paires de bras qui garderont des dimensions plus modestes et qui seront les premiers à régresser en début de métamorphose. Durant cette transformation, les bras postéro-latéraux vont en effet persister quelques temps et serviront, d'après GUILLE (1964), d'appareil de flottaison à la larve âgée jusqu'à sa sédimentation. Après leur disparition totale (> 23 jours), la bouche et les premiers podia péri-buccaux font leur apparition. Au bout de 26 jours, la métamorphose est complète ; il ne reste qu'un reliquat d'un seul bras postéro-latéral. Apparaissent alors les cinq bras de la jeune ophiure qui s'apprête à sédimenter.

Les prélèvements mensuels de plancton nous ont permis de relever la présence et l'aspect des ophioplutei, donc de confirmer la période de ponte de l'espèce. Ne sachant pas dans quelle partie de la masse d'eau elles évoluent, nous avons choisi d'échantillonner toute la colonne d'eau en réalisant des traits verticaux.

Les résultats de l'année 1987 indiquent une arrivée des larves sur le site à partir de fin juin. A cette période les larves sont encore jeunes, les bras postéro-latéraux étant les seuls bien développés.

Le maximum d'abondance se situe en juillet et août. Les ophioplutei ont alors atteint leur plein développement (1,5 x 0,5 mm) et on se rapproche visiblement de la métamorphose.

Les larves disparaissent dès début septembre.

Les prélèvements de l'année suivante ont confirmé ces observations ; nous avons cependant trouvé le 20 octobre 1988 quelques larves bien développées sur le site.

Si on tient compte d'une durée de vie larvaire de 26 jours, ces relevés indiquent une période de ponte massive étalée sur environ deux mois, de début juillet à fin août. La durée de cette phase pélagique doit cependant varier en fonction des conditions du milieu, ce qui pourrait expliquer la présence de larves en octobre.

Nous n'avons pas détecté la présence d'ophioplutei pendant la période précédant l'arrivée des recrutements secondaires de février, avril et juin. La densité de ces larves étant faible, celles-ci ont probablement échappé à notre échantillonnage. On peut penser que les ophioplutei sédimentent de façon progressive, la perte des bras postéro-latéraux étant elle-même progressive. Dans ce cas, les larves âgées seraient proches du fond, ce qui ne facilite pas leur capture (la récolte est plus difficilement contrôlable près du fond) ; seules des concentrations élevées d'ophioplutei seraient alors détectables.

#### 5.8. Première phase de vie benthique

Le plus jeune individu benthique que nous avons récolté avait un diamètre de disque égal à 0,2 mm. Ses bras bifides étaient formés de deux articles. Il ressemblait beaucoup à la larve de 26 jours décrite par MAC BRIDE (1907), mais avait totalement perdu ses bras postéro-latéraux. Ce jeune individu venait probablement tout juste d'achever sa métamorphose et de sédimenter. Ses boucliers calcaires n'étaient pas encore formés. GUILLE (1964) signale chez une autre variété une mesure similaire à la métamorphose (0,25 mm chez une jeune *Ophiothrix quinquemaculata*).

Nous avons trouvé cette jeune ophiure sur les bras d'un adulte. Au cours des premiers temps de vie benthique, les jeunes sont effectivement trouvés accrochés sur les adultes en bon état, ceci en trois endroits : sur la partie aborale du disque, entre les piquants des bras et dans les fentes génitales, observations qui confirment celles de SMITH (1938).

Ce comportement particulier est uniquement une forme de protection du jeune ; il ne peut être comparé avec le comportement vivipare que l'on rencontre chez *Amphipholis squamata* où le jeune est relié provisoirement à la bourse génitale de l'adulte par l'intermédiaire d'un pédoncule (WALKER & LESSER, 1989).



Fig. 31 : Jeune *Ophiothrix fragilis* évoluant entre les piquants brachiaux d'un adulte



Fig. 32 : Jeune *Ophiothrix fragilis* abrité dans une fente génitale d'une femelle adulte

Chez *Ophiothrix fragilis* les individus les plus petits évoluent entre les piquants des bras d'où ils sont d'ailleurs difficiles à déloger (Fig. 31). Au cours de leur croissance, ils deviennent plus susceptibles d'être entraînés par le courant et trouvent alors refuge au niveau des fentes génitales des adultes ; un ou deux bras visibles extérieurement (Fig. 32) leur permettent de filtrer (com. pers. JANGOUX). Ces jeunes ont un diamètre de disque allant jusqu'à 2 mm environ. Au moment du recrutement, il n'est pas rare de trouver chez un adulte plusieurs de ses fentes génitales occupées chacune par un jeune. Nous avons également rencontré, mais plus rarement, la présence de deux jeunes au niveau d'une seule fente d'un adulte. Il se pourrait que la présence de plusieurs jeunes à ce niveau représente une contrainte au niveau échanges respiratoires chez l'adulte (entrave à la circulation de l'eau), mais nous n'avons pas pu vérifier cette hypothèse.

Passé cette taille ( $\varnothing > 2$  mm), le comportement des jeunes tend peu à peu à se rapprocher de celui des adultes ; le contact avec les bras des adultes est gardé pendant encore quelques temps puis ces jeunes ophiures acquièrent totalement leur indépendance.

La jeune ophiure a donc un comportement de transition entre sa phase larvaire pélagique et sa phase adulte benthique. Pendant cette période sa croissance est assurée grâce à la capture des substances nutritives par filtration. Il est également possible que le jeune individu détourne à son profit une petite partie du matériel capté par l'adulte hôte en "nettoyant" partiellement ses podia, mais ceci n'a pas été démontré.

Les rapports étroits qui s'établissent entre la jeune génération et la population adulte impliquent une reconnaissance intraspécifique ; nous avons pu observer que des jeunes ophiures appartenant au genre *Ophiura* n'étaient jamais en contact avec les adultes du genre *Ophiothrix*. Isolés sur les cailloutis, ces jeunes individus dégénèrent probablement rapidement au niveau du biotope composé presque exclusivement d'*Ophiothrix fragilis*.

## 6. PREMIERS ESSAIS CONCERNANT LE SUIVI D'UNE ALIMENTATION CHEZ L'OPHIURE APRES CONTAMINATION EXPERIMENTALE

Le régime alimentaire de l'ophiure étant connu et les principaux viscères ayant été décrits, nous avons voulu analyser les processus d'assimilation et de transfert des métabolites ingérés par cet organisme. Pour cela, différentes techniques ont été employées ; nous effectuons dans ce chapitre un bilan des travaux qui ont été réalisés dans ce domaine et des problèmes rencontrés.

### 6.1. Choix du traceur

Pour entreprendre le suivi d'une alimentation marquée chez un organisme, nous pouvions utiliser plusieurs types de marqueurs, en particulier des composés métalliques (sels d'argent, ferritine...) ou inertes (sphères de latex).

Nous avons choisi dans un premier suivi expérimental d'utiliser des sphères de latex. Deux diamètres ont été utilisés : 0,868 et 0,085  $\mu\text{m}$  (la plus petite taille est inférieure à l'espace compris entre deux villosités voisines chez une cellule épithéliale digestive). Ces sphères utilisées en mélange ont été mises en suspension dans l'eau de mer, puis injectées dans la bouche des ophiures à l'aide d'une seringue. Chaque ophiure a ensuite été placée dans un pilulier contenant une faible quantité d'eau de mer (environ 30 ml). Le contact a été maintenu pendant une durée allant de une à trois heures.

L'observation au microscope électronique des coupes d'estomacs d'ophiures prélevées à intervalle de temps régulier (toutes les demi-heures) n'a malheureusement donné aucun résultat ; toutes les expériences sont restées infructueuses et aucune sphère n'a pu être détectée dans les échantillons.

Les causes probables de cet échec peuvent être attribuées aux conditions expérimentales ; le mode d'injection du traceur représente en particulier un stress important pour l'ophiure. D'autre part, nous avons dû limiter la quantité d'eau de mer dans chaque pilulier de façon à ne pas trop diluer le marqueur ; cette faible quantité d'eau n'a pas permis un comportement normal de l'ophiure et en particulier n'a pas autorisé l'établissement de la posture suspensivore. FONTAINE (1965) a montré que cette attitude suspensivore provoque chez *Ophiocomina nigra* une sécrétion accentuée de mucus au niveau du tégument ; il est possible que l'établissement de cette posture soit en partie responsable du déclenchement des processus de digestion chez les ophiures.

Nous avons donc abandonné la technique de marquage par des sphères de latex, éléments dont la détection présente par ailleurs l'inconvénient de nécessiter la mise en oeuvre de moyens microanalytiques longs et délicats, ce qui implique un nombre d'analyses réalisables nécessairement restreint.

Nous nous sommes orientés dans un deuxième temps vers une technique de marquage répondant à trois critères : abondance du marqueur choisi, méthode de détection simple et rapide, conditions expérimentales de maintenance des ophiures proches de celles rencontrées en milieu naturel.

Nous avons choisi d'utiliser un traceur "naturel" : le phytoplancton. Ces organismes sont en effet connus pour constituer un élément important de l'alimentation des ophiures (WARNER & WOODLEY, 1975). Parmi les nombreuses espèces présentes dans la région, *Skeletonema costatum* a été choisie car elle a déjà été utilisée comme élément nutritif pour l'espèce (ROUSHDY & HANSEN, 1960). Elle se maintient de plus facilement en culture.

La culture de diatomées a été marquée au  $^{14}\text{C}$  avant l'expérience ; nous avons suivi l'évolution du taux de radioactivité dans l'eau et dans les ophiures en utilisant les techniques décrites au chapitre II.2.3 : analyses par scintillation liquide et par autoradiographie.

### 6.2. Transfert des métabolites au niveau tissulaire

Les expériences ont été réalisées avec une concentration en Chl. *a* de  $10 \mu\text{g.l}^{-1}$ , teneur rencontrée *in situ* en période de "bloom" phytoplanctonique (cf. chap. IV). Les ophiures ont été en contact avec la suspension de diatomées marquées pendant toute la durée des expériences.

Cinq expériences ont été réalisées dans les mêmes conditions ; nous ne faisons figurer ici que les résultats d'une seule d'entre elles, réalisée sur 17 heures (Tab. 6).

Tab.6 : Suivi d'une alimentation chez *Ophiothrix fragilis* après contamination expérimentale. Evolution en fonction du temps de la radioactivité dans les cellules de *Skeletonema costatum* en suspension dans l'eau, dans les disques et dans les gonades femelles d'ophiures appartenant à la classe de taille [ 9 - 10 [ mm (calcul effectué sur une moyenne de trois ophiures)

Compartiment analysé	$t_0$	$t_0 + 1$ heure	$t_0 + 2$ heures	$t_0 + 4$ heures	$t_0 + 17$ heures
<i>Skeletonema costatum</i> (dpm)	293428 $\pm 43312$	187404 $\pm 26016$	-	135797 $\pm 11021$	99219 $\pm 21704$
Disques d'ophiures (dpm / ind.)	0	8416	25517	10871	17323
Gonades d'ophiures (dpm / ind.)	0	1554	7091	1280	2979

Les estomacs d'ophiures n'ont pu être prélevés du fait de la fragilité de ce tissu et de la faible quantité de matériel récupéré par ophiure. Seuls les disques et les gonades ont été analysés (scintillation liquide). Nous avons choisi d'étudier des gonades femelles en maturation (stade III), période où les transferts nutritifs vers les ovocytes sont supposés être importants.

L'évolution de la radioactivité dans l'eau (Tab. 6) indique une diminution rapide de ce paramètre pendant la première heure d'expérience (- 36 %) ; cette baisse est beaucoup moins accentuée par la suite. En fin d'expérience ( $t_0 + 17$  heures), 90 % de la radioactivité initiale a disparu.

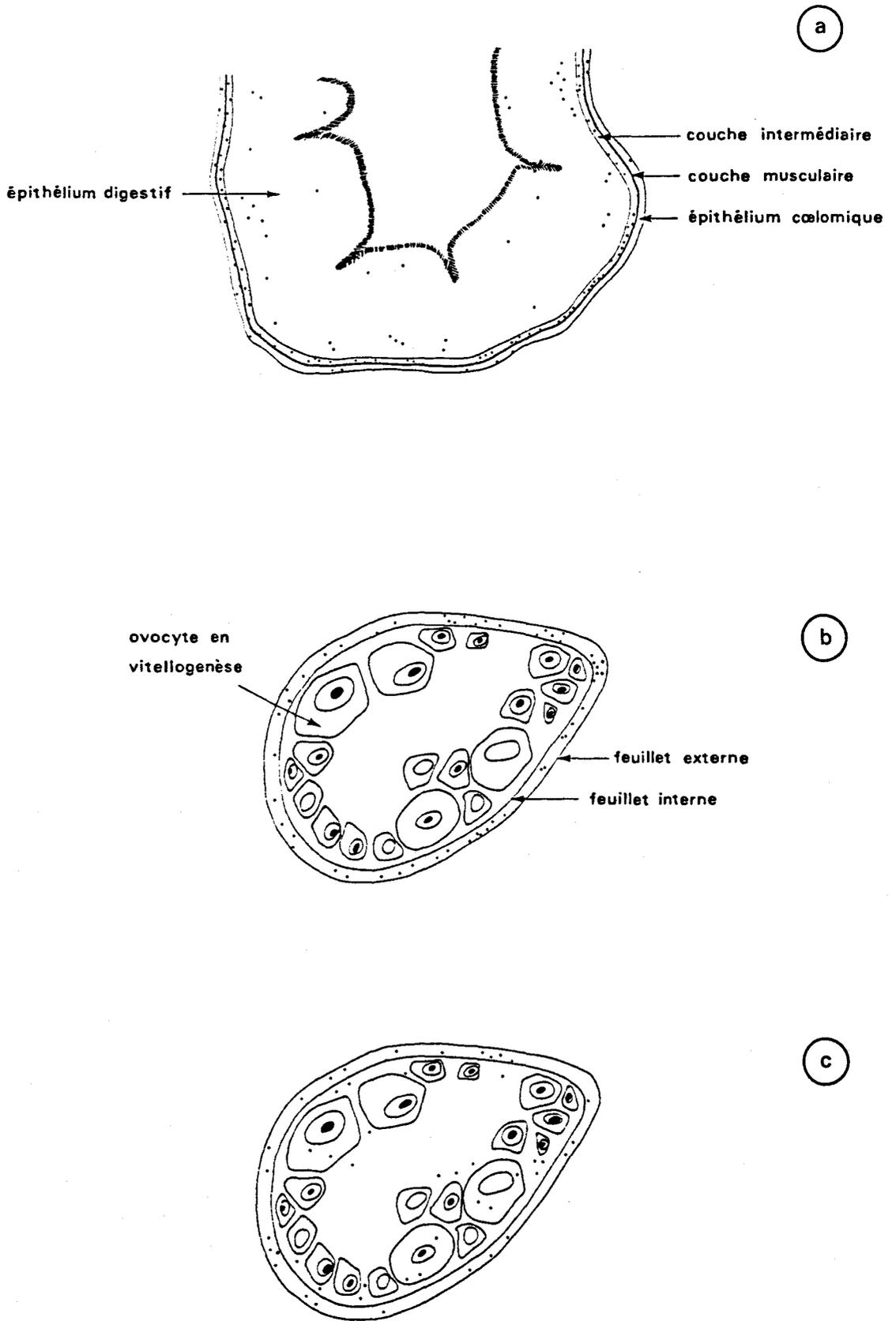


Fig. 33 : Suivi d'une alimentation chez *Ophiothrix fragilis* après contamination expérimentale. Localisation de la radioactivité dans l'estomac (poche interradiale) (a) et dans les gonades femelles (b) après une heure de contact des ophiures avec la suspension de *Skeletonema costatum* marquée au  $^{14}\text{C}$  ; c : localisation du marquage dans les gonades femelles après quatre heures de contact avec la même suspension

L'évolution de la radioactivité dans les disques et les gonades est semblable (Tab. 6) ; la radioactivité est détectée dès le premier prélèvement ( $t_0 + 1$  heure) dans ces deux tissus. Les teneurs relevées dans les tissus reproducteurs sont environ 5 fois moins élevées que celles notées dans les disques.

L'évolution de la radioactivité est irrégulière et difficile à interpréter :

les diminutions importantes relevées dans les disques à  $t_0 + 4$  heures ne peuvent être attribuées à des phénomènes d'expulsion des contenus stomacaux après digestion car on n'observe pas d'augmentation de la radioactivité dans l'eau à  $t_0 + 4$  heures.

Les rapports gonades / disques étant sensiblement les mêmes à chaque prélèvement (de 0,12 à 0,28), il est possible de relier en partie l'irrégularité de l'évolution de la radioactivité dans ces deux tissus à la variabilité existant au niveau de la nutrition de chaque individu.

### 6.3. Transfert des métabolites au niveau cellulaire

L'expérience précédente a été complétée par des prélèvements de fragments d'estomac et de gonade destinés à être analysés par la technique d'autoradiographie en microscopie optique ; cette méthode nous a permis de visualiser à l'échelle cellulaire les particules assimilées.

Le marquage observé au niveau des coupes d'estomac à  $t_0 + 1$  heure (Fig. 33 a) indique des dépôts essentiellement dans la zone infranucléaire des entérocytes de l'épithélium digestif ainsi qu'au niveau de la couche basale intermédiaire où circulent les canaux du système hémal. Quelques dépôts épars sont également détectés dans la zone supra-nucléaire ainsi qu'au niveau des villosités. D'une façon générale, l'intensité des dépôts au niveau des poches digestives interradianales est toujours supérieure à celle relevée au niveau du plancher et du plafond de l'estomac.

Les coupes étudiées correspondant aux prélèvements suivants ( $t_0 + 4$  heures ;  $t_0 + 16$  heures) n'indiquent aucune évolution particulière des dépôts décrits précédemment.

Nous n'avons donc pas pu mettre en évidence de façon précise la vitesse de transfert des métabolites dans l'épithélium digestif des ophiures.

Pour les prélèvements  $t_0 + 1$  heure et  $t_0 + 4$  heures, nous avons visualisé des coupes d'estomac où aucun marquage n'a pu être relevé, ce qui confirmerait que les individus ne se nourrissent pas tous de la même façon.

L'évolution du marquage au niveau des gonades femelles a été mieux cernée :

Au bout d'une heure d'expérience, les grains d'argent apparaissent au niveau de l'espace séparant les deux feuilletés périphériques des gonades (= espace périhémal) (Fig. 33 b) ainsi qu'au niveau des cloisons séparant les cystes.

A  $t_0 + 4$  heures (Fig. 33 c), un marquage apparaît à l'intérieur des gonades. Les dépôts se situent à la fois dans l'espace hémal de la gonade ainsi que dans le cytoplasme des ovocytes les plus gros ( $60 < \varnothing < 90 \mu\text{m}$ ).

Enfin, les coupes réalisées à  $t_0 + 16$  heures montrent assez peu d'évolution par rapport à celles obtenues à  $t_0 + 4$  heures, si ce n'est un marquage plus dense au niveau du cytoplasme ovocytaire.

#### 6.4. Bilan

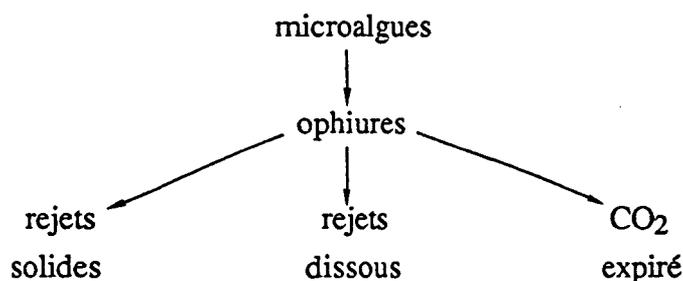
L'ensemble des résultats obtenus au cours des premiers essais concernant la nutrition expérimentale de l'ophiure nous donne assez peu d'informations concernant les mécanismes et les vitesses de transfert des métabolites dans l'ophiure.

D'autres expériences réalisées dans des conditions semblables nous ont également amené à ces mêmes conclusions.

Les résultats indiquent une intégration rapide du  $^{14}\text{C}$  dans les disques et les gonades. Il est probable que l'augmentation du taux de radioactivité dans les disques pendant les deux premières heures d'expérience est en relation avec l'évolution du contenu stomacal ; il serait cependant nécessaire d'effectuer des expériences complémentaires avec des témoins afin de vérifier cette hypothèse (utilisation de disques d'ophiures amputées de leurs bras afin de supprimer les possibilités de capture des cellules phytoplanctoniques).

L'apparition de la radioactivité est très rapide dans les tissus reproducteurs ; toutes nos expériences confirment ce résultat. Cette rapidité peut être expliquée par le fait qu'il s'agit de gonades en pleine maturation. Il est probable que des gonades au stade I n'intègrent pas les substances nutritives aussi rapidement, cette hypothèse est appuyée par le fait que les coupes observées indiquent une distribution du marquage orientée vers les plus gros ovocytes.

Malgré l'utilisation d'une substance marquée utilisée comme élément nutritif par l'ophiure, l'évolution temporelle des résultats en scintillation liquide apparaît incohérente tant au niveau des disques qu'au niveau des gonades. Ces échecs peuvent être expliqués par les variations existant au niveau de la nutrition individuelle ("qualité" de la filtration des individus) et de l'état gonadique des ophiures analysées (poids des gonades non déterminé, méthode d'appréciation relative du stade gonadique). Des expériences plus approfondies seraient nécessaires afin de doser la radioactivité dans tous les compartiments du système que l'on peut schématiser de la façon suivante :



L'analyse par scintillation liquide semble donc peu adaptée à l'étude des transferts de métabolites chez des organismes tels que des ophiures. On peut cependant signaler que cette méthode a été appliquée avec succès par AMOUROUX (1982) chez des bivalves, organismes de plus grande taille, probablement plus faciles à disséquer ; cet auteur souligne néanmoins "la difficulté à faire coïncider toutes les conditions nécessaires à l'obtention d'un bilan de consommation d'une suspension par un filtreur".

Ces expériences de nutrition, difficilement réalisables à l'échelle de l'individu, sont à envisager à l'échelle de la population, ce qui suppose un changement de méthode de marquage et de dosage, ce que nous avons entrepris au chapitre IV.C.III.

## 7. DISCUSSION

L'ensemble de ces résultats nous permet de compléter nos connaissances sur la biologie de l'ophiure *Ophiothrix fragilis* tant dans le domaine comportemental que physiologique.

Les premières investigations anatomiques de l'appareil digestif des ophiures ont été réalisées à la fin du siècle dernier (APOSTOLIDES, 1882 ; CUENOT, 1888). Puis des précisions histologiques concernant différentes espèces ont été apportées plus récemment par ROUBAUD (1965), SCHECHTER & LUCERO (1968), PENTREATH (1969), DESCHUYTENEER & JANGOUX (1978).

L'appareil digestif des ophiures apparaît comme étant le plus simple parmi les échinodermes. Chez *Ophiothrix fragilis*, il est constitué d'un sac d'épaisseur variable assurant toutes les fonctions. Il n'existe pas de structure annexe analogue à celle rencontrée chez les Echinoïdes (intestin) ou chez les Astéroïdes (caeca digestifs).

La paroi digestive est structurée en deux parties : épithélium digestif et tissus périphériques. Trois catégories cellulaires font partie intégrante de l'épithélium, chacune assurant une fonction précise. Devant la ressemblance morphologique de ces cellules (présentes chez toutes les ophiures étudiées), ROUBAUD (1965) a suggéré qu'un type cellulaire unique était à l'origine des différentes spécialisations décrites (sécrétion de substances mucoïdes ou protéiniques). Il a également supposé qu'il existait une réversibilité dans cette spécialisation, celle-ci étant liée à des étapes fonctionnelles des

cellules. Nous n'avons pas entrepris d'étude visant à confirmer ou infirmer cette hypothèse.

La densité de ces types cellulaires peut être variable selon les zones digestives ; ceci est particulièrement net pour les cellules granulaires (zymogènes) dont la densité est accrue à l'entrée des poches interradiales. La répartition de ces éléments sécréteurs laisse penser que ces poches correspondent à une région spécialisée dans la digestion et l'assimilation du bol alimentaire. Cette hypothèse est appuyée par trois observations : les particules alimentaires sont canalisées vers ces zones périphériques grâce aux dépressions en forme de gouttières au niveau du plancher ; les entérocytes atteignent leur développement maximal dans ces régions, laissant apparaître à leur base de vastes zones chargées de réserves ; enfin, l'intégration de particules nutritives marquées au  $^{14}\text{C}$  est maximale pour des fragments d'estomacs issus des poches interradiales. Il faut toutefois rappeler que l'entérocyte est également l'élément dominant au niveau du plafond et du plancher ; les vésicules lysosomiales y sont présentes et chargées. Cependant, la plus faible hauteur de ces cellules traduit une capacité d'assimilation certainement limitée.

Malgré l'extrême simplicité du tractus digestif, il apparaît qu'il existe une certaine spécialisation au sein de celui-ci, les poches interradiales étant la région où l'absorption est réalisée de la façon la plus effective.

Un autre type d'organisation apparaît également, au niveau cytotologique cette fois, avec, chez les entérocytes, la présence d'une zone d'absorption, puis de métabolisation et enfin de stockage. Cette régionalisation est évidemment engendrée par le transfert nutritif de la lumière stomacale vers la périphérie du sac digestif.

L'ensemble de ces observations est conforme à celle décrite chez les différentes espèces étudiées. Nous n'avons cependant pas retrouvé l'amincissement dorso-ventral de la paroi digestive déjà signalé chez d'autres ophiures.

La façon dont la nourriture progresse vers les poches interradiales n'est sans doute pas due à la seule intervention de la couche musculaire externe emballant le sac digestif. Celle-ci apparaît en effet trop mince pour assurer à elle seule une telle fonction.

Chez *Ophiothrix spiculata*, le transport est assuré grâce à l'intervention des muscles discaux ; chez *Ophiura luetkeni*, les déplacements sont favorisés par le courant engendré par l'action de la ciliature de l'épithélium (AUSTIN *in* FERGUSON, 1982). Chez *Ophioderma longicauda*, DESCHUYTENEER & JANGOUX (1978) ont supposé que ces transports résultent d'une action combinée de la musculature et de la ciliature.

Nous n'avons pas rencontré de cellule épithéliale ciliée chez *Ophiothrix fragilis*. Il semblerait que ce soit les contractions musculaires du disque qui sont à l'origine du déplacement orienté des particules. Ces contractions provoquent nécessairement des variations de pression au niveau du liquide péristomacal (cœlomique), ce qui permet l'établissement de mouvements péristaltiques ordonnés au sein du tractus digestif.

Cette activité musculaire se manifeste extérieurement par la visualisation d'amples mouvements verticaux du disque. L'alternance de ces contractions et relâchements affecte le disque dans sa totalité ou, le plus souvent, de façon partielle et localisée. La coordination de ces mouvements assure la migration particulière vers les poches puis le retour vers la bouche après digestion.

Les dix muscles discaux sont insérés entre le tégument dorsal (un muscle par bouclier) et la base des bras (deux muscles par bras). Rappelons qu'ils interviennent également dans l'expulsion des gamètes et, très certainement, dans un renouvellement efficace de l'eau au niveau des bourses de l'ophiure, améliorant ainsi les échanges respiratoires.

Le nombre de cellules à mucus dans l'estomac est restreint. Leurs produits de sécrétion sont libérés dans la lumière stomacale recouvrant ainsi les villosités et enrobant les particules présentes. Différents travaux ont montré que chez les espèces essentiellement suspensivores (*Ophioneis fasciata*, *Ophiactis resiliens*, *Ophiopteris antipodum* - PENTREATH, 1969), on trouve généralement une faible densité de mucocytes, contrairement aux espèces essentiellement détritiphages (*Ophioderma longicauda* - DESCHUYTENEER & JANGOUX, 1978). Ces dernières sont en effet susceptibles d'avalier des particules souvent blessantes d'où une protection accrue de l'épithélium digestif. L'hypothèse avancée par DESCHUYTENEER & JANGOUX (1978) sur la relation entre densité des mucocytes et mode de nutrition dominant de l'ophiure est vérifiée pour *Ophiothrix fragilis*.

Les prélèvements d'ophiures ont été réalisés à différents moments du cycle marégraphique. Nous avons toujours constaté la présence de vésicules lysosomiales "chargées" dans les cellules, ce qui appuie l'idée d'une activité nutritionnelle permanente (suspensivore ou détritivore selon les conditions courantologiques).

Chez les ophiures, d'une manière générale, les aliments arrivent dans l'estomac sans avoir subi (ou très peu) de trituration par les dents. Il arrive parfois que la nourriture soit fragmentée en petites particules (*Ophiocomina nigra* - VEVERS, 1956) mais chez *Ophiothrix fragilis*, cette capacité semble assez limitée.

La lyse intra-stomacale des aliments doit donc être réalisée grâce à l'intervention d'enzymes. Peu d'études ont été à ce jour effectuées concernant l'équipement enzymatique des ophiures. Nous n'avons mis en évidence que la présence de phosphatase acide dans les cellules épithéliales dont l'activité nous a paru homogène quelle que soit la région digestive. PIAVAUX (1977) rapporte la présence de laminarinase dans les disques d'*Ophiothrix fragilis*. Il se pourrait que l'activité de ces carbohydrases soit liée à la nature du matériel ingéré ; PENTREATH (1969) a montré qu'il existe une grande variété d'enzymes hydrolysant les chaînes glycosidiques chez

deux ophiures essentiellement suspensivores (*Ophiactis resiliens* et *Ophiopteris antipodum*), mais que cette panoplie enzymatique est plus restreinte chez *Ophionereis fasciata*, espèce à tendance détritiphage.

Les réserves, après avoir été stockées sous deux formes différentes (glycogénique et lipidique) traversent les tissus périphériques et aboutissent au niveau des cellules cœlomiques, aux contours sinueux.

La vitesse de transfert entre l'assimilation des aliments et l'arrivée des réserves dans les cellules cœlomiques n'a pas été établie de façon précise, nos expériences de marquage n'ayant pas abouties de façon significative ; le court chemin à parcourir laisse cependant penser que ces transferts sont rapides et intenses dès que les conditions sont favorables.

La gamétogenèse chez *Ophiothrix fragilis* présente les caractéristiques habituellement rencontrées chez les autres espèces d'ophiures (PATENT, 1969 ; FENAUX, 1972 ; TYLER, 1977). La période de ponte principale est étalée sur environ deux mois de fin juin à fin août. MAC BRIDE (1907) cite une même période de ponte de l'espèce dans la région de Plymouth. Pour CHERBONNIER (*in* ALLAIN, 1974), celle-ci se réalise entre mai et juillet à Roscoff. Enfin, MORTENSEN (*in* BOOLOOTIAN, 1966) signale une ponte annuelle unique en août et septembre en mer Baltique.

L'existence de trois petits recrutements en février, avril et juin est une caractéristique de l'espèce. La présence constante de jeunes ovocytes dans des gonades mûres laisse penser que les ophiures issues des différentes cohortes pondent au moins deux fois au cours de leur vie benthique, estimée entre 9 et 20 mois (DAVOULT et coll., 1990 a).

La physiologie de l'ophiure est fortement influencée par les conditions du milieu :

Les réserves accumulées dans la région basale des entérocytes sont conditionnées par la disponibilité de nourriture ; ceci est particulièrement net pour les réserves glycogéniques qui sont utilisées pendant la période hivernale et dont le stock se reconstitue rapidement dès l'apparition du "bloom" phytoplanctonique printanier. Les réserves lipidiques quant à elles semblent être moins soumises au cycle biologique du phytoplancton puisqu'elles n'évoluent guère au cours de l'année. Nous avons cependant observé que celles-ci étaient rapidement métabolisées au cours de jeûnes expérimentaux. Le glycogène est donc utilisé prioritairement en période défavorable. Ce glucide de réserve représente la principale source d'énergie utilisée pour la contraction musculaire. Le glycogène et les lipides sont deux formes de stockage énergétique largement présent chez les Ophiuroïdes, mais également chez les Astéroïdes et Echinoïdes, ceci quel

que soit le régime alimentaire des individus (*Strongylocentrotus droebachiensis* - TOKIN & FILIMONOVA, 1977 ; *Asterias rubens* - JANGOUX, 1982a ; *Ophioderma longicauda* - DESCHUYTENEER & JANGOUX, 1978).

L'intervention de certains facteurs externes dans les processus de reproduction chez les échinodermes est maintenant clairement établie (FUJI, 1960 ; HOLLAND, 1967 ; GONOR, 1973 ; BOWMER, 1982) :

La photophase et la quantité de nourriture disponible semblent être ici les facteurs déclenchant les processus de maturation. Ce dernier paramètre paraît effectivement essentiel en période de pré-maturation, où les apports nutritifs sont rapides et intenses. Si on se réfère à l'évolution des indices de maturité (cf. chap. III.5.4.2), la maturation au printemps 1989 semble un peu plus précoce que celle de l'année précédente. Ces légères fluctuations sont probablement dues aux influences de la température et de la nourriture, dont les minima et maxima sont variables d'une année à l'autre.

La température est considérée par beaucoup d'auteurs comme facteur prépondérant dans le déclenchement de la ponte des ophiures (FENAUX, 1972 ; TYLER, 1977 ; BOWMER, 1982 ; VALENTINE, 1991). C'est probablement ce facteur qui induit chez *Ophiothrix fragilis* la libération de la substance gonado-stimulante, elle-même initiatrice de la synthèse de la substance inductrice de la méiose (SHIRAI & WALKER, 1988).

Cependant, il a été montré récemment chez l'oursin *Strongylocentrotus droebachiensis* (STARR et coll., 1992) que la ponte des femelles est favorisée par la présence d'une substance extraite d'une diatomée (*Phaeodactylum tricorutum*) ; cette réponse est accentuée par la présence de sperme dans l'eau.

Les facteurs stimulants peuvent donc différer d'un échinoderme à l'autre ; quelle que soit la nature de ceux-ci, ils assurent un rôle coordinateur dans l'émission des gamètes au sein d'une population.

Pendant l'hiver, la nourriture est utilisée en priorité pour la croissance somatique. Nous avons pu en effet constater que des ophiures placées dans un aquarium où circule en continu de l'eau décantée appauvrie en particules nutritives ne présentent pas de développement gonadique au moment de la période de reproduction. Chez la femelle, le seul soutien nutritif apporté aux jeunes ovocytes est assuré par la dégénérescence des ovocytes qui n'ont pas été expulsés. Cet unique apport trophique permet d'assurer la prolifération de ces nouvelles cellules sexuelles pendant cette période de latence gonadique.

L'action de ces différents paramètres ne permet cependant pas d'expliquer l'existence des quelques individus mûrs que nous avons trouvé en hiver ; ces mêmes

observations ont également été rapportées pour *Ophiura texturata* (TYLER, 1977) (*Ophiura ophiura* selon la nouvelle dénomination) ; les processus internes impliqués dans la reproduction sont donc sous l'influence d'autres stimuli, qui restent à démontrer.

Les relations métaboliques entre l'estomac et les gonades sont favorisées par la proximité de ces deux viscères, séparés par un mince film de liquide cœlomique. Ces transferts nutritifs ont surtout été étudiés chez les Astéroïdes et Echinoïdes. Chez *Ophiothrix fragilis*, ils sont particulièrement intenses au printemps au moment de la maturation gonadique (rappelons que le rapport gonado-somatique est multiplié par 8 en moyenne entre les stades I et IV). Il est probable que le glycogène, emmagasiné provisoirement dans les entérocytes dès le début du "bloom", est utilisé prioritairement pour la maturation gonadique ; on constate en effet une nette diminution du stock glycogénique dans les cellules stomacales en fin de maturation (juin surtout). Ces variations saisonnières se rencontrent également chez l'oursin *Strongylocentrotus droebachiensis* (TOKIN & FILIMONOVA, 1977) et sont liées au rythme de nutrition saisonnier de l'espèce.

Ces réserves peuvent être véhiculées dans l'organisme grâce à trois voies : les systèmes hémal et péri-hémal ainsi que le cœlome périviscéral (FERGUSON, 1982).

Le sinus péri-hémal est un espace s'insinuant entre les deux feuillettes entourant les gonades. Il est donc en contact avec les cellules germinales et somatiques de celles-ci et véhicule les substances nutritives ; celles-ci semblent par la suite migrer de façon centripète dans les gonades femelles et être intégrées au sein des ovocytes en vitellogenèse.

Le système hémal génital de l'ophiure semble également impliqué dans la distribution des réserves. Les sinus des différentes gonades sont reliés entre eux et sont également reliés aux mêmes espaces dans la plupart des organes (l'estomac notamment). Ce sont ces interconnexions qui ont conduit à suggérer que le système hémal des échinodermes est responsable de la synchronisation de l'activité dans les différentes gonades de l'ophiure, ceci grâce au transport de certaines substances (nutritives ou hormonales). WALKER (1982) signale en effet que ce sinus chez les échinodermes est souvent rempli de substances réagissant positivement à l'APS, substances probablement à caractère nutritif. Plus récemment, BYRNE (1988) a mis en évidence l'incorporation de substances nutritives dans les ovocytes d'*Ophiolepis paucispina*, ceci à partir du sinus hémal de l'ophiure.

Le fluide cœlomique est un liquide en contact avec les différents viscères de l'ophiure. Il est de constitution voisine de celle de l'eau de mer et représente en quelque sorte le système circulatoire des échinodermes. Les études chez les Echinoïdes et

Astéroïdes ont montré que l'on y trouvait des acides aminés libres (contenus dans des cellules), des sucres réducteurs et des protéines (HOLLAND et coll., 1967). La concentration de ces métabolites apparaît variable suivant l'état de reproduction et de nutrition de l'individu (HOLLAND *in* FERGUSON, 1982).

L'allure très particulière des cellules cœlomiques laisse penser que des éléments de celles-ci chargés de réserves sont susceptibles de se détacher de cet épithélium. Ces éléments seraient ensuite véhiculés par l'intermédiaire du liquide cœlomique.

VANDEN BOSSCHE & JANGOUX (1976) voient en cette desquamation l'origine des coelomocytes chez l'étoile de mer *Asterias rubens*.

Quelques points obscurs subsistent au sujet de ces cellules migratrices. Désignées sous différents termes au moment de leur découverte (amœbocyte, granulocyte, tréphocyte), elles ont par la suite été observées par tous les auteurs et décrites sous le terme de cœlomocyte. Ces cellules possèdent des caractéristiques structurales différentes selon les espèces mais également au sein d'une même espèce (ROSATI, 1968). Les cellules vacuolaires que nous avons décrites ont une allure très particulière. Elles ont été signalées chez *Ophioderma longicauda* par DESCHUYTENEER & JANGOUX (1978) ; ces auteurs leur supposent également une origine cœlomocytaire mais n'ont pas observé leur présence dans les tissus périphériques, tissus qu'elles doivent pourtant franchir si elles proviennent du cœlome. Nous n'avons pas non plus observé ce phénomène chez *Ophiothrix fragilis*. ROUBAUD (1965) rapporte par contre chez *Ophiothrix quinquemaculata* des phases de migration de ces cellules depuis l'apex des cellules épithéliales jusqu'à l'épithélium cœlomique ; leur structure apparaît toutefois différente de celle observée chez *Ophioderma longicauda*.

Quelle que soit l'allure et le lieu d'évolution de ces cœlomocytes, leur rôle chez les ophiures n'est pas clairement élucidé. ROUBAUD (1965) et PENTREATH (1969) leur suggèrent une fonction excrétrice ; SCHECHTER & LUCERO (1968) leur prêtent un rôle dans la digestion et l'absorption.

Le liquide périviscéral cœlomique apparaît donc comme étant un compartiment servant également de lieu de transit pour les substances nutritives. Il existe probablement un sens de circulation des métabolites au sein du fluide cœlomique ; déjà détecté chez *Ophiothrix spiculata* et *Ophiura luetkeni* (AUSTIN *in* FERGUSON, 1982), ce courant orienté assurerait une distribution efficace du matériel.

Les relations entre les systèmes hémal, péri-hémal et cœlomique chez les Ophiuridés n'ont pas été éclaircies mais il est probable qu'il existe des connections entre ces différents systèmes, comme cela a déjà été démontré chez l'Astéroïde *Pteraster militaris* (WALKER, 1982). Ces connections permettraient d'assurer une distribution plus efficace des substances nutritives dans les viscères de l'ophiure.

Nous avons constaté que la présence d'ophioplutei est détectable dans la masse d'eau essentiellement quand ces larves sont nombreuses, c'est-à-dire en juin, juillet et août, trimestre précédant le recrutement principal. BRYLINSKI (1975) a cependant relevé la présence de larves pélagiques dans la région à d'autres périodes de l'année en septembre et octobre 1974 ainsi qu'en mai 1975. Ces observations traduisent peut-être l'existence de conditions différentes dans le milieu ; les facteurs externes ont en effet une influence nette sur les processus de reproduction.

Compte tenu que la durée de vie pélagique des larves est estimée à 26 jours (MAC BRIDE, 1907) et que la dérive résiduelle des eaux dans le détroit est évaluée à 2,7 milles par jour, le phénomène d'autorecruement de la population apparaît tout à fait exclu. L'apport larvaire est donc probablement assuré par l'existence de populations appartenant à la même variété, implantées au large du Pays de Caux et de la partie orientale de la Baie de Seine.

Les recrutements de l'espèce s'effectuent toujours au niveau de la population des adultes de la même espèce et jamais au niveau d'autres peuplements. Ceci permet d'avancer l'hypothèse d'une reconnaissance des adultes par les larves. Cette reconnaissance qui impliquerait l'élaboration de substances chimiques permettrait d'accélérer les processus de métamorphose et optimiserait ainsi le renouvellement de la population (DAVOULT et coll., 1990 b). Après la métamorphose s'installe un autre type de reconnaissance entre le jeune individu et l'adulte, probablement de nature plus tactile. Cette reconnaissance intraspécifique (rappelons que des jeunes ophiures appartenant au genre *Ophiura* restent toujours isolées) permettrait aux jeunes de se protéger et de ne pas être entraînés par le courant.

**CHAPITRE IV**

**RELATIONS POPULATION -  
ENVIRONNEMENT**

## CHAPITRE IV

### RELATIONS POPULATION-ENVIRONNEMENT

#### A- OBJECTIFS DE L'ETUDE

Les bancs à ophiures dans la région sont connus depuis longtemps (HALLEZ, 1899). Ils ont été étudiés par CABIOCH & GLAÇON (1975, 1977) en Manche, puis une étude quantitative plus approfondie a été entreprise dans le détroit du Pas-de-Calais par DAVOULT (1988) pour délimiter de façon précise l'extension d'un banc dense au large du Cap Gris-Nez. L'auteur a en particulier montré que *Ophiothrix fragilis* est l'espèce dominante du peuplement des cailloutis à épibiose sessile ; elle représente en général plus de 80 % des individus récoltés. Les densités relevées sont de l'ordre de 1500 ind.m<sup>-2</sup> avec un maximum de plus de 2000 ind.m<sup>-2</sup> pendant la période du recrutement principal fin septembre.

Des chiffres aussi élevés soulèvent le problème de l'impact de cette population sur le milieu ; en particulier, compte tenu de l'activité suspensivore de l'espèce, il est indispensable de cerner le rôle de cette population dense de filtreurs dans les échanges entre le milieu pélagique et le milieu benthique. Les questions qui se posent sont les suivantes :

- les fortes densités relevées sont-elles une conséquence des caractéristiques hydrologiques régnant au niveau du détroit ? Quels sont précisément les facteurs du milieu qui conditionnent la répartition de l'espèce ?

- Comment évoluent ces facteurs sur un cycle de marée et, à plus vaste échelle temporelle, au niveau saisonnier ?

- Quelle est l'importance du transfert de matériel particulaire vers le compartiment benthique, ceci en relation avec les conditions environnantes ?

- Enfin, ce transfert particulaire s'accompagne t-il d'un transfert de métaux ?

Cette étude réalisée à partir de relevés *in situ* sera complétée par quelques expériences en laboratoire.

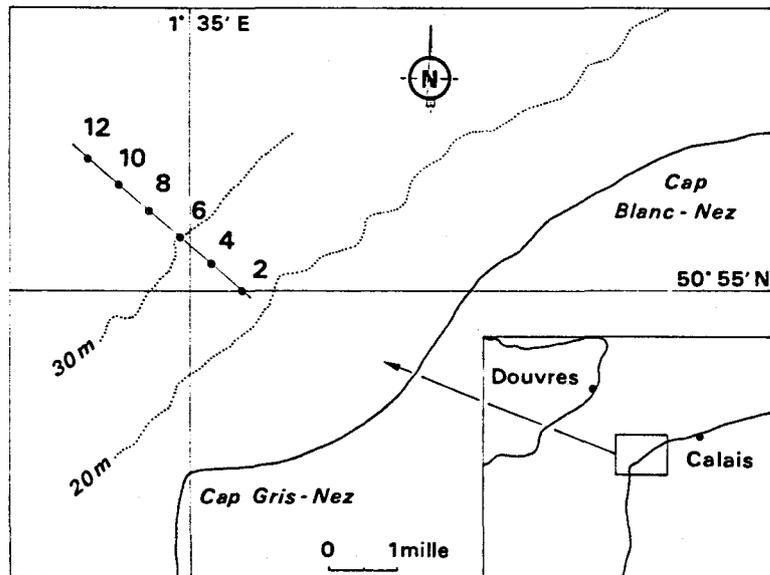


Fig. 34 : Localisation des stations de prélèvement au large du Cap Gris-Nez

## **B - FACTEURS HYDROBIOLOGIQUES DETERMINANT LA REPARTITION DES BANCS D'OPHIURES**

Rappelons que le banc à ophiures présent au large du Cap Gris-Nez se situe dans une zone à fort hydrodynamisme et sur des fonds caillouteux. Le maximum d'abondance coïncide approximativement avec la discontinuité hydrologique entre les eaux côtières et les eaux du large mise en évidence par QUISTHOUDT et coll. (1987). Les fortes densités sont probablement corrélées à l'existence de conditions particulièrement favorables pour le développement et la croissance de l'espèce.

Un des facteurs prépondérants qui assure le développement et la stabilité d'une population est l'apport nutritif. Pour un organisme suspensivore, ce facteur est inévitablement lié aux conditions courantologiques du milieu.

Nous avons essayé de comprendre la répartition des ophiures au large du Cap Gris-Nez, en nous intéressant aux caractéristiques hydrologiques du milieu, et plus particulièrement aux éléments particuliers potentiellement assimilables par ces organismes.

Nous avons réalisé un suivi de la turbidité de l'eau lors des radiales côte-large et nous avons recueilli les particules en transit près du fond. La quantification du matériel en suspension ainsi que la détermination de la fraction organique particulaire et de la charge phytoplanctonique ont été réalisées.

### **1. DATES ET LOCALISATION DES PRELEVEMENTS COTE-LARGE**

Les prélèvements que nous avons effectués ont été réalisés à deux périodes de l'année et par des coefficients marégraphiques différents :

- au printemps (26 avril et 15 mai 1990) en pleine période et post-période de "bloom" phytoplanctonique ; la zone était particulièrement chargée en pheocystis, notamment à la côte.

- en fin d'été (26 septembre 1990).

Les points échantillonnés le long d'une radiale sont représentés figure 34. Ils sont distants de 0,6 mille chacun. Le point 6 correspondant au maximum de densité d'ophiures (DAVOULT, 1988) est la station où nous avons réalisé l'ensemble de nos prélèvements et campagnes en point fixe (cf. paragraphe C de ce même chapitre).

Chaque campagne de prélèvements le long de cette radiale a été effectuée le plus rapidement possible (1H15 environ) en plein flot ou en plein jusant, de façon à conserver sensiblement les mêmes conditions courantologiques pendant la durée des opérations (prélèvements à 1 m du fond).

JUSANT

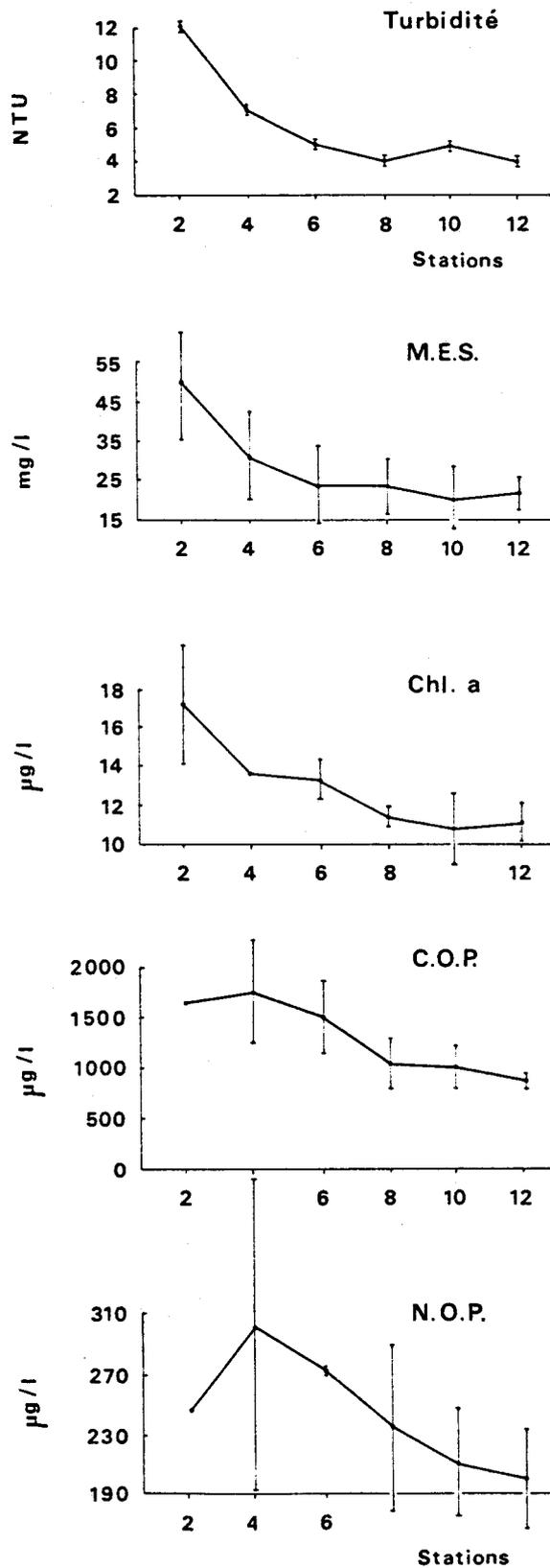


Fig. 35 : Variations spatiales de la turbidité et des teneurs en M.E.S., Chl. a, C.O.P. et N.O.P. en jusant au large du Cap Gris-Nez le 26.04.90 (coef. 108)

## 2. RESULTATS

D'une manière générale, on note une décroissance de tous les paramètres de la côte vers le large. Cette décroissance est plus ou moins régulière et prononcée selon la saison et le coefficient de marée (Tab. 7). On enregistre du point côtier vers le large une baisse des valeurs évoluant entre 35 et 90 % pour l'ensemble des paramètres étudiés. La décroissance s'effectue en général en deux temps : on observe d'abord une diminution assez brusque de tous les paramètres dans la première moitié de la radiale (zone côtière) puis une diminution nettement moins accentuée au niveau des points du large (zone plus homogène).

Tab. 7 : Pourcentages de décroissance (côte→large) des paramètres hydrologiques obtenus entre les stations 2 et 12 au cours des radiales

Date des prélèvements	Coef.	Situation courantologique	Turbidité	M.E.S.	Chl.a	C.T.P.	C.O.P.	N.O.P.
26.04.90	108	jusant	67	56	35	-	47	34*
15.05.90	55	flot	75	46	72	-	66	65
26.09.90	41	flot	85	51	88	87	80	78
		jusant	86	74	78	85	76	90

\* : pourcentage relevé entre les stations 4 et 12

M.E.S. : matières en suspension

C.T.P. : carbone total particulaire

C.O.P. & N.O.P. : carbone et azote organiques particuliers

### 2.1. Evolution des paramètres hydrologiques au printemps

Sur cette radiale, nous n'avons pas pu réaliser deux transects (flot + jusant) durant un même cycle courantologique pendant cette période. Les transects d'avril et mai 1990 ont été réalisés à 19 jours d'intervalle et par des coefficients très différents (Fig. 35 et 36).

La turbidité est beaucoup plus élevée en avril qu'en mai. Ce paramètre décroît cependant sensiblement dans les mêmes proportions de la côte vers le large.

Les valeurs obtenues pour les M.E.S. sont assez voisines. Les deux profils présentent des décroissances différentes : en avril, première phase rapide jusqu'à la station 6 suivie d'une quasi stabilité de la station 6 à la station 12 ; en mai, décroissance lente et régulière jusqu'à la station 8 suivie d'une chute brutale entre les stations 8 et 10.

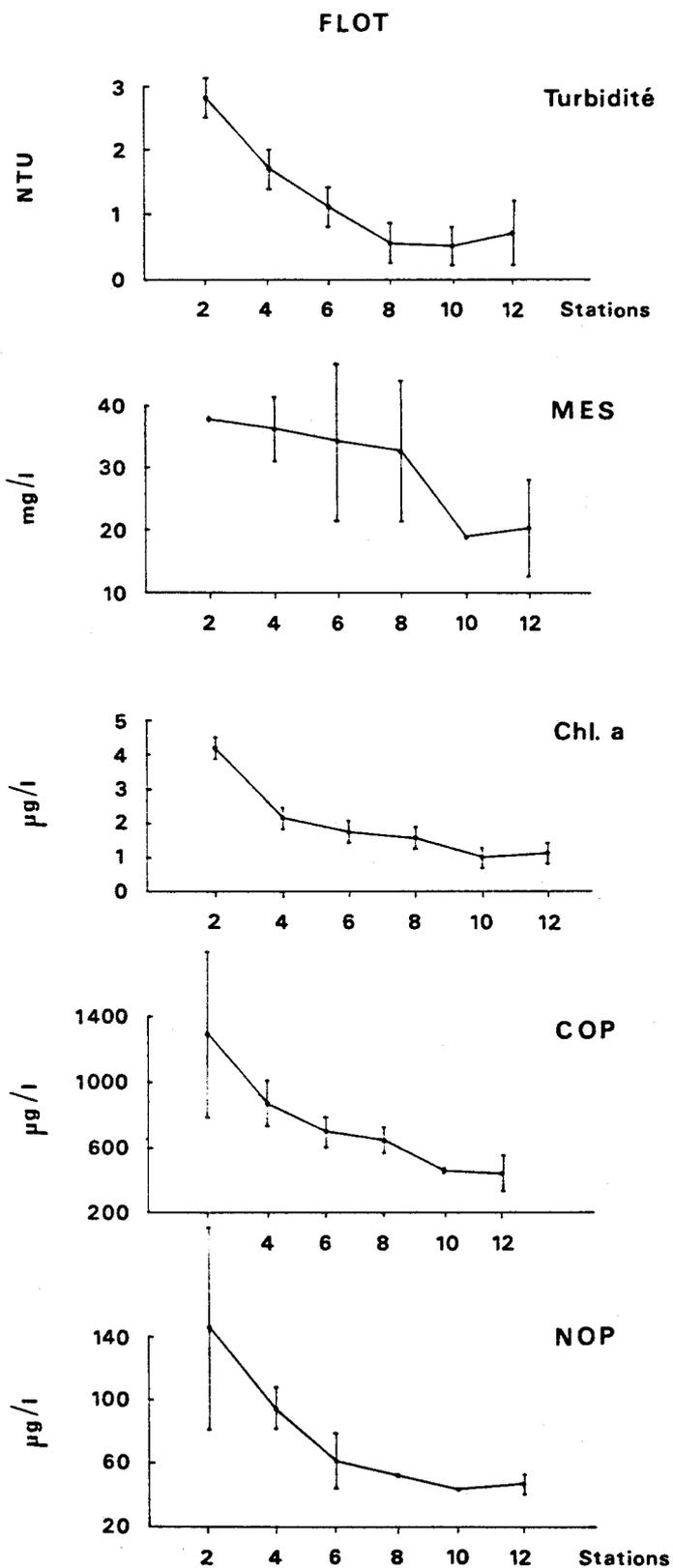


Fig. 36 : Variations spatiales de la turbidité et des teneurs en M.E.S., Chl. a, C.O.P. et N.O.P. en flot au large du Cap Gris-Nez le 15.05.90 (coef. 55)

Les valeurs de *Chl.a* sont très élevées en avril, non seulement à la côte mais également au large où le taux est supérieur à  $10 \mu\text{g l}^{-1}$ . On retrouve cependant le gradient côte-large : la *Chl.a* qui traduit la densité phytoplanctonique diminue de 35 % entre la côte et le large. Nous n'avons pas remarqué d'hétérogénéité dans la distribution des espèces le long de la radiale ; les genres *Coscinodiscus*, *Rhaphoneis*, *Navicula* sont dominants. En mai, la valeur maximale est de  $4,2 \mu\text{g.l}^{-1}$  à la côte ; elle caractérise la fin du "bloom" phytoplanctonique sur le site.

Les fortes valeurs de *Chl.a* fin avril sont en partie responsables de l'augmentation marquée des valeurs de C.O.P. et de N.O.P. ; ces deux paramètres décroissent dans une proportion moindre en avril. La valeur maximale en N.O.P. est obtenue à la station 4 ( $302 \mu\text{g.l}^{-1}$ ), valeur caractérisée par un écart-type élevé ( $\sigma_{n-1} = 105$ ). Cependant, la *Chl.a* n'apparaît pas corrélée au C.O.P. ni à N.O.P. ; elle l'est par contre aux M.E.S. (Tab. 8).

En mai, des corrélations apparaissent entre *Chl.a* et C.O.P. ainsi qu'entre *Chl.a* et N.O.P. (Tab. 8).

Tab. 8 : Corrélation entre les différents paramètres analysés au cours des radiales côte-large

Date des prélèvements	Situation courantologique	Paramètres liés	Coefficient de corrélation
26.04.90	jusant	M.E.S. / <i>Chl.a</i>	$r = 0,955$ $p < 0,1\%$
		<i>Chl.a</i> / C.O.P.	$r = 0,821$ $p < 2,0\%$
15.05.90	flot	<i>Chl.a</i> / C.O.P.	$r = 0,986$ $p < 0,1\%$
		<i>Chl.a</i> / N.O.P.	$r = 0,984$ $p < 0,1\%$
26.09.90	flot	M.E.S. / C.O.P.	$r = 0,918$ $p < 0,1\%$
		<i>Chl.a</i> / C.O.P.	$r = 0,965$ $p < 0,1\%$
		<i>Chl.a</i> / N.O.P.	$r = 0,960$ $p < 0,1\%$
	jusant	M.E.S. / C.O.P.	$r = 0,918$ $p < 0,1\%$
<i>Chl.a</i> / C.O.P.		$r = 0,938$ $p < 0,1\%$	

Le "bloom" phytoplanctonique en avril est caractérisé par un faible rapport C.O.P./*Chl.a* (96 à la côte, 79 au large). Les rapports C/N (C.O.P./N.O.P.) pendant cette période sont de 6,7 à la côte et de 4,4 au large. Ces faibles valeurs se rapprochent des valeurs caractéristiques théoriques du phytoplancton d'après MAILLARD-QUISTOUDT (1988) (C/N  $\approx 5,6$  au moment du "bloom"). En mai, le "bloom" est terminé et on retrouve des valeurs de *Chl.a* proches des valeurs hivernales (C.O.P./*Chl.a*  $> 300$ ).

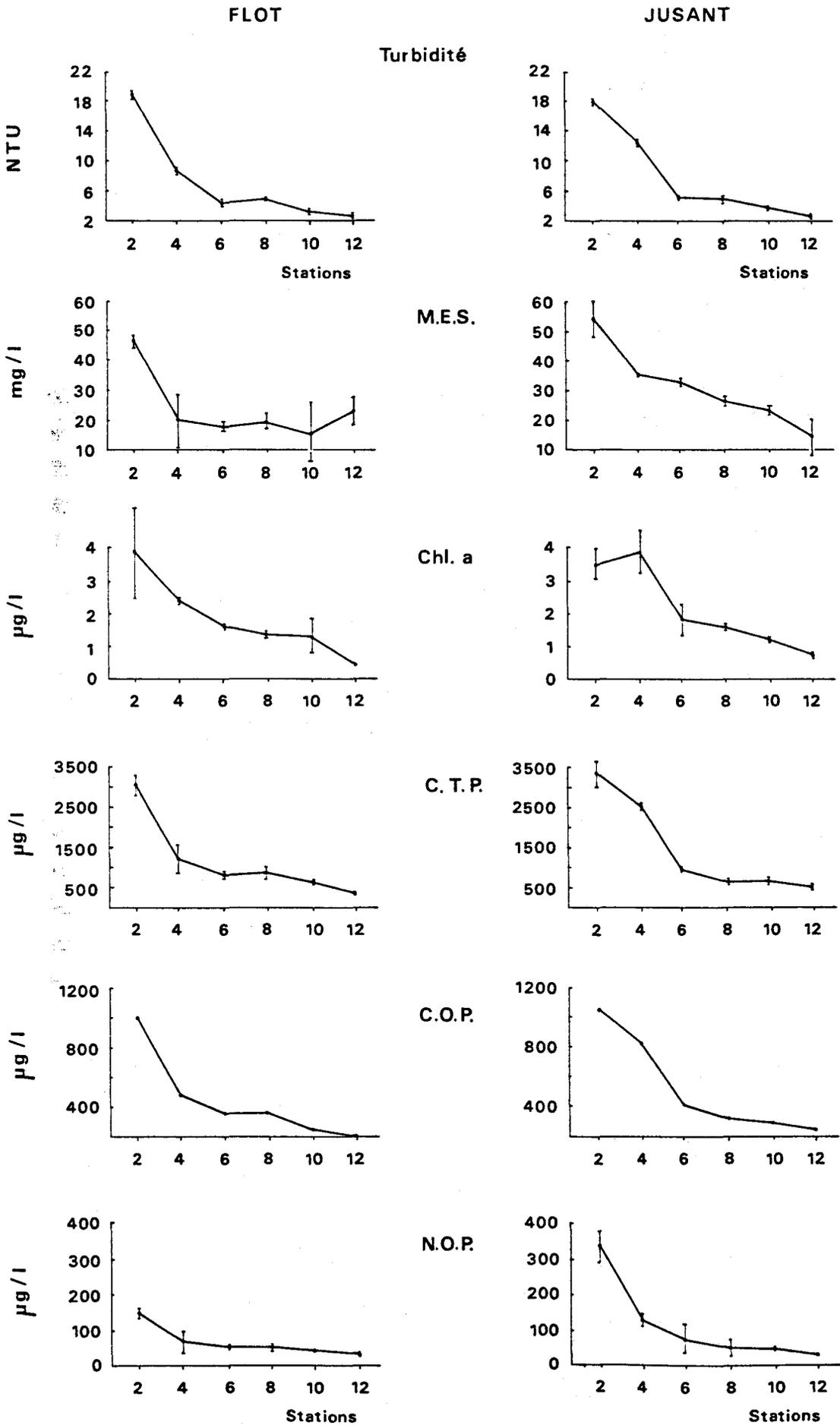


Fig. 37 : Variations spatiales de la turbidité et des teneurs en M.E.S., Chl.a, C.T.P., C.O.P. et N.O.P. en flot et en jusant au large du Cap Gris-Nez le 26.09.90 (coef. 41)

## 2.2. Evolution des paramètres hydrologiques en fin d'été

Nous examinons (Fig. 37) un flot et un jusant réalisés sur un même cycle marégraphique le 26 septembre 1990.

Les différences sont peu marquées pour l'ensemble des paramètres. On retrouve d'une manière générale le phénomène de décroissance rapide à la côte suivie d'une phase de décroissance très faible à quasi nulle pour les points du large.

La turbidité est sensiblement la même pendant le flot et en jusant ; les valeurs sont assez élevées à la côte ( $\geq 18$  NTU) et le gradient côte-large est assez marqué (diminution des valeurs de 85 % en flot et 86 % en jusant).

Les profils des M.E.S. ont une allure différente. Une chute brutale est observée en flot entre les deux premières stations ( $\Delta = 26,3$  mg.l<sup>-1</sup>) ; celle-ci est suivie d'une phase de quasi stabilité. Les prélèvements réalisés en jusant donnent des valeurs de matières en suspension plus homogènes : le profil de décroissance des M.E.S. est plus régulier.

L'évolution de la teneur en Chl.*a* est plus accidentée en jusant qu'en flot. Ainsi, le maximum en jusant est relevé à la station 4 (3,9  $\mu\text{g. l}^{-1}$ ).

Le C.T.P. évolue de la même façon au cours des deux radiales (3068  $\rightarrow$  383  $\mu\text{g. l}^{-1}$  en flot ; 3300  $\rightarrow$  490  $\mu\text{g.l}^{-1}$  en jusant). Cette similarité dans l'évolution est également rencontrée au niveau du C.O.P. (1003  $\rightarrow$  205  $\mu\text{g.l}^{-1}$  en flot ; 1050  $\rightarrow$  250  $\mu\text{g.l}^{-1}$  en jusant).

En ce qui concerne l'évolution des valeurs de N.O.P., on remarque un gradient côte-large plus accentué en jusant ; la valeur de N.O.P. à la côte est plus de deux fois plus élevée que celle observée en flot, les valeurs relevées au point 12 restant par ailleurs pratiquement identiques en flot et jusant. Il s'agit de l'écart maximal obtenu sur l'ensemble des paramètres au cours de ces deux séries de prélèvements.

Les corrélations entre les différents paramètres sont les suivantes :

En jusant et en flot, les M.E.S. et la Chl.*a* sont corrélées au C.O.P. ; la Chl.*a* est de plus corrélée en flot à N.O.P. (Tab. 8).

## 2.3. Variations de la "qualité" des particules le long du transect côte-large

Pour apprécier la "qualité" des particules à disposition de l'épifaune suspensivore, nous nous sommes intéressés au rapport C.O.P./M.E.S. ; nous l'avons calculé pour la période où l'abondance de la nourriture pour l'ophiure est maximale c'est-à-dire pendant le "bloom" phytoplanctonique d'avril.

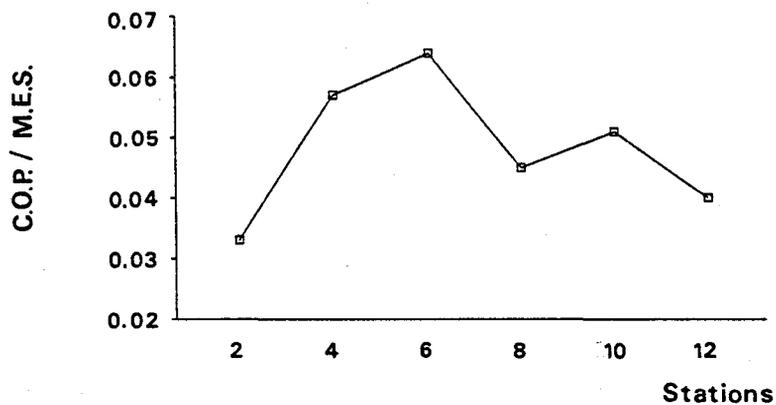


Fig. 38 : Variations spatiales du rapport C.O.P./M.E.S. au large du Cap Gris-Nez le 26.04.90 (coef. 108)

Date	Coef.	Vitesse moyenne du vent (m.s <sup>-1</sup> )	Direction (en rose de 36)		Hauteur des précipitations (mm)	Etat de la mer
			avant 12h	après 12h		
23.04.90	84	6,3	4,0	3,0	traces	agitée
24.04.90	97	4,8	3,5	3,5	0,1	peu agitée
25.04.90	106	4,1	4,5	35,0	0	peu agitée
<b>26.04.90</b>	<b>108</b>	<b>6,1</b>	<b>17,5</b>	<b>24,0</b>	<b>1,2</b>	<b>agitée</b>
12.05.90	73	6,0	32,0	32,0	0,4	agitée
13.05.90	68	3,9	34,0	1,0	2,3	peu agitée
14.05.90	62	2,9	13,0	3,0	traces	belle
<b>15.05.90</b>	<b>55</b>	<b>5,5</b>	<b>18,5</b>	<b>21,5</b>	<b>0</b>	<b>agitée</b>
23.09.90	77	5,1	24,0	26,0	20,9	peu agitée
24.09.90	66	8,6	32,0	27,5	0,8	forte
25.09.90	54	7,9	31,0	2,5	0,2	forte
<b>26.09.90</b>	<b>41</b>	<b>2,8</b>	<b>6,0</b>	<b>6,0</b>	<b>0</b>	<b>belle</b>

Tab. 9 : Données météorologiques et marégraphiques pendant la période précédant et incluant les radiales des 26.04.90, 15.05.90 et 26.09.90 (station de Boulogne-sur-mer)

L'allure de la courbe est particulière (Fig. 38) ; le rapport C.O.P./M.E.S. augmente de la côte jusqu'à la station 6, ce rapport diminue ensuite vers le large, de façon assez irrégulière.

Il semble donc que l'on puisse définir le long de la radiale l'existence de trois régions présentant chacune des conditions hydrologiques particulières :

- la première région est côtière ; le rapport est très faible à la station 2 (0,033) traduisant ainsi une charge en M.E.S. élevée par rapport à celle de C.O.P. Cette zone côtière est fortement alimentée en matières particulaires d'origine minérale, éléments qui ne favorisent pas l'implantation d'une épifaune suspensivore (DAVOULT et coll., 1990 b).

- la deuxième région correspond à la zone où le rapport est maximal (0,064 à la station 6). L'augmentation de ce rapport s'explique par le fait que les taux de C.O.P. diminuent de façon moindre que ceux des M.E.S. entre les stations 2 et 6 (C.O.P. : - 8,1 % et M.E.S. : - 52,9 %). La chute rapide des M.E.S. est provoquée, en partie, par la diminution du matériel minéral lorsque l'on s'éloigne de la région côtière. La qualité des particules apparaît donc meilleure, avec un optimum à la station 6.

- Enfin , on retrouve dans la zone du large un rapport C.O.P./M.E.S. faible, mais qui reste toutefois supérieur à celui déterminé à la station 2 (station 12 = 0,040). Cette faible valeur est due ici à de plus faibles teneurs en C.O.P. ; la charge en phytoplancton étant elle-même moins importante qu'à la côte, cette zone du large apparaît relativement pauvre en matériel nutritif pour l'ophiure, donc moins propice à son développement.

### 3. RELATIONS ENTRE PARAMETRES HYDROLOGIQUES ET METEOROLOGIQUES

L'ensemble des données météorologiques figure tableau 9.

Les prélèvements du 26.04.90 ont été réalisés par mer agitée (vent : 6,1 m.s<sup>-1</sup> de secteur S le matin puis SW l'après-midi). La période précédant cette radiale est caractérisée par des vents de secteur N (du 23.04 au 25.04) et des précipitations quasi nulles.

Les prélèvements du 15.05.90 ont été réalisés dans des conditions très voisines : une mer agitée avec un vent de secteur S le matin puis SSW l'après-midi de 5,5 m.s<sup>-1</sup>. Avant cette date, le vent a été variable.

Enfin, la radiale de fin d'été (26.09.90) a été réalisée par légère brise de NE. Les journées du 24 et du 25.09 au matin ont été marquées par l'établissement d'un vent d'Ouest force 5 ; la journée du 23.09 est caractérisée par de très fortes précipitations (20,9 mm).

Les vents les plus forts et les précipitations les plus abondantes sont relevées en septembre ; c'est à cette période que les effets de ces deux paramètres climatiques sont susceptibles d'influencer de façon marquée les données hydrologiques.

Les résultats obtenus pour la radiale de septembre (Fig. 37) indiquent une forte charge à la côte en matériel en suspension (moyenne flot + jusant station 2 : M.E.S. = 50 mg.l<sup>-1</sup> ; turbidité = 18,4 NTU ; C.T.P. = 3199 µg.l<sup>-1</sup>) ; la moyenne des pourcentages de décroissance côte-large réalisée sur l'ensemble des paramètres est plus élevée que celles obtenues en avril et mai (septembre flot : - 78 %, jusant : - 81 % ; avril jusant : - 48 % ; mai flot : - 65 %). Les précipitations importantes survenues trois jours avant les prélèvements sont probablement pour une grande part responsables de l'augmentation de la charge en matériel en suspension (apports telluriques importants). On remarque d'autre part un pourcentage de décroissance de la turbidité entre les stations 2 et 6 particulièrement marqué (flot : - 75 % ; jusant : - 71 %) puis une quasi stabilité de ce paramètre entre les stations 6 et 12 ; ceci est probablement une résultante de l'action des vents d'Ouest installés dans la région pendant les deux jours précédant les prélèvements qui ont freinés la dispersion vers le large des apports continentaux.

#### 4. CONCLUSION

L'étude de ces radiales met donc en évidence l'existence d'une eau côtière particulièrement chargée quelle que soit la saison, instable car soumise aux influences terrestre et climatique (apports telluriques variables selon les précipitations, profondeur faible donc brassage important lors des tempêtes). Cette région côtière s'oppose à la zone du large, beaucoup plus homogène mais présentant un potentiel nutritif nettement inférieur. Le maximum de densité des ophiures est relevé à la station 6, lieu correspondant probablement pour ces organismes à un bon équilibre entre l'abondance des fractions organique et minérale.

Les densités d'ophiures au sein du banc semblent cependant fluctuantes ; des dragages de même durée réalisés au point 6 de la radiale ont permis de détecter d'assez larges variations d'abondance des ophiures (du simple au triple environ). Nous n'avons pas relevé de cycle saisonnier dans ces fluctuations.

Ces fluctuations existent non seulement à l'échelle du banc, mais également à l'échelle de la région ; bien que CABIOCH & GLAÇON (1975) aient montré que le banc au large du Gris-Nez était le plus dense de la région, nous avons pu constater récemment qu'il existe un autre banc d'ophiures installé à environ trois milles au large de Boulogne-sur-mer ; celui-ci est implanté sur des fonds également caillouteux et présente des densités égales voire supérieures à celles observées sur le site du Gris-Nez.

**C - CARACTERISTIQUES DES ELEMENTS NUTRITIFS  
POTENTIELLEMENT ASSIMILABLES PAR L'OPHIURE  
EN RELATION AVEC LE CYCLE MAREGRAPHIQUE**

**1. DONNEES RECUEILLIES AU COURS DES CAMPAGNES EN POINT  
FIXE**

La structure immergeable élaborée à la Station (description chap. II.1.2) présente l'avantage de coupler plusieurs mesures et observations au niveau du peuplement (les caractéristiques hydrologiques sont variables dans la colonne d'eau (MAILLARD-QUISTHOUDT, 1988). Son inconvénient est de ne pas être utilisable par fort courant et par des conditions météorologiques mauvaises, ce qui en limite les possibilités d'utilisation. Nous avons travaillé en point fixe aux dates suivantes :

Dates des sorties		Coefficient
1989	18.05	68
	25.05	62
	15.06	49
1990	27.09	31
1991	10.04	47

Ces sorties ont eu pour but d'apprécier la quantité et la nature des substances nutritives disponibles pour l'ophiure. Nous avons analysé les mêmes paramètres que ceux étudiés lors des radiales côte-large et avons complété ces données par l'analyse des métaux associés au matériel en suspension (Fe, Mn, Pb, Cu et Cd).

Le détournement particulaire engendré par l'activité suspensivore des ophiures provoque nécessairement un enrichissement du compartiment benthique. Cet enrichissement que nous quantifions est peut-être à l'origine de la richesse du peuplement observé au large du Cap Gris-Nez (DAVOULT, 1988).

**1.1. Point fixe du 18.05.89 (Fig. 39)**

**1.1.1. Evolution des paramètres hydrologiques**

Les prélèvements ont été réalisés à 20-25 cm du fond pendant environ 10 heures. Ils ont débuté après l'étalement de jusant.

C'est le profil d'évolution de la turbidité qui apparaît le plus stable pendant les périodes de courant. Il indique en plein flot des valeurs basses (entre 1,20 et 2 NTU). Deux pics apparaissent nettement après chaque étalement : le premier surgit 35 mn environ après l'étalement de jusant (déterminé par visualisation à la caméra de la décantation des particules). Il représente une élévation de turbidité égale à environ 5 fois la valeur

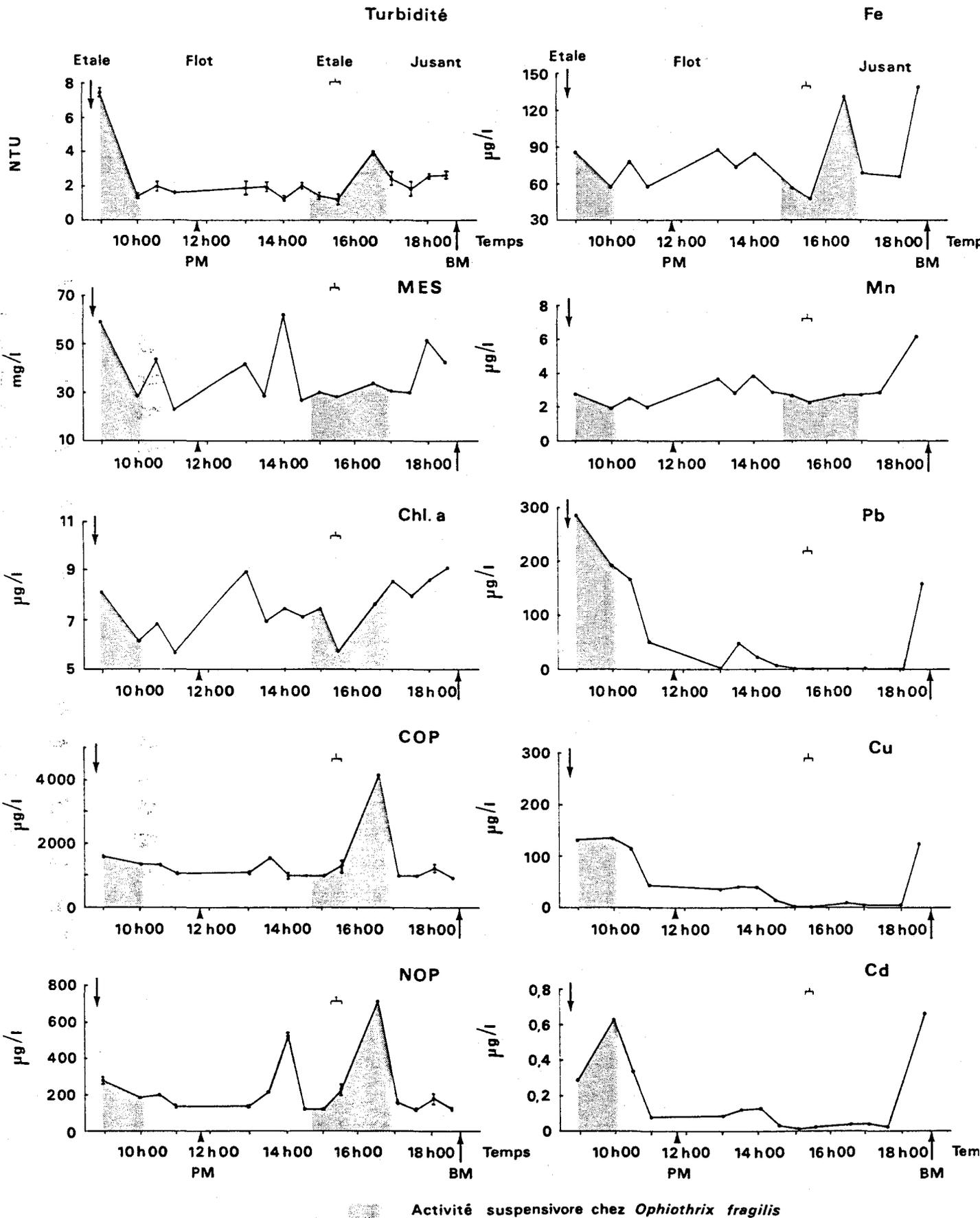


Fig. 39 : Evolution temporelle de la turbidité, des teneurs en M.E.S., Chl. a, C.O.P. et N.O.P. ainsi que des teneurs en métaux sous forme particulaire (Fe, Mn, Pb, Cu, Cd) au cours du point fixe du 18.05.89 (coef. 68)

moyenne enregistrée en flot et disparaît à 10H00, soit une heure après sa détection. Le deuxième pic d'importance moindre apparaît une heure après l'étale de flot et s'atténue progressivement. Des mesures plus rapprochées auraient sans doute permis d'affiner les caractéristiques de ces deux pics au point de vue durée et intensité.

Ces augmentations ponctuelles et marquées des valeurs ne peuvent être dues aux caractéristiques de la masse d'eau au niveau de la population. Il semble logique d'interpréter ces pics comme étant une manifestation des processus de remise en suspension du sédiment causée par la reprise de courant, phénomène uniquement détectable dans la couche d'eau proche du fond.

L'étude de l'évolution des quatre autres paramètres ne permet pas toujours de retrouver les phénomènes précédents. Le pic en reprise de jusant est cependant détecté au niveau des résultats en C.O.P. et N.O.P. et ceci de façon nette (multiplication des valeurs par un facteur 2 à 3). Il est assez étonnant de ne pas avoir enregistré de valeurs élevées en début de flot.

Une augmentation en M.E.S. et N.O.P. est enregistrée à 14H00 mais ne semble pas en relation avec le cycle marégraphique. Enfin, on ne remarque pas de tendance particulière dans l'évolution de la teneur en Chl.*a*. Les valeurs restent très fluctuantes et élevées (de 5,7 à 9,1  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) traduisant ainsi la présence d'une charge phytoplanctonique importante sur le site à cette période de l'année.

En ce qui concerne les métaux associés au matériel particulaire :

on remarque dans l'évolution du Fe un pic relativement marqué en reprise de jusant (131  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ), mais ce phénomène n'est pas détecté pour les quatre autres métaux.

L'évolution du Pb, du Cu et à un moindre degré celle du Cd montre que ces trois éléments sont particulièrement abondants dans les premiers prélèvements ; leurs teneurs diminuent ensuite progressivement puis atteignent des valeurs minimales à l'étale de flot.

Peu de variations sont observées pour le Mn (moyenne = 3,0  $\mu\text{g.l}^{-1}$  ;  $\sigma_{n-1} = 1$ ).

Enfin, le dernier prélèvement (étale de flot + 3 heures) est caractérisé par des teneurs métalliques toujours élevées.

### 1.1.2. Relations entre paramètres hydrologiques et météorologiques

Le point fixe du 18.05.89 a été réalisé par mer peu agitée et petite brise de NE (Tab. 10). Les trois journées précédentes ont été marquées par un vent variable plus faible (2,8  $\text{m.s}^{-1}$  maximum) et par l'absence de précipitation. L'eau des prélèvements est peu turbide (1,6 NTU en moyenne en flot, abstraction faite des pics de remise en suspension dus au régime marégraphique) ; l'ensemble des conditions climatiques ainsi que l'installation de coefficients marégraphiques assez faibles durant les trois journées précédant les prélèvements n'ont pas favorisé les apports et les transferts de matériel en suspension.

Tab. 10 : Données météorologiques et marégraphiques pendant la période précédant et incluant les points fixes des 18.05.89, 25.05.89, 15.06.89, 27.09.90 et 10.04.91 (station de Boulogne-sur-mer)

Date	Coef.	Vitesse moyenne du vent (m.s <sup>-1</sup> )	Direction (en rose de 36)		Hauteur des précipitations (mm)	Etat de la mer
			avant 12h	après 12h		
15.05.89	49	2,5	16,5	32,5	0	belle
16.05.89	56	2,8	18,5	24,0	0	belle
17.05.89	62	2,5	10,5	2,0	0	belle
<b>18.05.89</b>	<b>68</b>	<b>4,8</b>	<b>4,5</b>	<b>4,0</b>	<b>0</b>	<b>peu agitée</b>
22.05.89	76	5,6	7,0	9,0	0	agitée
23.05.89	73	4,4	11,0	8,0	0	peu agitée
24.05.89	68	2,6	4,0	1,0	0	belle
<b>25.05.89</b>	<b>62</b>	<b>5,9</b>	<b>4,0</b>	<b>2,5</b>	<b>0</b>	<b>agitée</b>
12.06.89	44	2,9	10,0	3,0	0	belle
13.06.89	44	4,0	11,5	12,5	0	peu agitée
14.06.89	46	3,0	6,0	36,0	0	belle
<b>15.06.89</b>	<b>49</b>	<b>3,9</b>	<b>3,0</b>	<b>3,0</b>	<b>0</b>	<b>peu agitée</b>
23.09.90	77	5,1	24,0	26,0	20,9	peu agitée
24.09.90	66	8,6	32,0	27,5	0,8	forte
25.09.90	54	7,9	31,0	2,5	0,2	forte
26.09.90	41	2,8	6,0	6,0	0	belle
<b>27.09.90</b>	<b>31</b>	<b>3,1</b>	<b>16,5</b>	<b>26,5</b>	<b>0</b>	<b>belle</b>
07.04.91	31	8,8	22,0	22,5	traces	forte
08.04.91	29	5,3	24,0	23,0	0	peu agitée
09.04.91	35	0,6	5,0	23,5	0	calme
<b>10.04.91</b>	<b>47</b>	<b>3,1</b>	<b>9,0</b>	<b>14,0</b>	<b>0</b>	<b>belle</b>

### 1.1.3. Activité suspensive des ophiures

La partie en grisé sur la figure 39 représente la période d'activité suspensive des ophiures (controlée par observation vidéo). Nous avons considéré que cette activité était terminée lorsque la majorité de la population adoptait la position prostrée. Pour un coefficient moyen (68), les ophiures commencent à filtrer environ une heure avant un étale et terminent cette activité 1H30 après ce même étale.

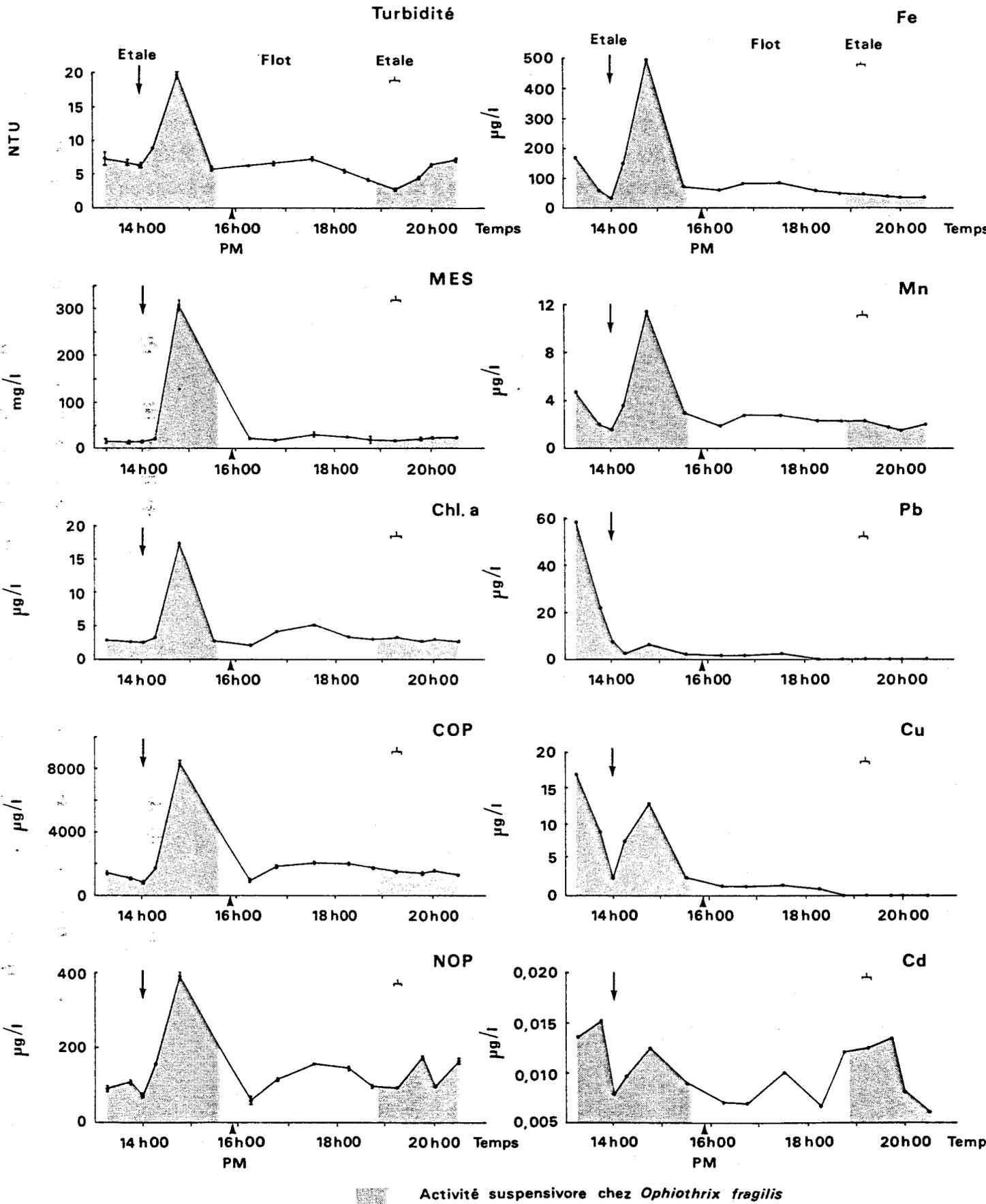


Fig. 40 : Evolution temporelle de la turbidité, des teneurs en M.E.S., Chl. a, C.O.P. et N.O.P. ainsi que des teneurs en métaux sous forme particulaire (Fe, Mn, Pb, Cu, Cd) au cours du point fixe du 25.05.89 (coef. 62)

## 1.2. Point fixe du 25.05.89 (Fig. 40)

### 1.2.1. Evolution des paramètres hydrologiques

Après une amélioration de la structure d'observation et de prélèvements (augmentation du nombre de lests induisant une meilleure stabilité ; disposition du tuyau de prélèvement plus proche du fond), les prélèvements ont pu être effectués à 10-15 cm du fond.

Cette sortie a été réalisée une semaine après celle analysée précédemment (relevés effectués pendant 7 heures) ; la situation marégraphique était semblable (coef. 62).

L'évolution des paramètres a été relevée pendant la période comprise entre la fin de jusant et le début du jusant suivant.

La particularité essentielle de l'évolution de la plupart des paramètres est la présence d'un pic important environ 50 mm après l'étale de jusant. A ce moment, la turbidité voit sa valeur multipliée par 3,5 tandis que la quantité de M.E.S. est plus de 15 fois supérieure à celle trouvée avant le pic. Celui-ci est également caractérisé par une forte augmentation des teneurs en Fe, Mn et Cu qui sont multipliées respectivement par un facteur d'environ 15, 7 et 5.

Ce pic est d'intensité plus importante que celui enregistré le 18.05.89 par coefficient légèrement supérieur. On ne le retrouve pas sur les profils du Pb et du Cd. Le Pb ainsi que, de façon moins marquée, le Cu sont présents à des teneurs élevées dans les deux premiers prélèvements.

Les teneurs en Cd restent faibles pendant toute la durée du point fixe (moyenne :  $0,01 \mu\text{g.l}^{-1}$  ;  $\sigma_{n-1} = 0,003$ ).

Après le pic de remise en suspension, les chiffres enregistrés pendant la période de flot pour les différents paramètres sont faibles et relativement constants.

La reprise de jusant ne montre pas d'augmentation significative des différents paramètres.

Nous avons également réalisé un suivi de la salinité au cours de ce point fixe (Fig. 41). Les faibles variations relevées ( $\Delta S \approx 0,1 \text{ ‰}$ ) traduisent l'homogénéité de la masse d'eau pendant toute la durée du point fixe. Les fluctuations observées (Fig. 40) sont donc bien inhérentes à des changements d'équilibre dynamique des particules au sein d'une même masse d'eau (transit, décantation ou reprise de transit).

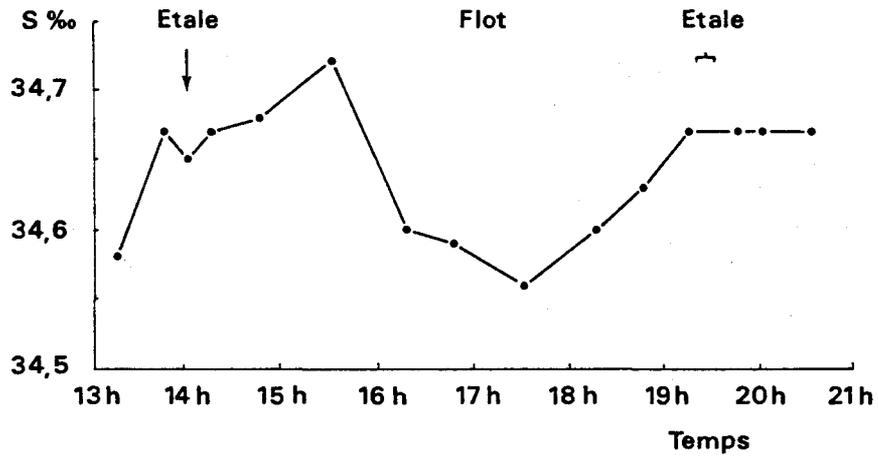


Fig. 41 : Evolution temporelle de la salinité au cours du point fixe du 25.05.89 (coef. 62)

Les résultats obtenus au cours de ce deuxième point fixe confirment les phénomènes de remise en suspension du matériel benthique dus à la reprise du courant de flot. Rappelons que les pics détectés ne peuvent être dus aux remises en suspension engendrées par les mouvements de la structure sur le fond ; le contrôle vidéo de la stabilité de la structure pendant une durée supérieure à 2 mn avant chaque prélèvement (= temps compris entre la visualisation d'un phénomène de remise en suspension artificiel et sa détection au turbidimètre) a en effet permis d'éviter l'enregistrement de pics parasites.

### 1.2.2. Relations entre paramètres hydrologiques et météorologiques

Les prélèvements ont été réalisés par une mer agitée et un vent de secteur NNE (Tab. 10) les journées du 22 et 23.05 sont caractérisées par l'établissement d'un vent d'Est permanent de force 3 à 4. Le 24.05, les vents passent au NNE. La turbidité de l'eau apparaît en moyenne plus élevée que celle relevée lors du point fixe du 18.05.89 (6 NTU en flot). D'autre part, le pic de remise en suspension en début de flot le 25.05 est caractérisé par une intensité plus importante que celui enregistré le 18.05 par coefficient légèrement supérieur et affecte l'ensemble des paramètres étudiés. Ceci peut être en partie une conséquence de l'installation des vents d'Est pendant deux jours successifs qui ont favorisé les remises en suspension (mer agitée à peu agitée) ainsi que les déplacements des particules vers le large ; notons que ces phénomènes ont probablement été amplifiés par les coefficients marégraphiques plus élevés pendant la période précédant les prélèvements du 25.05 que pendant la période précédant ceux du 18.05.

### 1.2.3. Activité suspensivore des ophiures

Lors de cette campagne du 25.05.89, on a pu contrôler par vidéo que la durée de la filtration des ophiures a été légèrement supérieure à 2 heures pendant la période incluant l'étalement de jusant.

Un examen d'échantillons d'eau de mer prélevés à la pompe nous a permis de préciser que, pendant cette activité suspensivore, les ophiures ont eu à leur disposition une large variété de diatomées : *Thalassiosira*, *Rhaphoneis*, *Coscinodiscus*, *Thalassionema*, *Dictyocha*, *Biddulphia* et *Nitzschia* étaient les principaux genres présents. Nous avons relevé une quantité plus importante d'éléments d'origine benthique au moment de la remise en suspension (spicules d'éponge, tests de petits gastéropodes, débris non identifiables). Nous n'avons pas observé d'évolution dans l'abondance des différentes diatomées au cours de nos prélèvements.

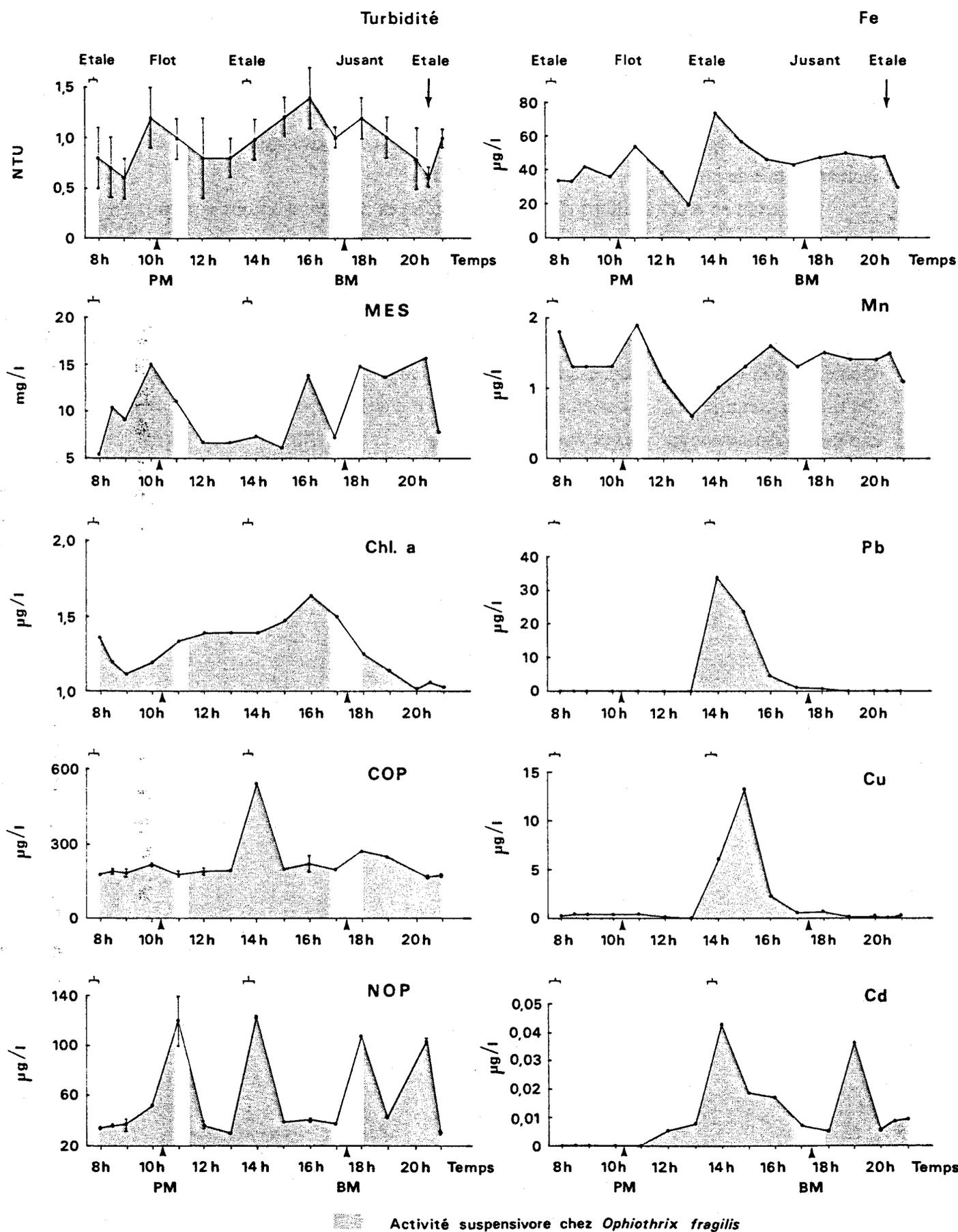


Fig. 42 : Evolution temporelle de la turbidité, des teneurs en M.E.S., Chl. a, C.O.P. et N.O.P. ainsi que des teneurs en métaux sous forme particulaire (Fe, Mn, Pb, Cu, Cd) au cours du point fixe du 15.06.89 (coef. 49)

### 1.3. Point fixe du 15.06.89 (Fig. 42)

#### 1.3.1. Evolution des paramètres hydrologiques

Il s'agit ici de prélèvements réalisés par faible coefficient (49) sur un cycle de marée complet.

L'évolution des paramètres (Fig. 42) apparaît tout à fait différente de celle observée lors des points fixes précédents.

On ne distingue pas de remise en suspension sous forme de pic ponctuel en relation avec le cycle de marée et il est difficile d'établir des relations entre les différents paramètres. Quelques tendances peuvent néanmoins être dégagées :

les valeurs de turbidité sont basses à chaque étale (0,6 à 0,8 NTU). Malgré une évolution très irrégulière, on remarque une augmentation globale progressive de ces valeurs parallèlement à l'augmentation de l'intensité du courant en flot ou en jusant. La valeur maximale est obtenue en jusant (1,4 NTU), les variations sur le cycle de marée sont donc très faibles, contrairement aux écarts relevés lors des points fixes précédents.

En ce qui concerne l'évolution des M.E.S., celle-ci suit approximativement le profil de turbidité uniquement entre les deux premiers étales.

L'évolution du taux de Chl.*a*, plus régulière, présente des variations faibles (écart entre valeurs minimale et maximale : 0,62  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) et ne traduit pas de tendance particulière par rapport au cycle de marée.

Quant aux valeurs de C.O.P. et N.O.P., il existe bien pour ces deux paramètres un pic bien marqué en reprise de jusant. Cependant, ces pics s'établissent environ 15 mn après la reprise du courant donc plus rapidement que ce qui a été observé par un coefficient marégraphique plus élevé ; d'autre part, l'existence de pics similaires sur le profil de N.O.P. à d'autres moments du cycle de marée ne conforte pas l'hypothèse d'une remise en suspension du sédiment en relation avec l'intensité du courant.

L'évolution des différents métaux associés aux particules en suspension est parfois très fluctuante et assez difficile à interpréter.

Les valeurs minimales pour le Fe et Mn sont obtenues environ 15 mn avant l'étales de flot et sont respectivement de 19 et 0,6  $\mu\text{g.l}^{-1}$ .

Les teneurs en Pb, Cu et Cd sont particulièrement faibles en flot. Un pic important apparaît ensuite pour ces trois éléments en reprise de jusant ; il est d'intensité maximale à 15h00 pour le Cu et à 14h00 pour le Pb et Cd, ce qui correspond à la forte augmentation de matière organique (C.O.P. + N.O.P.) dans les prélèvements ; cette augmentation n'est pas due au phytoplancton (valeurs de Chl.*a* basses et stables).

### 1.3.2. Relations entre paramètres hydrologiques et météorologiques

Le point fixe du 15.06 a été réalisé par une mer peu agitée et par un vent de secteur NNE (Tab. 10). Durant les trois jours précédant cette sortie, les vents ont été variables, évoluant entre les secteurs N et E avec toutefois dominance des vents d'Est. Il n'y a pas eu de précipitation.

Les différents paramètres analysés présentent des valeurs moyennes faibles comparativement aux données des autres points fixes étudiés : turbidité = 0,9 NTU ; M.E.S. = 10,0 mg.l<sup>-1</sup> ; C.O.P. = 224,3 µg.l<sup>-1</sup> ; N.O.P. = 57,9 µg.l<sup>-1</sup> (moyennes réalisées sur la totalité des données).

L'eau apparaît donc très peu chargée en matériel en suspension, ce qui est consécutif à la période de beau temps installée pendant les trois journées précédant les prélèvements (mer belle à peu agitée ; vent max. 4,0 m.s<sup>-1</sup> ; pas de précipitation). Notons également que cette période a été marquée par des coefficients marégraphiques faibles, ce qui ne favorise pas les remises en suspension à partir du fond.

### 1.3.3. Activité suspensivore des ophiures

L'installation de morte-eaux a pour conséquence d'augmenter nettement la durée de filtration des ophiures. Ces dernières filtrent en effet pendant tout le cycle excepté deux périodes restreintes : 30 mn en flot et 1h15 en jusant. Le phytoplancton est peu abondant. Seuls *Coscinodiscus* et *Rhaphoneis* dominant de façon constante dans les prélèvements.

## 1.4. Point fixe du 27.09.90 (Fig. 43)

### 1.4.1. Evolution des paramètres hydrologiques

C'est la seule sortie réalisée en fin d'été. Le coefficient est particulièrement bas (31). La durée de ce point fixe est malheureusement très courte (2 heures environ), mais elle a permis de cerner l'étale de jusant et la reprise de flot. Une certaine homogénéité se dégage des résultats :

On remarque (Fig. 43) une diminution de tous les paramètres en fin de jusant jusqu'à l'étale de 15H45. A l'étale, l'ensemble des paramètres atteint les valeurs les plus basses ou les plus proches des minima notés. Le Pb fait cependant exception à cette règle ; les teneurs de cet élément évoluent en effet différemment de celles des autres paramètres.

A la reprise de flot, on n'observe pas ou peu d'évolution des paramètres puis ceux-ci augmentent de façon marquée à partir de 1H15 après l'étale. M.E.S., turbidité, C.O.P., N.O.P., Cu et Cd atteignent leur maximum lors du dernier prélèvement.

Les variations en C.T.P. ont pu être relevées au cours de ce point fixe. Le minimum est observé un quart d'heure après l'étale (366 µg.l<sup>-1</sup>) puis les valeurs augmentent de façon un peu irrégulière. Celles-ci sont en moyenne 2,4 fois plus élevées

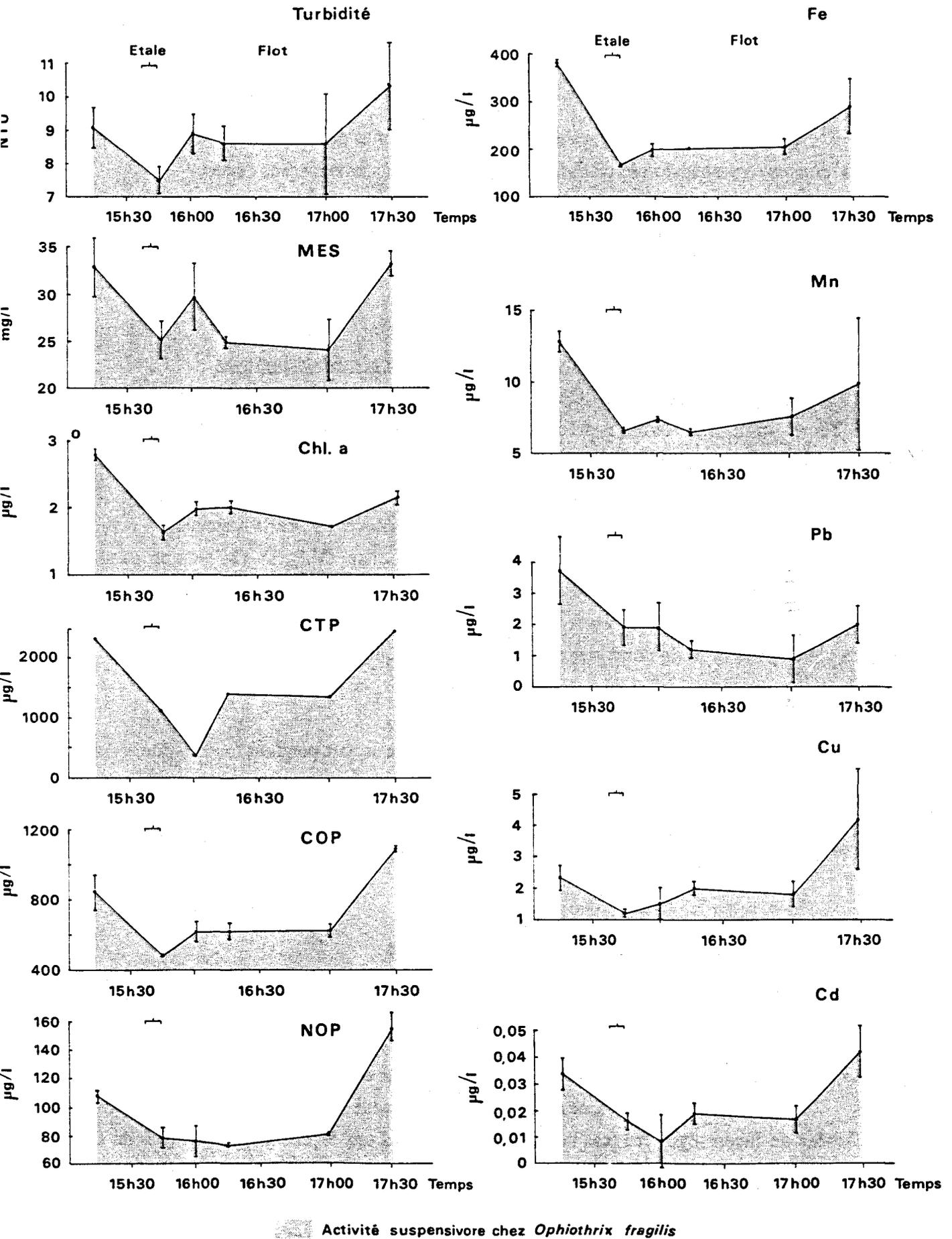


Fig. 43 : Evolution temporelle de la turbidité, des teneurs en M.E.S., Chl. a, C.T.P., C.O.P. et N.O.P. ainsi que des teneurs en métaux sous forme particulaire (Fe, Mn, Pb, Cu, Cd) au cours du point fixe du 27.09.90 (coef. 31)

que celles du C.O.P. et traduisent la présence de matériel minéral dans les remises en suspension.

L'ensemble des résultats s'opposent à ceux obtenus par coefficient plus élevé, où les remises en suspension se réalisent rapidement et brutalement après l'étalement.

Signalons toutefois que les variations enregistrées pour les différents paramètres au cours de cette sortie restent assez faibles comparativement aux points fixes précédents ; les écarts les plus importants sont obtenus pour les métaux, notamment le Cd dont les valeurs quintuplent.

#### 1.4.2. Relations entre paramètres hydrologiques et météorologiques

Les prélèvements du 27.09.90 ont été réalisés par légère brise de SSE le matin et W l'après-midi (Tab. 10). Les précipitations ont été abondantes dans la région le 23.09. Les 24.09 et 25.09 au matin ont été marqués par un vent d'W force 5 (8,6 à 7,9 m.s<sup>-1</sup>) ; le 26.09, les vents sont passés au NE. Les valeurs moyennes de turbidité, M.E.S. et C.T.P. relevées en flot le 27.09 sont 1,5 à 2 fois plus élevées que celles relevées la veille au même point au cours d'une radiale côte-large (cf. chap. IV.B.II). On peut en partie attribuer cette augmentation au passage des vents de secteur W au secteur NE la veille des prélèvements ; bien qu'étant assez faibles, ceux-ci ont probablement facilité la dispersion vers le large de la charge importante de matériel tellurique présent à la côte le 26.09.90.

#### 1.4.3. Activité suspensivore des ophiures

Les ophiures ont eu une activité suspensivore constante pendant toute la durée des opérations. Nous avons retrouvé dans les prélèvements d'eau les mêmes diatomées que celles observées en mai et juin 89, à savoir : *Coscinodiscus*, *Rhaphoneis*, *Thalassiosira* essentiellement ainsi que quelques petits gastéropodes.

### 1.5. Point fixe du 10.04.91 (Fig. 44)

#### 1.5.1. Evolution des paramètres hydrologiques

Nous n'avons pas réalisé d'analyses de métaux pour ce point fixe du 10.04.91. Les résultats obtenus (Fig. 44) sont tout à fait caractéristiques d'un faible coefficient (47).

L'étalement de flot est caractérisé par les valeurs les plus faibles en Chl.*a* (5,60 µg.l<sup>-1</sup>), en C.T.P. (381,20 µg.l<sup>-1</sup>), en C.O.P. (342,70 µg.l<sup>-1</sup>) et en N.O.P. (49,10 µg.l<sup>-1</sup>).

A la reprise de jusant, ces 5 paramètres évoluent vers des valeurs un peu plus élevées de façon régulière (cas de la Chl.*a*), ou après une légère stagnation (cas de la turbidité et de N.O.P. surtout).

Les maxima sont atteints lors du dernier prélèvement sauf pour les M.E.S. dont le profil ne suit pas la tendance observée pour les autres paramètres et reste inexplicable.

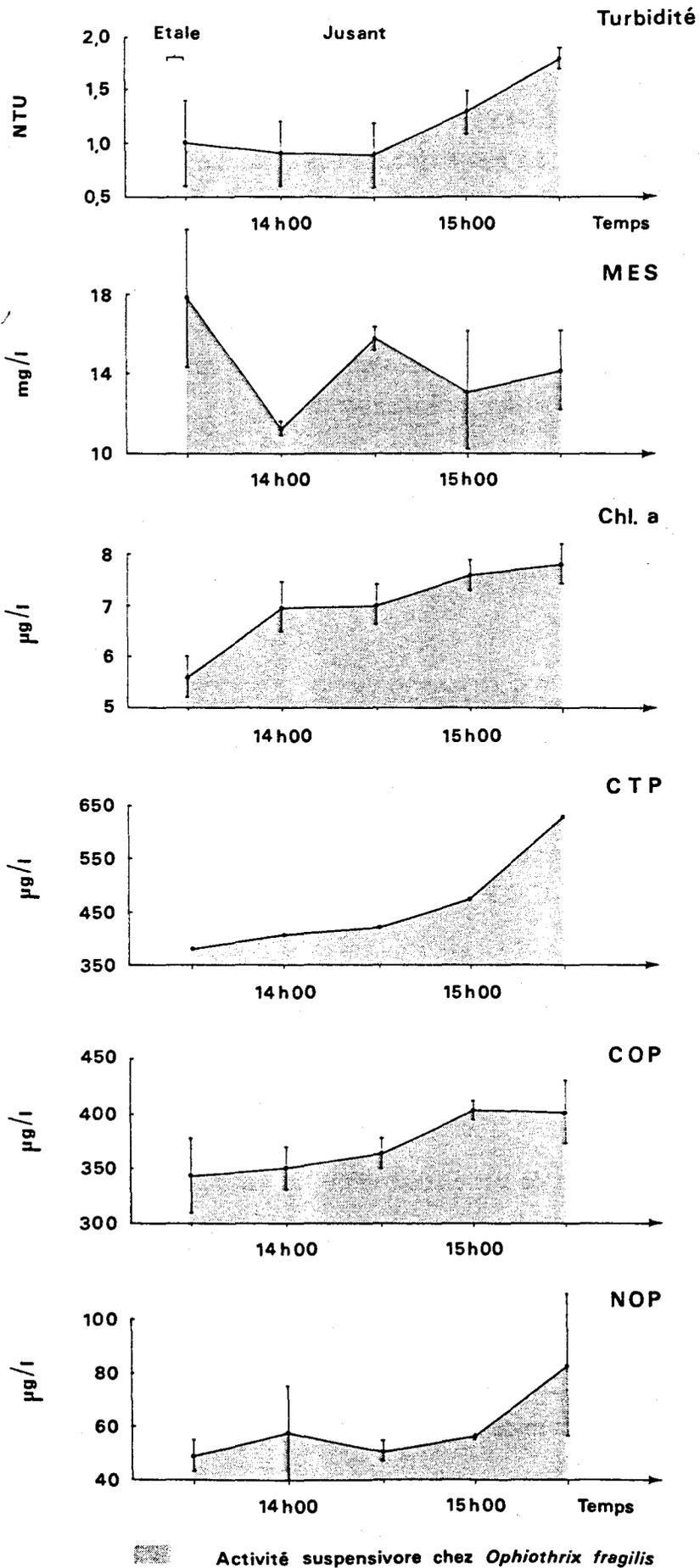


Fig. 44 : Evolution temporelle de la turbidité, des teneurs en M.E.S., Chl. a, C.T.P., C.O.P. et N.O.P. au cours du point fixe du 10.04.91 (coef. 47)

### 1.5.2. Relations entre paramètres hydrologiques et météorologiques

La journée du 10.04.91 a été sous l'influence d'une légère brise d'Est le matin puis de SE l'après-midi. La mer était belle (Tab. 10). Le 7.04, on note le passage d'une petite dépression avec l'installation d'un vent force 5 de SW qui va persister pendant presque trois jours tout en s'affaiblissant. Le milieu n'est pas turbide le 10.04 (environ 1,2 NTU en moyenne en jusant) ; il est également assez peu chargé en éléments d'origine minérale (C.T.P. moyen : 487  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ). L'absence quasi totale de vent la veille des prélèvements ( $0,6 \text{ m.s}^{-1}$ ) est probablement pour une grande part responsable de ces faibles valeurs (décantation des particules accélérée).

### 1.5.3. Activité suspensivore des ophiures

Là encore, le faible coefficient marégraphique a autorisé la persistance du comportement suspensivore chez les ophiures pendant toute la durée du point fixe, soit 2 heures.

## 2. ANALYSES EN COMPOSANTES PRINCIPALES (ACP) REALISEES SUR LES PARAMETRES ETUDIES AU COURS DES CAMPAGNES EN POINT FIXE

Ces analyses concernent les points fixes où nous avons réalisé des dosages de métaux. Elles portent sur les paramètres exprimés par unité de poids ou de volume, à savoir : M.E.S., Chl.a, C.O.P., N.O.P., Fe, Mn, Pb, Cu, Cd ainsi que C.T.P. pour le point fixe du 27.09.90.

Nous avons représenté pour chaque série de prélèvements le cercle des corrélations entre les variables (= paramètres hydrologiques) et les axes principaux ainsi que la projection des différents prélèvements dans le plan déterminé par les axes I et II. Seuls figurent les deux premiers axes car ils représentent toujours au minimum 60% de la variance totale.

Les coefficients de corrélation entre les variables ainsi que les matrices des corrélations entre les variables et les différents axes figurent en annexe 2.

### 2.1. ACP réalisée sur les résultats de la campagne du 18.05.89 (Fig. 45)

Les axes I et II ont une contribution à la variation totale voisine qui est respectivement de 39 et 28 %.

Les variables les mieux corrélées deux à deux sont le Pb et Cu ( $r = 0,94$ ) ainsi que le Cu et Cd ( $r = 0,90$ ).

Les variables Pb, Cu et Cd évoluent dans le même sens puisqu'elles déterminent l'axe I. Les corrélations au carré entre ces variables et l'axe I sont les suivantes :

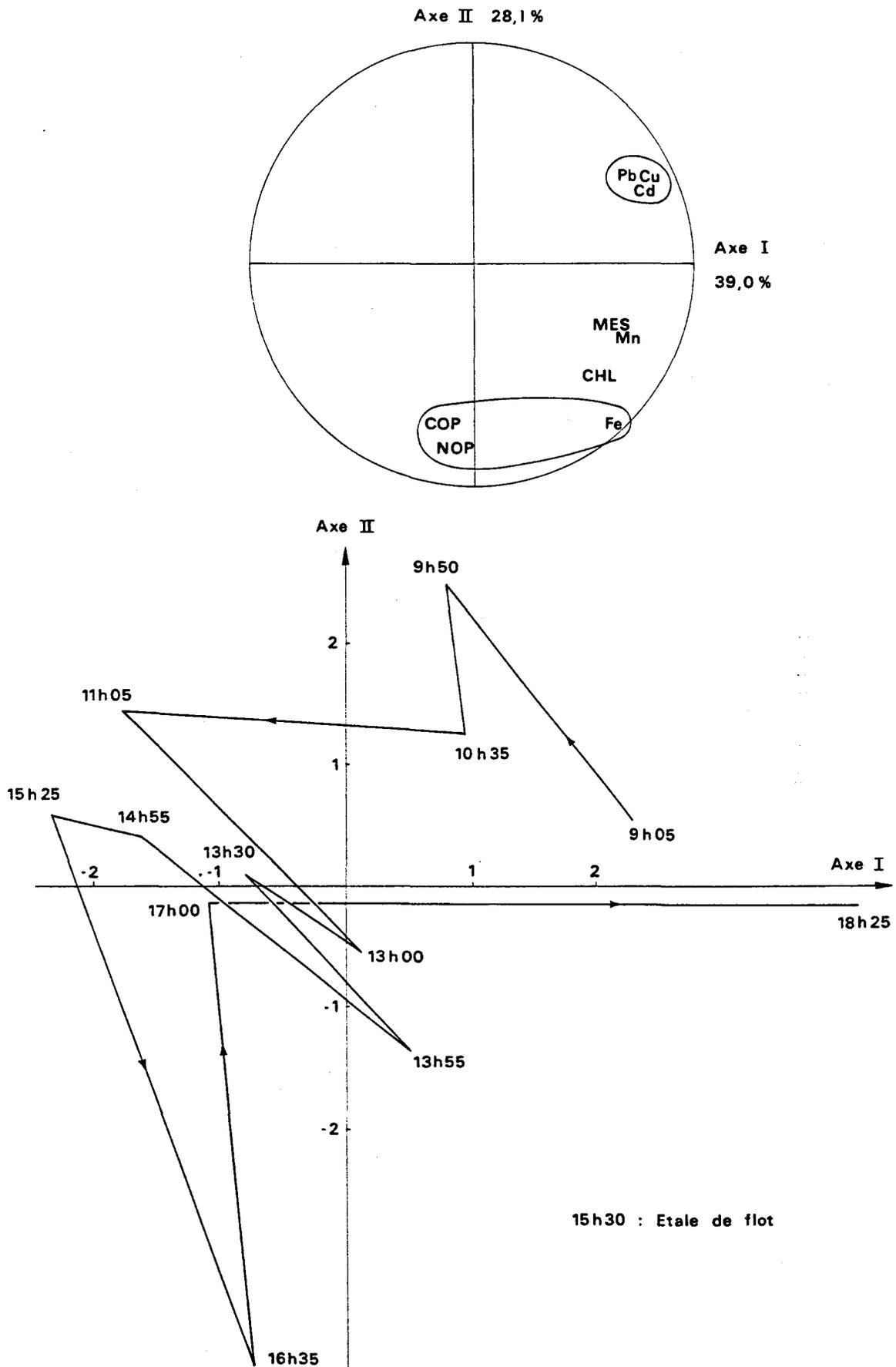


Fig. 45 : ACP réalisée sur l'ensemble des paramètres hydrologiques analysés au cours du point fixe du 18.05.89 (coef. 68)

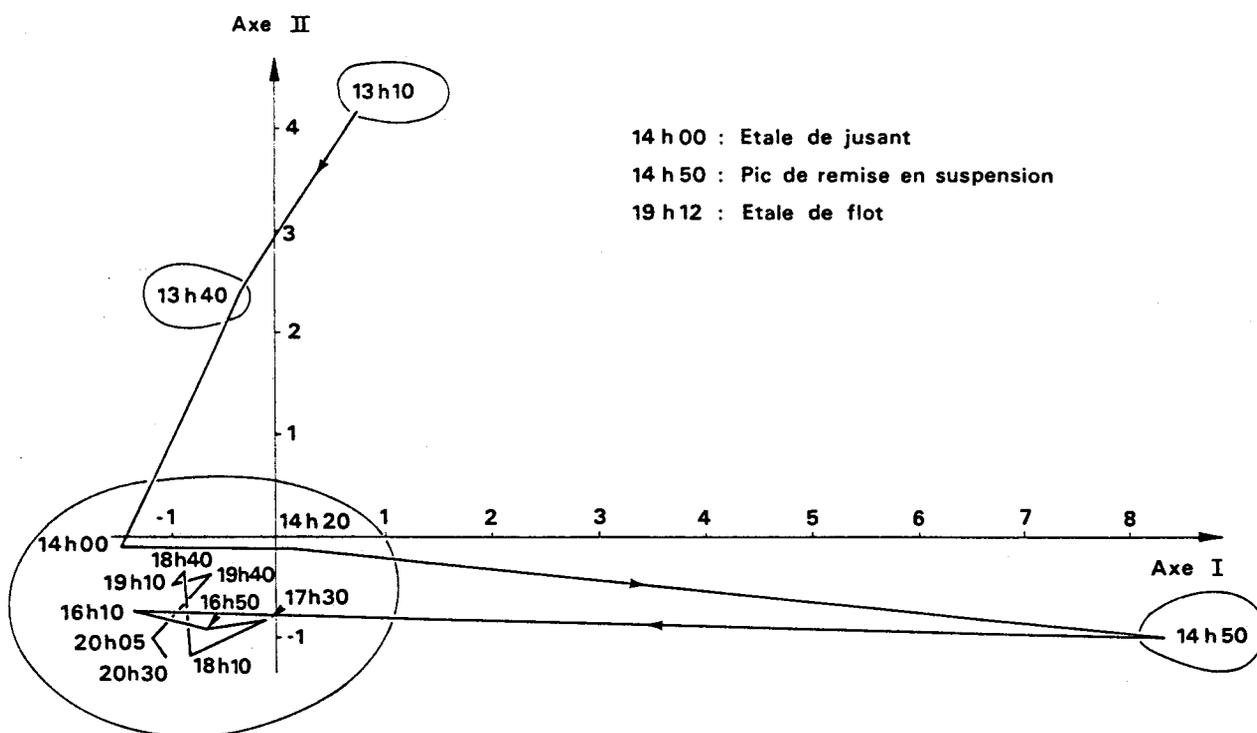
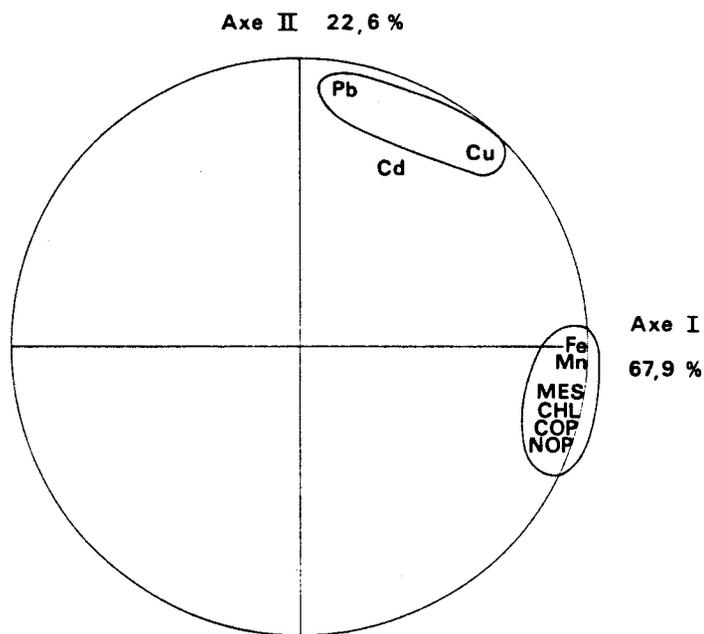


Fig. 46 : ACP réalisée sur l'ensemble des paramètres hydrologiques analysés au cours du point fixe du 25.05.89 (coef. 62)

Pb : 0,54

Cu : 0,67

Cd : 0,65

L'axe II est formé par les variables C.O.P., N.O.P. et Fe. Les corrélations au carré entre ces variables et l'axe II sont les suivantes :

C.O.P. : 0,49

N.O.P. : 0,64

Fe : 0,47

La variable M.E.S. quant à elle est liée à l'axe IV (corrélation au carré = 0,52) et la Chl.*a* est liée à la fois aux trois premiers axes.

La projection des points correspondant aux différents prélèvements dans le plan I-II montre une répartition dispersée de ces prélèvements. La position excentrée du prélèvement de 16h35 (étale + 1 heure) s'explique par l'augmentation ponctuelle marquée de deux paramètres (C.O.P. et N.O.P.) due à l'hétérogénéité du milieu naturel.

Le point correspondant à la reprise de courant en flot (étale + 30 mn) est proche de l'axe I déterminé par le Pb, Cu et Cd. Ces métaux sont peut-être dans les fractions légères en solution tandis que le Fe et Mn, plus proches des M.E.S. sont sans doute corrélés aux matières minérales lourdes.

## 2.2. ACP réalisée sur les résultats de la campagne du 25.05.89 (Fig. 46)

Les variables M.E.S., Chl.*a*, C.O.P., N.O.P., Fe et Mn sont bien corrélées entre elles ( $r > 0,85$  dans tous les cas). Ces six variables évoluent dans le même sens et déterminent l'axe I. La corrélation au carré ( $cor.^2$ ) minimale observée entre ces variables et l'axe I est de 0,82. Ce premier axe contribue pour 68% à la forme initiale du nuage de points.

Les variables Pb, Cu et Cd évoluent indépendamment des autres variables ; Pb et Cu déterminent l'axe II ( $cor.^2$  Pb = 0,88 ;  $cor.^2$  Cu = 0,52) qui représente 23% de la contribution totale. Le Cd quant à lui a un comportement un peu différent car il est corrélé à la fois à l'axe II ( $cor.^2 = 0,40$ ) et à l'axe III ( $cor.^2 = 0,48$ ). Ce troisième axe à une contribution à la variation totale faible (7%).

Les deux premiers prélèvements (avant étale) ainsi que le cinquième (correspondant au pic de remise en suspension) sortent nettement du nuage de points ; ceci n'est pas dû à une mauvaise qualité de la représentation car la somme des carrés des cosinus des angles formés par ces points et leur projection sur les axes I et II est, dans les trois cas, supérieure à 0,5 ; on passe d'une fin de jusant où dominant le Pb, Cu et de façon un peu moins marquée le Cd à une remise en suspension en flot caractérisée par les éléments Fe et Mn associés aux M.E.S.

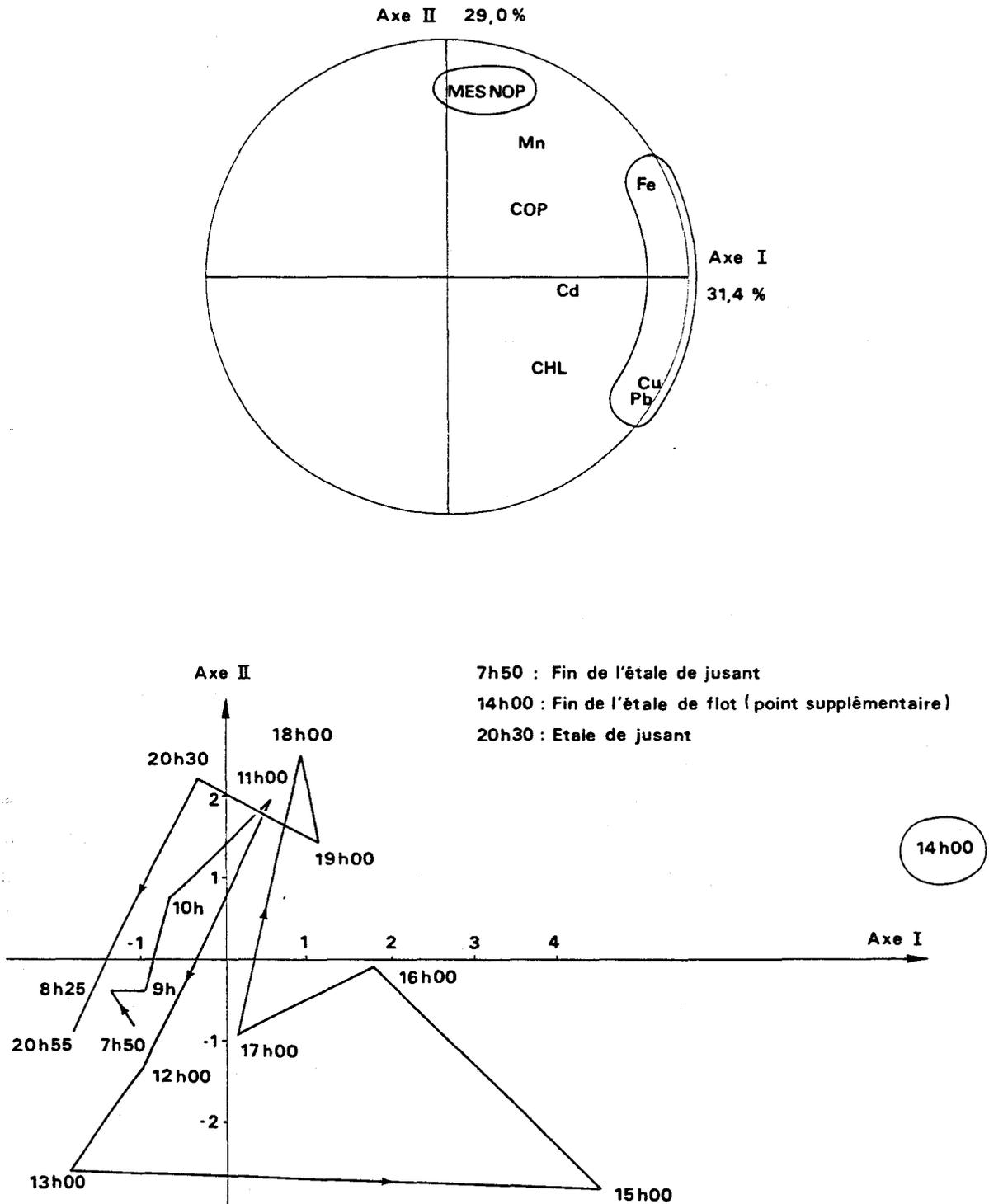


Fig. 47 : ACP réalisée sur l'ensemble des paramètres hydrologiques analysés au cours du point fixe du 15.06.89 (coef. 49) (prélèvement de 14H00 mis en supplémentaire)

### 2.3. ACP réalisée sur les résultats de la campagne du 15.06.89 (Fig. 47)

L'analyse du prélèvement de 14h00 (fin de l'étale de flot) montre une augmentation simultanée de certains paramètres (C.O.P., N.O.P., Pb et Cd notamment) qui n'est pas due à la reprise de courant. Nous avons donc mis ce prélèvement en supplémentaire de façon à mieux cerner les relations existant entre les différentes variables ; il est donc représenté mais n'a pas été pris en compte dans l'analyse.

Le coefficient de corrélation le plus élevé est obtenu pour les variables Pb et Cu ( $r = 0,998$ ). Le Fe et le Mn sont plus faiblement liés ( $r = 0,64$ ).

Les variables Pb, Cu et Fe déterminent l'axe I (contribution : 31%) ; les corrélations au carré avec cet axe sont les suivantes :

Pb : 0,68

Cu : 0,67

Fe : 0,68

M.E.S. et N.O.P. définissent l'axe II (contribution : 29%) :

M.E.S. : 0,71

N.O.P. : 0,65

L'axe III (contribution : 16%) est déterminé par le C.O.P. et, de façon moins marquée, par le Cd :

C.O.P. : 0,50

Cd : 0,45

Quant à la Chl.a, elle est corrélée à l'axe IV (contribution 10%) ; cette corrélation au carré est de 0,58.

La représentation dans le plan des différents prélèvements a sensiblement la même allure que celle observée pour le point fixe du 18.05.89 (Fig. 45) ; les points sont répartis de façon assez homogène dans le plan 1-2 exception faite du point supplémentaire (14h00) et de celui de 15h00, la position de ce dernier étant due essentiellement au comportement particulier du Cu.

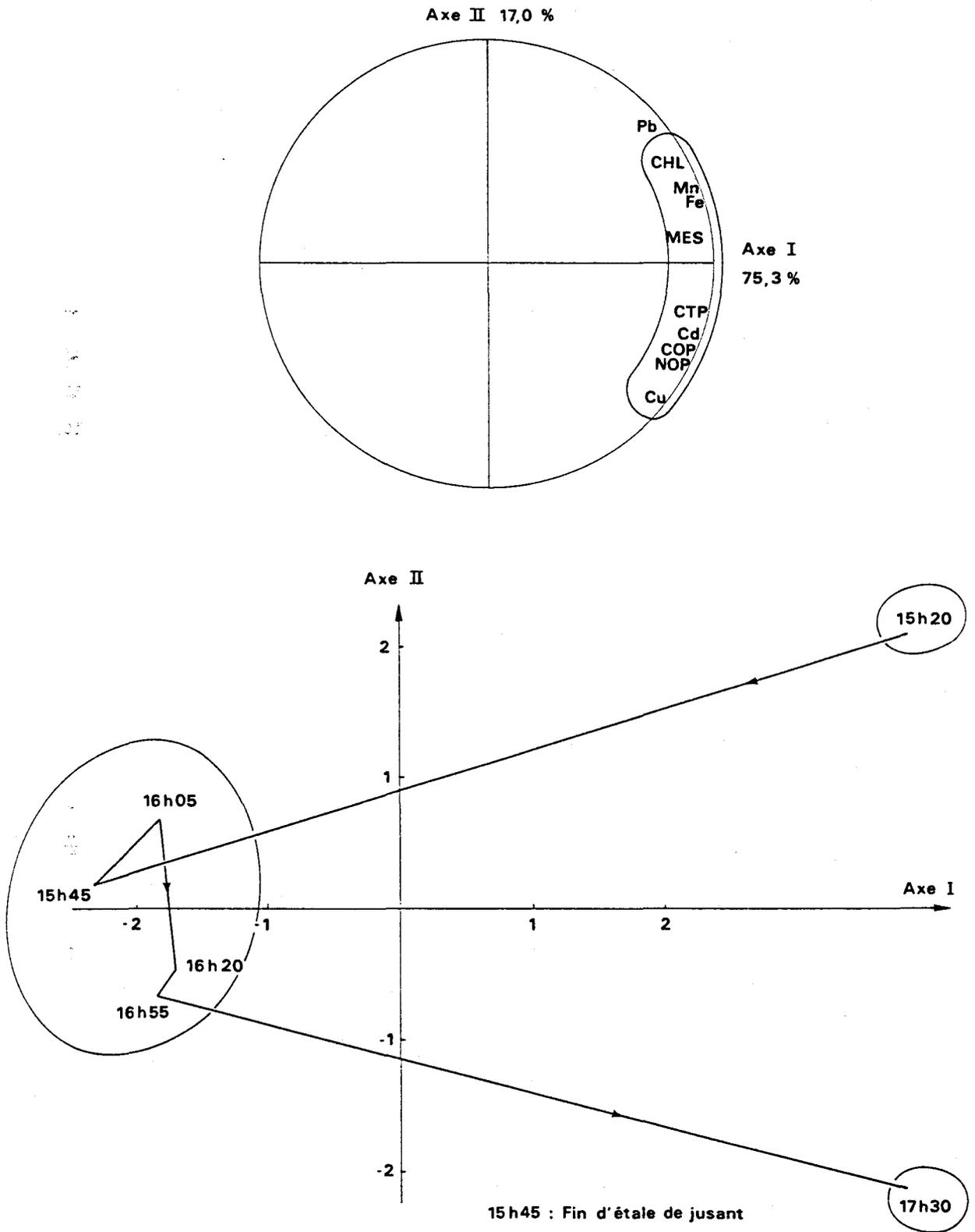


Fig. 48 : ACP réalisée sur l'ensemble des paramètres hydrologiques analysés au cours du point fixe du 27.09.90 (coef. 31)

#### 2.4. ACP réalisée sur les résultats de la campagne du 27.09.90 (Fig. 48)

L'axe I contribue pour 75% à la forme initiale du nuage de points. Toutes les variables vont dans le même sens et contribuent à déterminer ce premier axe. Les corrélations au carré les plus élevées avec cet axe sont obtenues avec les variables C.O.P. (0,84), Fe (0,87), Mn (0,82) et Cd (0,86). Les variables Chl.a, M.E.S., C.T.P., N.O.P. et Cu ont toutes une corrélation au carré avec l'axe I supérieure à 0,6. Le Pb définit à la fois l'axe I (0,50) et l'axe II (0,42).

La projection des différents points dans le plan I-II fait apparaître que les prélèvements de 15h20 (avant étale) et de 17h30 (début de remise en suspension du sédiment) sont nettement en dehors de l'ensemble des points constituant les prélèvements intermédiaires. Ces derniers sont situés vers les valeurs négatives de l'axe I.

Il semble donc ici que la fin de jusant soit plus caractérisée par la présence de Pb tandis que le Cd et le Cu dominent dans la remise en suspension. A l'étale, les concentrations de tous les métaux sont faibles.

#### 2.5. Bilan des ACP

Les remises en suspension, qu'elles soient ponctuelles ou progressives, apparaissent clairement sur les différentes représentations planes.

Certains points correspondant à des prélèvements réalisés avant l'étale peuvent également ne pas être intégrés dans le nuage de points. L'exemple le plus marquant est celui concernant les prélèvements de 13h10 et 13h40 du point fixe du 25.05.89. Ceci est lié au comportement particulier des métaux Pb, Cu et Cd. Ces éléments sont souvent bien corrélés entre eux, ce qui indique un comportement similaire ; ils sont peut être liés à des fractions légères présentes en suspension lors des périodes de faible courant ou encore peuvent être intégrés par certains organismes appartenant au zooplancton (le Cu notamment est un élément constitutif des crustacés).

Le Fe et Mn ne semblent pas avoir le même comportement que le Pb, Cu et Cd et varient souvent dans le même sens que la matière organique. Ces deux métaux caractérisent les MES. Ceci est particulièrement marqué pendant la période d'abondance du phytoplancton (25.05.89) où les paramètres M.E.S., C.O.P., N.O.P., Chl.a, Fe et Mn sont bien corrélés entre eux. A cette période, la matière organique est constituée essentiellement de phytoplancton. En dehors du "bloom" phytoplanctonique, la Chl.a dont l'abondance est très restreinte évolue indépendamment des autres paramètres et en particulier n'est pas reliée à la matière organique.

Il est probable que les organismes phytoplanctoniques et les micelles organiques, de manière moindre, chélatent principalement Fe et Mn, induisant ainsi une augmentation marquée de la teneur de ces métaux disponibles pour l'ophiure au printemps.

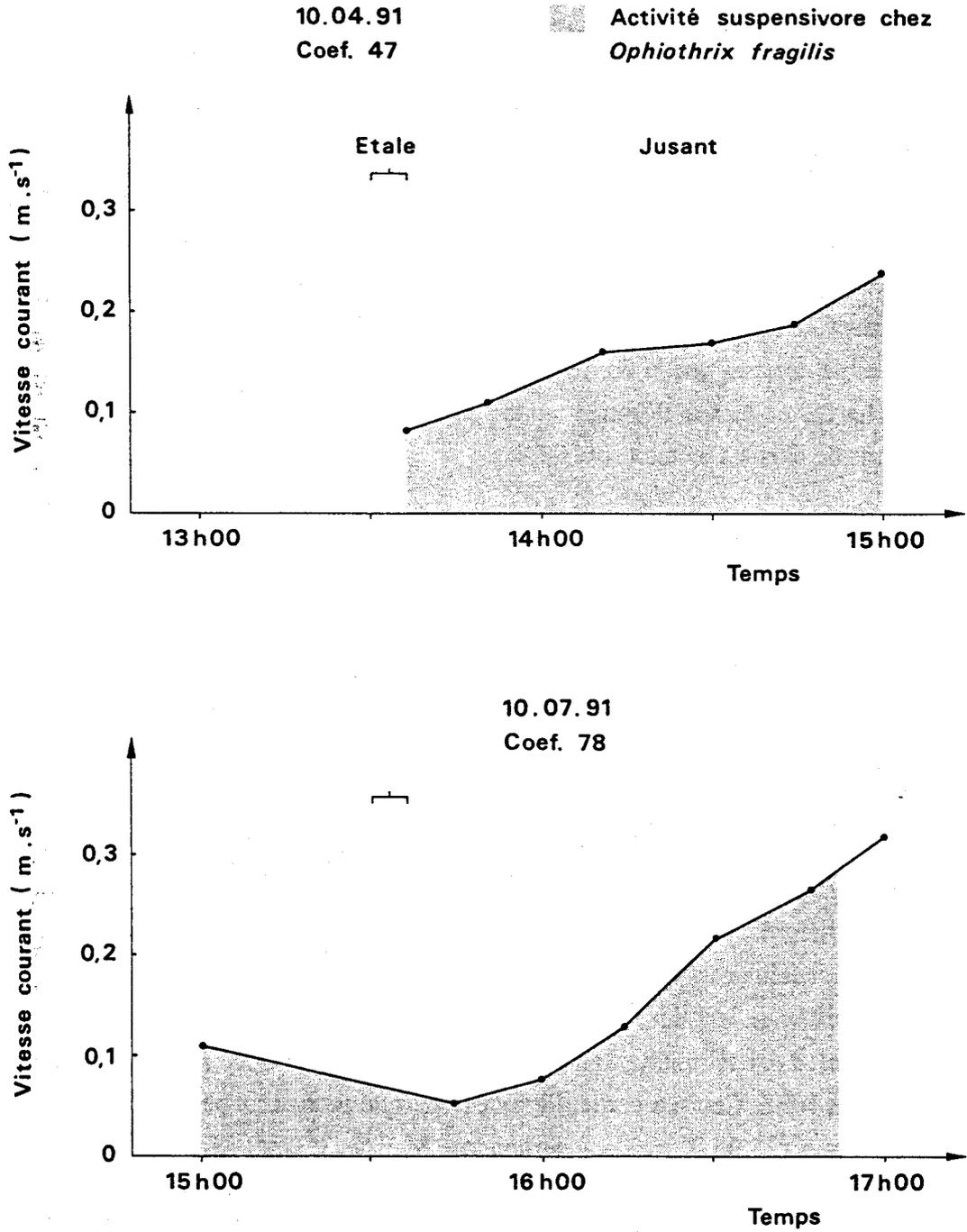


Fig. 49 : Modalités de la reprise de courant après l'étalement de flot par coefficients faible et moyen ; conséquence au niveau de l'activité suspensive de *Ophiothrix fragilis*

### 3. RELATIONS ENTRE LA NUTRITION DE L'OPHIURE ET LE FLUX INCIDENT DE SUBSTANCES NUTRITIVES

#### 3.1. Relevés in situ

Les différents points fixes que nous avons réalisés ont montré que la durée de l'activité suspensivore des ophiures variait avec le coefficient marégraphique.

La visualisation des particules en suspension grâce au système vidéo nous a permis de nous rendre compte que la reprise de courant par coefficient moyen était plus brutale que celle observée par faible coefficient ; nous avons voulu préciser cette observation en mesurant la vitesse du courant (relevés à 15 cm du fond environ). Les mesures ont été réalisées les 10.04.91 (coef. 47) et 10.07.91 (coef.78) au même moment du cycle marégraphique (renverse de flot et début de jusant ). Aucune mesure n'a pu être réalisée par fort coefficient. Les résultats sont représentés figure 49.

Il existe toujours au moment de l'étalement un très léger courant sur le site ( $< 0,1 \text{ m s}^{-1}$ ), ceci quel que soit le coefficient. La reprise du courant se réalise ensuite de manière lente et régulière par coefficient 47. Elle semble un peu plus tardive mais plus brutale par coefficient 78. 1H30 après l'étalement, on atteint par coefficient 78  $0,32 \text{ m.s}^{-1}$  tandis que par coefficient 47 au bout d'une même durée, la vitesse n'est que de  $0,23 \text{ m.s}^{-1}$ . Cette valeur plus faible autorise encore un comportement suspensivore chez la majorité des ophiures ; le 10.07.91, cette activité a cessé environ 1H20 après l'étalement ; cette durée est très voisine de celle relevée au cours du point fixe du 18.05.89 par coefficient 68.

Par coefficient moyen, la reprise de courant se réalise donc assez brutalement ; ceci engendre un flux important de matières nutritives disponibles pendant la période de filtration des ophiures. Même si cette activité est limitée (40 % du temps en flot et 42 % du temps en jusant, Tab. 11), les ophiures bénéficient des remises en suspension ; ainsi 55 % de la turbidité circulante est disponible en flot pendant cette activité de nutrition.

Tab. 11 : Caractéristiques de l'activité suspensivore d'*Ophiothrix fragilis* en relation avec le coefficient marégraphique (sorties du 18.05.89 et du 15.06.89)

Coefficient	Activité suspensivore en flot		Activité suspensivore en jusant	
	Durée et % par rapport à la durée du flot	% de turbidité disponible pendant cette activité	Durée et % par rapport à la durée du jusant	% de turbidité disponible pendant cette activité
68	2h30-40%	55%	2h30-42%*	non évalué
49	5h15-91%	88%	5h45-82%	81%

\* : pourcentage calculé à partir d'un étalement de jusant théorique

Par faible coefficient, le flux de substances nutritives est moins important. Cependant, ce plus faible apport est compensé par une activité suspensivore de très longue durée (91 % du temps en flot et 82 % du temps en jusant, Tab. 11) ; il en résulte un pourcentage de matières circulantes disponibles pendant cette activité toujours supérieur à 80 %.

Nous ne disposons d'aucune information quantitative *in situ* concernant la capture par les ophiures des substances nutritives en relation avec le flux incident de ces substances.

Le comportement trophique des ophiures étant étroitement lié aux conditions courantologiques (limite de l'activité suspensivore : environ  $0,30 \text{ m.s}^{-1}$ ), on peut émettre l'hypothèse selon laquelle leur nutrition est plus particulièrement liée au flux de nourriture plutôt qu'à la quantité de substances nutritives présentes.

Nous avons donc réalisé quelques expériences en laboratoire afin de vérifier cette hypothèse et compléter nos données concernant les modalités de capture particulière par ces organismes filtreurs.

### 3.2. Expériences complémentaires réalisées en laboratoire

Les résultats exposés ici constituent les résultats partiels d'une étude qui sera publiée ultérieurement.

#### 3.2.1. Mise en route des expériences ; observation du comportement des ophiures

Le choix de la source trophique utilisée (*Skeletonema costatum*) ainsi que les caractéristiques du bassin expérimental sont décrits au chapitre II.2.2.

Après ajustement de la vitesse du courant dans le bassin, environ 1000 ophiures y sont déposées à chaque expérience.

Les dix premières minutes après le dépôt sont caractérisées par une activité marquée des ophiures ; la plupart d'entre elles ont un déplacement limité mais s'organisent rapidement en s'accrochant par leurs bras de façon à former le réseau dense déjà observé dans le milieu naturel.

Les ophiures qui se déplacent ont un comportement rhéophile et se dirigent pour la plupart à contre-courant.

Les individus regroupés adoptent un comportement suspensivore au bout de quelques minutes. D'une façon générale, les individus isolés au fond du bassin ne filtrent pratiquement pas sauf parfois avec l'extrémité d'un ou deux bras libres dans le courant ; chez ces individus, la filtration optimale ne peut être réalisée que lorsque ceux-ci sont disposés sur le tuyau de la pompe qui constitue le seul point d'accrochage des ophiures au fond du bassin. Le comportement grégaire caractéristique de la population apparaît

donc comme étant une forme de résistance au courant et autorise un comportement suspensivore plus efficace et de plus longue durée.

Après quelques minutes d'adaptation des ophiures dans leur nouveau milieu, une suspension de diatomées (*Skeletonema costatum*) est rajoutée dans le bassin expérimental (=  $t_0$  de l'expérience). Nous avons travaillé avec des concentrations initiales en Chl.*a* variables, correspondant à celles rencontrées dans le milieu naturel à des saisons différentes. Nous avons mesuré toutes les demi-heures la quantité de Chl.*a* restant dans le bassin expérimental, ce qui a permis d'apprécier la quantité de phytoplancton ingéré par les ophiures.

Toutes les expériences ont été réalisées dans les mêmes conditions courantologiques ; la température de l'eau a été de  $18 \pm 2^\circ\text{C}$ .

### 3.2.2. Expériences réalisées avec une concentration initiale en phytoplancton élevée

Trois expériences ont été réalisées dans les mêmes conditions ; la vitesse moyenne du courant (contrôlée toutes les demi-heures) a été de  $8,7 \pm 0,3 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , la concentration initiale moyenne en Chl.*a* de  $8,1 \pm 0,3 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ . Cette concentration en Chl.*a* correspond à la teneur rencontrée *in situ* au printemps au moment du "bloom" phytoplanctonique.

Les courbes traduisant l'évolution de la Chl.*a* dans l'eau du bassin (Fig. 50 ; Exp. 1, 2 et 3) présentent une allure semblable.

La diminution de ce paramètre est rapide pendant les deux premières heures d'expérience (les valeurs diminuent de 40 à 57 % pendant cette durée) ; cette chute est ensuite beaucoup moins accentuée, les valeurs diminuant dans la même proportion pendant la période allant de 2 à 6 heures d'expérience.

En fin d'expérience, la concentration est comprise entre 1,6 et  $2,7 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ .

Les courbes de nutrition des individus en fonction du temps (Fig. 50 ; Exp. 1, 2 et 3) font apparaître que la nutrition instantanée des ophiures tend vers une valeur nulle, ceci de façon assez irrégulière.

Sur la figure 51 sont reportés les résultats concernant la nutrition des ophiures en fonction du flux incident de matières ; cette figure associe en particulier les données des trois expériences décrites précédemment (Exp. 1 (•) + 2 (•) + 3 (•)).

La nutrition de l'ophiure semble croître de manière linéaire pour un flux de Chl.*a* évoluant entre 0,2 et  $0,7 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

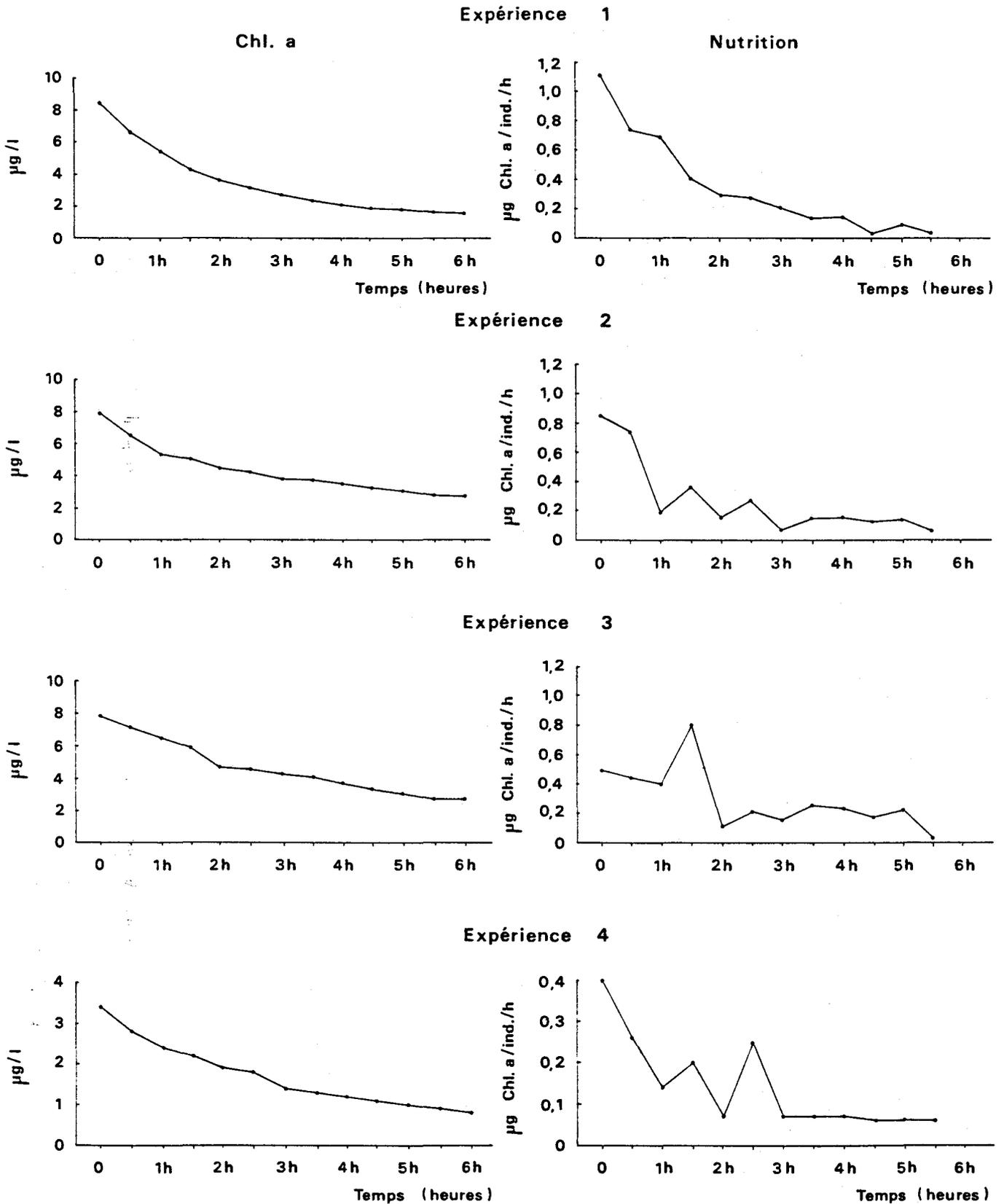


Fig. 50 : Nutrition expérimentale chez *Ophiothrix fragilis* : mesures de la disparition de la Chl. a dans l'eau (écart-types  $\leq 0,3 \mu\text{g.l}^{-1}$ ) et de la nutrition des ophiures en fonction du temps. Les expériences ont été réalisées avec une concentration initiale en Chl. a élevée (Exp. 1, 2 et 3) ou faible (Exp. 4)

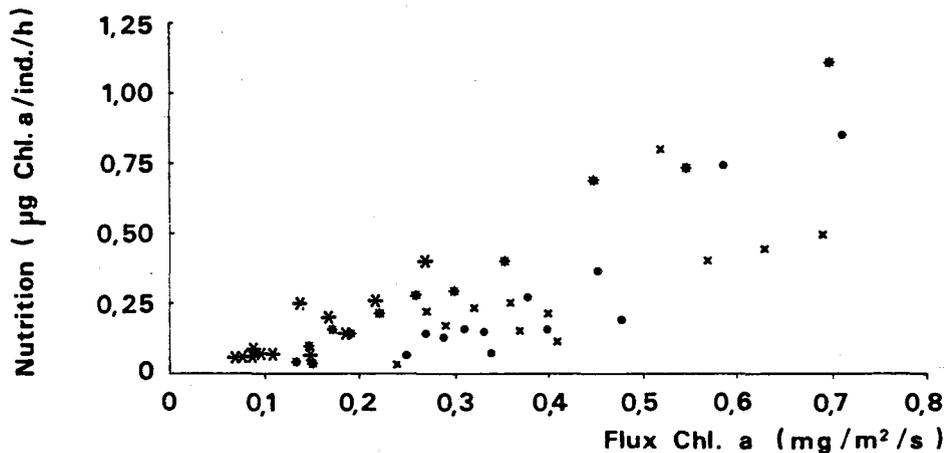


Fig. 51 : Nutrition d'*Ophiothrix fragilis* en fonction du flux incident de Chl.a : résultats des expériences 1 (\*), 2 (•), 3 (x) et 4 (\*)

### 3.2.3. Expérience réalisée avec une concentration initiale en phytoplancton faible

Une seule expérience a été à ce jour réalisée (Fig. 50 ; Exp. 4) ; la concentration initiale en Chl.a a été de 3,4 µg.l<sup>-1</sup>, teneur relevée dans le milieu naturel en automne et hiver. La vitesse du courant a été de 7,9 ± 0,4 cm.s<sup>-1</sup>.

On retrouve un profil de décroissance de la Chl.a en fonction du temps analogue à ceux décrits lors des expériences précédentes avec une concentration initiale plus élevée.

Au bout de deux heures d'expérience, la valeur initiale a diminuée de 44 % ; en fin d'expérience, les ophiures ont prélevé 76 % de la Chl.a dans le bassin.

La nutrition instantanée des ophiures est irrégulière pendant les trois premières heures d'expérience, puis constante pendant la période comprise entre trois et six heures.

Ces résultats se traduisent par une stabilité de la nutrition de l'ophiure (de 0,06 à 0,07 µg Chl.a ind<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) pour des flux faibles compris entre 0,06 et 0,15 mg Chl.a m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Fig. 51 ; Exp. 4). Pour des flux plus élevés, on retrouve l'augmentation linéaire de la nutrition en fonction du paramètre Chl.a. Ces résultats restent cependant à confirmer par d'autres expériences réalisées dans les mêmes conditions.

### 3.2.4. Expérience témoin

L'ensemble de nos résultats indique clairement une diminution du taux de Chl.a traduisant une baisse de la charge phytoplanctonique dans l'eau.

Afin de vérifier que la disparition de ces cellules est bien due à une ingestion par les ophiures et non à une sédimentation ou une adsorption de ce matériel sur les parois du bassin expérimental, nous avons réalisé l'expérience témoin (sans ophiure) suivante :

Nous avons utilisé une concentration initiale en Chl.a de  $10,3 \mu\text{g.l}^{-1}$  et une vitesse de courant de  $9,5 \pm 0,3 \text{ cm.s}^{-1}$ .

L'évolution de la teneur en Chl.a dans l'eau en fonction du temps est représentée sur la figure 52. On ne relève pas de diminution de ce paramètre mais au contraire une légère augmentation qui se réalise de manière un peu irrégulière ; en fin d'expérience ( $t_0 + 6$  heures), cette concentration s'est élevée de  $0,9 \mu\text{g.l}^{-1}$ , ce qui représente une augmentation de 9 % de la teneur initiale.

Il n'y a donc pas de sédimentation des cellules planctoniques pendant les 6 heures d'expérience mais au contraire une légère production de la biomasse phytoplanctonique. Cette multiplication cellulaire peut être expliquée par l'accumulation d'énergie dans les cellules due à l'éclairement de la culture mère pendant les quelques heures ayant précédées l'expérience.

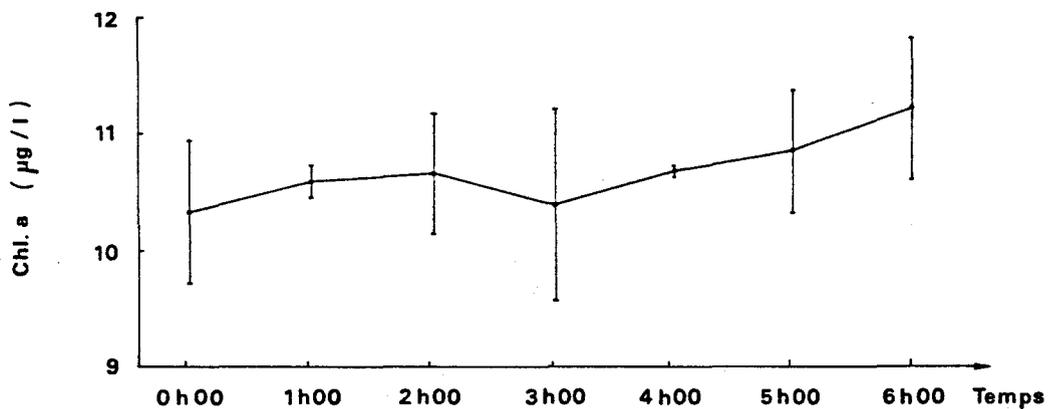


Fig. 52 : Evolution temporelle de la Chl. a dans l'eau au cours de l'expérience témoin

### 3.2.5. Conclusion

La nutrition de l'espèce est liée au flux incident de nourriture. Pour des flux faibles ( $\leq 0,15 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), la nutrition est caractérisée par des valeurs basses et stables ; elle augmente de façon linéaire pour des flux compris entre 0,2 et  $0,7 \text{ mg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Il est probable que pour des flux plus élevés, l'évolution de la nutrition de l'ophiure tende vers un maximum, ceci du fait qu'il existe probablement une limite physiologique à la capture et l'ingestion de particules par l'ophiure ; cette hypothèse reste à vérifier.

Sur le site au large du Gris-Nez, l'ophiure ne filtre pratiquement plus au delà de  $0,35 \text{ m.s}^{-1}$  et les concentrations en Chl.*a* (traduisant la charge phytoplanctonique) varient entre 1 et  $10 \mu\text{g.l}^{-1}$  ; les conditions de flux pour lesquelles la nutrition varie de façon linéaire sont donc celles habituellement rencontrées dans le milieu naturel ; l'espèce semble donc bien adaptée à son milieu.

Soulignons d'autre part que l'ophiure apparaît être un capteur efficace de substances en suspension ; elle est en effet capable de prélever la moitié du matériel en transit en circuit fermé en 2h30 en moyenne. ROUSHDY & HANSEN (1960) ont comparé les taux de capture de microalgues par *Ophiothrix fragilis* et *Ophiopholis aculeata* et rapportent une meilleure efficacité de capture par *Ophiothrix fragilis* à partir de 4 heures d'expérience.

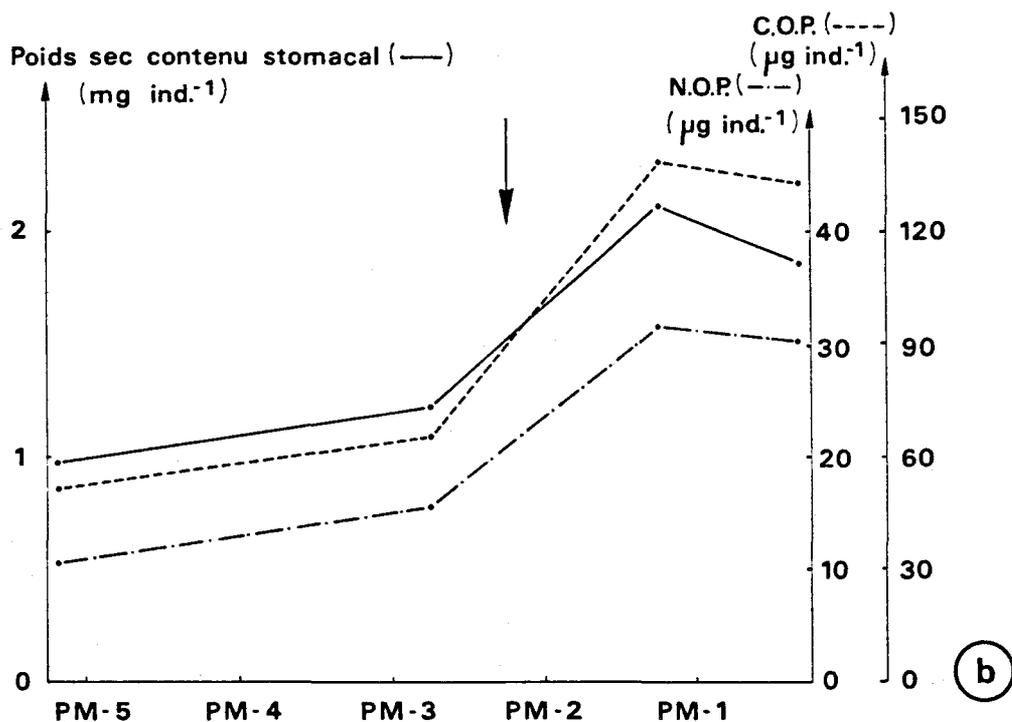
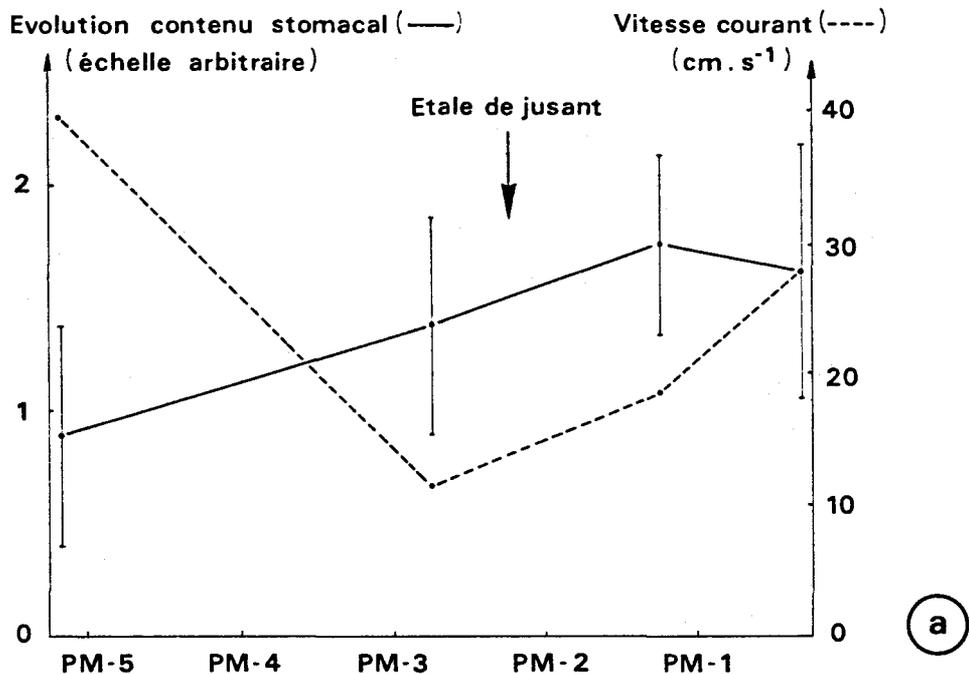


Fig. 53 : a : évolution temporelle du contenu stomacal d'*Ophiothrix fragilis* en relation avec le cycle courantologique (moyenne de vingt observations réalisées sous binoculaire à chaque prélèvement) ; b : évolution temporelle de la quantité et de la qualité (C.O.P., N.O.P.) des contenus stomacaux recueillis sur filtres

## **D - ANALYSES DU MATERIEL CONTENU CHEZ L'OPHIURE**

### **1. EVOLUTION ET ANALYSE DES CONTENUS STOMACaux SUR UN CYCLE DE MAREE**

Les prélèvements d'ophiures ont été réalisés le 21 septembre 1989 (coef. 63) de PM-5H15 à PM-0H15. Vingt ophiures ont été analysées à chaque point, ce qui représente deux à trois coups de benne par prélèvement. Nous avons travaillé aux moments où nous supposons avoir des différences significatives entre les différents prélèvements, c'est-à-dire avant, pendant et après un étale.

Au cours de la dissection, nous avons défini une échelle arbitraire (0 à 2) pour caractériser la quantité de matériel contenue dans l'estomac de l'ophiure analysée ainsi qu'au niveau de sa bouche (après la période d'étales, le matériel filtré par l'ophiure est souvent provisoirement concentré et maintenu par les podia au niveau de la bouche avant ingestion ; ce bol alimentaire, souvent expulsé lors de la fixation de l'organisme, a également été récupéré et pris en compte dans nos mesures).

Les résultats obtenus concernant les contenus stomacaux ainsi que les vitesses de courant mesurées près du fond sont reportés figure 53 a.

Ces résultats indiquent un remplissage progressif des estomacs. Le remplissage est dans un premier temps inversement proportionnel à la vitesse du courant (jusqu'à 30 mn avant l'étales). Puis les estomacs continuent à se remplir après la renverse de courant. Le maximum est atteint 1 heure après celle-ci (1,7). Cette valeur reste assez stable au cours de l'heure suivante.

En plein jusant (3 heures avant l'étales), les estomacs ne sont pas vides ; la quantité de matériel représente environ 50 % du maximum observé 1 heure après l'étales. Or, 3 heures avant l'étales, par un coefficient marégraphique de 63, nous avons vu au chapitre IV.C que les ophiures ne filtrent plus. La présence non négligeable de contenus stomacaux hors de la période de filtration peut correspondre à du matériel non encore digéré. Si l'on considère que l'ophiure a une activité dépositore, ce matériel proviendrait de ce type d'alimentation. Cette seconde hypothèse est d'ailleurs appuyée par le fait que l'on observe plus fréquemment avant l'étales des éléments d'origine benthique dans les estomacs (particules minérales sédimentaires en particulier).

Les écarts-types relativement élevés peuvent être en partie expliqués par le fait que nous avons utilisé ici une méthode d'appréciation approximative. Soulignons également que, malgré les précautions apportées, on ne peut éviter parfois le rejet d'une partie du matériel stomacal lors des manipulations, ce qui augmente la variabilité des résultats.

C'est au niveau du plancher vestibulaire, et plus précisément au niveau de ses dépressions (cf. planche I) que s'étales le matériel stomacal. Nous n'avons pas pu mettre en évidence de façon significative le transfert progressif de ce matériel vers les poches interradiales, zones où s'effectue la plus grande partie de la digestion ; ceci est

Tab. 12 : Estimation des tonnages annuels de métaux déversés sur le littoral Nord / Pas-de-Calais (d'après RICHARD et coll., 1988)

Contaminant	Quantité déversée (t)
Fer	40 290
Zinc	1 000
Manganèse	751
Plomb	389
Cuivre	96
Cadmium	4

Tab. 13 : Evolution et moyenne annuelles des principaux contaminants métalliques chez *Ophiothrix fragilis* (exprimées en µg/g poids sec)

Métal	1987							1988					moyenne annuelle et écart -type
	Juin	Juillet	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Fév.	Mars	Avril	Mai		
Fe	67	40	47	68	58	56	46	60	52	94	90	61,6 (17)	
Zn	59	54	51	70	48	53	47	72	71	65	66	59,6 (9)	
Mn	38	39	42	33	41	40	34	41	38	39	39	38,5 (3)	
Pb	24	23	22	24	24	26	25	23	24	23	23	23,7 (1)	
Cu	4,5	4,3	4,1	3,8	4,0	3,9	4,8	4,1	4,2	4,2	4,5	4,2 (0,3)	
Cd	3,8	3,5	3,6	3,8	3,8	3,9	4,0	4,0	4,0	3,9	3,9	3,8 (0,2)	

probablement dû aux différentes manipulations des ophiures qui ont causé une redistribution des contenus stomacaux avant fixation.

L'analyse quantitative et qualitative des contenus stomacaux a été réalisée après récupération et dépôt sur filtre de ce matériel. L'évolution des pesées (Fig. 53 b) coïncide assez bien avec les résultats obtenus avec l'échelle arbitraire établie au cours de la dissection. Le maximum obtenu 1 heure après l'étale correspond à un poids moyen de 2,1 mg pour une ophiure. L'augmentation des contenus se traduit par un enrichissement en C.O.P. et N.O.P. dont les maxima sont également atteints 1 heure après l'étale (C.O.P. : 138,1  $\mu\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}$  ; N.O.P. : 31,9  $\mu\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}$ ).

## 2. DETERMINATION DES METAUX CONTENUS CHEZ L'OPHIURE

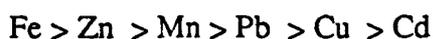
L'étude des points fixes (chap. IV.C) a montré que l'eau transitant au niveau de la population d'ophiures est chargée de contaminants métalliques associés à des matières en suspension lourdes (Fe et Mn) ou plus légères (Pb, Cu et Cd). Les teneurs en métaux varient énormément au cours d'un cycle de marée ; les maxima sont atteints au moment où se produisent les phénomènes de remise en suspension. Ces éléments étant liés au matériel particulaire, ils sont donc susceptibles d'être captés puis ingérés par les ophiures.

Nous avons entrepris de doser ces contaminants métalliques chez les ophiures grâce à deux techniques : la microanalyse par spectrophotométrie d'absorption atomique et la microanalyse par spectrométrie de masse (cf. chap. II.6.2).

### 2.1. Teneurs métalliques relevées chez les adultes. Relations avec l'environnement

Les dosages ont été réalisés sur des ophiures adultes entières ( $\emptyset$  disque  $\geq 8$  mm). Les organismes ont au préalable été agités dans un bac contenant de l'eau de mer filtrée provenant du site de prélèvement de façon à éliminer leur contenu stomacal ainsi que les éventuels éléments fixés au niveau des bras.

Nous avons dosé les cinq métaux analysés au cours des points fixes, à savoir Fe, Mn, Pb, Cu, Cd ; nous avons également étudié les teneurs et variations du Zn, contaminant également abondant dans la région puisqu'il occupe le second rang après le Fe en ce qui concerne la quantité déversée sur le littoral (Tab. 12) (RICHARD et coll., 1988). L'évolution annuelle des teneurs métalliques chez l'ophiure est reportée tableau 13. On constate que le cortège d'éléments métalliques déversé sur le littoral se retrouve dans la distribution des contaminants chez l'ophiure :



Le Fe est l'élément qui présente la plus grande variabilité annuelle :

Fe : moyenne annuelle = 61,6  $\mu\text{g/g}$  poids sec

$\sigma_{n-1} = 17$

Les concentrations les plus élevées en Fe sont obtenues en avril et mai. Ces maxima paraissent donc en relation avec l'abondance du phytoplancton sur le site ; ces organismes sont en effet connus pour chélater les contaminants métalliques (DELABRE, 1985 ; BOUQUEGNEAU et coll., 1992).

Cependant, la valeur la plus éloignée de la moyenne annuelle en ce qui concerne le Fe (avril : 94 µg/g poids sec) ne s'écarte pas significativement de cette moyenne ; ceci est également vrai pour le Zn dont les maxima enregistrés un peu plus tôt dans l'année (février-mars) ne peuvent être expliqués par la seule présence du phytoplancton.

L'évolution des teneurs en Mn, Pb, Cu et Cd indique des variations annuelles peu marquées (écart-types faibles).

Il nous a paru intéressant, dans une approche écotoxicologique, de comparer les concentrations moyennes annuelles en métaux lourds relevées chez *Ophiothrix fragilis* avec celles relevées dans leur nourriture principale (= matières en suspension). Cette comparaison est présentée tableau 14 et concerne les éléments Fe, Mn, Pb, Cu et Cd.

Les concentrations métalliques au niveau du matériel en suspension sont toujours supérieures à celles rencontrées chez l'ophiure, excepté pour le Cd. Il en résulte des facteurs de concentration inférieurs à 1 pour Fe, Mn, Pb et Cu.

Pour ces quatre éléments, il n'y a donc pas bioconcentration lors du passage du niveau inférieur (M.E.S.) au niveau supérieur (les ophiures) de la chaîne trophique. Pour le Cd au contraire, le facteur de concentration est élevé (3,45).

Tab. 14 : Concentrations moyennes (exprimées en µg/g poids sec) en métaux lourds relevées chez *Ophiothrix fragilis* et au niveau des particules en suspension (M.E.S.) sur le même site de prélèvement à des périodes différentes

Métal	<i>O. fragilis</i> 1987-88	M.E.S.( <sup>1</sup> ) 1987-88	Facteur de concentration	M.E.S.( <sup>2</sup> ) 25.05.89	M.E.S.( <sup>3</sup> ) 27.09.90
Fe	61,6	4012,1	0,02	6253,3	2144,4
Zn	59,6	-	-	-	-
Mn	38,5	121,4	0,32	200	72,9
Pb	23,7	34,8	0,68	560,1	31,1
Cu	4,2	50,9	0,08	273,3	26,5
Cd	3,8	1,1	3,45	0,9	1,9

(1) : moyennes annuelles obtenues sur des échantillons prélevés à la bouteille NISKIN à un mètre du fond

(2) : moyennes obtenues sur l'ensemble des prélèvements réalisés au cours du point fixe du 25.05.89 (15 cm du fond)

(3) : moyennes obtenues sur l'ensemble des prélèvements réalisés au cours du point fixe du 27.09.90 (15 cm du fond)

Les prélèvements des M.E.S. et des métaux associés ont été réalisés en 1987-88 à un mètre du fond sans tenir compte de la situation marégraphique. Nous avons reporté (Tab. 14), à titre indicatif, les moyennes des teneurs en métaux relevées à 15 cm du fond au cours de deux campagnes en point fixe réalisées à des saisons différentes (25.05.89 et 27.09.90). Les chiffres indiquent pour chaque élément des valeurs fluctuantes dans la masse d'eau, en particulier les teneurs en Pb et Cu apparaissent très élevées le 25.05.89 comparativement aux données obtenues le 27.09.90. Quelle que soit la date du prélèvement, les concentrations en Fe, Mn, Pb et Cu sont toujours plus élevées au niveau des M.E.S. ; le Cd est au contraire plus abondant dans les ophiures.

DELABRE (1985) signale que les teneurs métalliques plus élevées dans les organismes que dans le milieu naturel peuvent être le fait d'une incorporation par voie dissoute de ces éléments. Nous avons voulu vérifier cette affirmation en réalisant une contamination expérimentale par du Cd dissous sur un lot d'ophiures. Celles-ci ont été disposées dans de l'eau de mer filtrée contenant 0,5 ppm de CdCl<sub>2</sub> renouvelée tous les trois jours. Les résultats sont les suivants :

Au bout de trois jours d'expérience, la plupart des individus présentent un comportement perturbé avec arrêt de la posture suspensivore et enroulement de leurs bras. Ce comportement est gardé pendant toute la durée de l'expérience soit 12 jours. Les analyses en spectrophotométrie d'absorption atomique de ces ophiures ainsi que de celles provenant d'un lot non contaminé ont donné les résultats suivants :

	Adultes entiers (ppm)	Disques (ppm)	Bras (ppm)
Ophiures contaminées	46 ± 5	38 ± 4	48 ± 4
Ophiures témoin	3,7 ± 0,1	3,5 ± 0,1	3,7 ± 0,03

Les concentrations en Cd dans les ophiures adultes contaminées sont multipliées par un facteur 12 par rapport au témoin. Cette contamination affecte dans la même proportion les disques et les bras des individus.

La contamination des ophiures par le Cd à l'état dissous est donc effective ; cette voie de contamination contribue certainement à augmenter les teneurs de ce métal accumulé par voie trophique chez *Ophiothrix fragilis*, ce qui permet d'expliquer le facteur de concentration élevé observé chez ces organismes.

## 2.2. Comparaison des teneurs métalliques entre la jeune ophiure et l'adulte

Les dosages ont été réalisés dans le but d'évaluer la rapidité de la contamination métallique chez *Ophiothrix fragilis*. Nous avons fixé la taille maximale des jeunes individus échantillonnés à 4 mm (= Ø disque) ; les ophiures ne dépassant pas cette taille

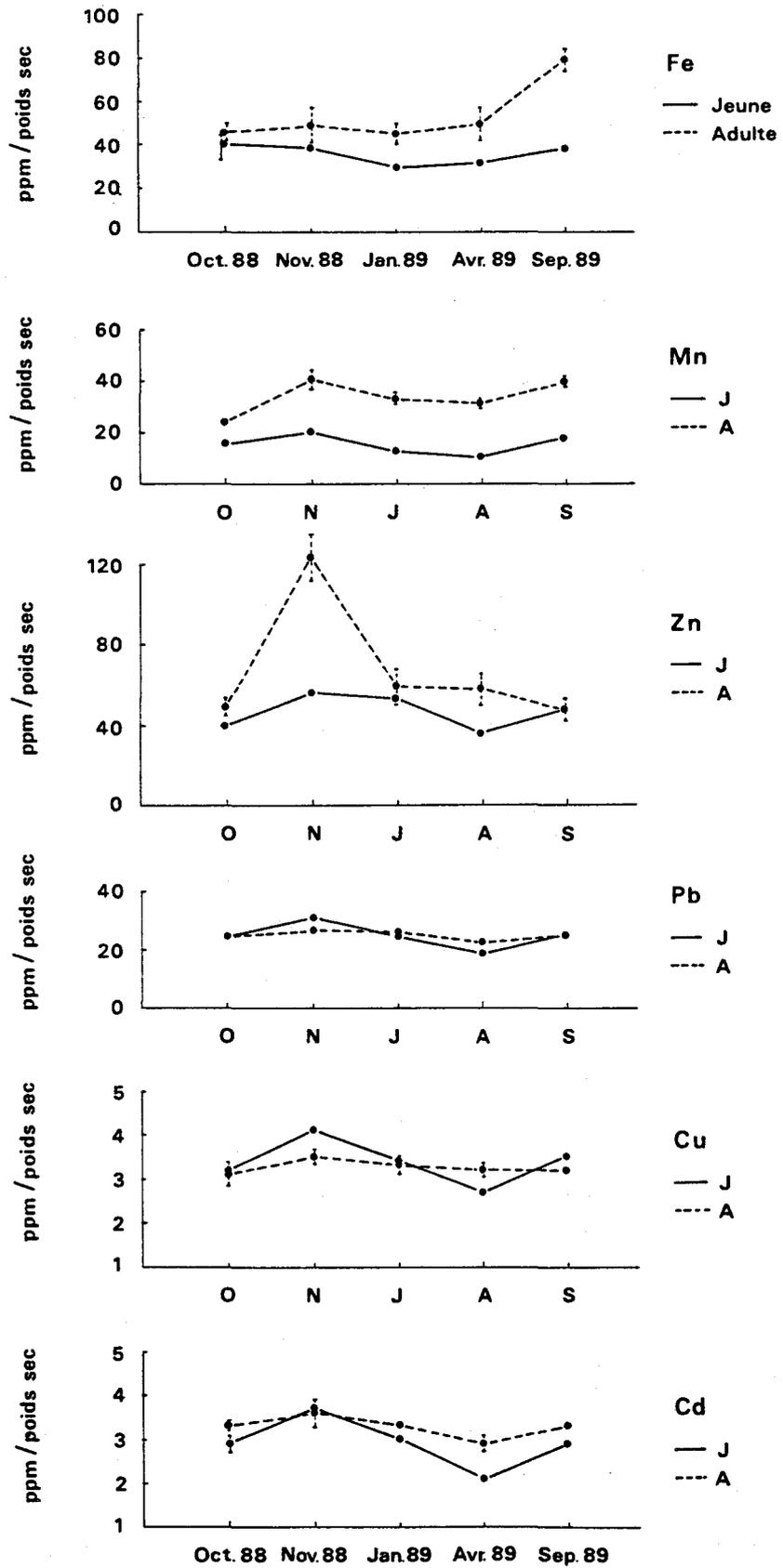


Fig. 54 : Comparaison entre les teneurs métalliques des jeunes ophiures ( $\varnothing$  disque  $\leq$  4 mm) et celles des adultes

présentent un comportement de semi-parasite envers les adultes et n'ont pas encore un contact direct avec le fond.

Le suivi a pu être réalisé pendant cinq mois de l'année, au moment des différents recrutements benthiques de l'espèce (cf. chap. III.5.4.). Les résultats sont exposés figure 54.

On retrouve chez les jeunes individus le cortège des métaux présents chez les adultes. Deux types d'évolution apparaissent :

- Fe, Mn et Zn sont les trois éléments toujours plus abondants chez les adultes excepté en septembre où les teneurs en Zn sont identiques chez les jeunes et les adultes.

Des différences significatives sont apparues entre l'évolution des jeunes et des adultes pour le Fe ( $p < 5\%$ ) et le Mn ( $p < 0,1\%$ ) mais pas pour le Zn. Les différences entre jeunes et adultes sont assez constantes pour le Mn (+ 84% en moyenne chez les adultes), elles le sont un peu moins pour le Fe (minimum en octobre : adultes : + 26% ; maximum en septembre : adultes : + 107 %). Quant au Zn, on note en novembre chez les adultes une valeur plus de deux fois plus élevée (123 ppm) que celles relevées au cours des autres prélèvements (53 ppm en moyenne).

- L'évolution des teneurs en Pb, Cu et Cd présente une allure similaire ; les courbes des jeunes et des adultes sont imbriquées, les différences sont peu marquées.

Chez les adultes, on note une quasi stabilité des valeurs quelle que soit la saison ; en particulier on ne relève pas de différence marquée en avril au moment de la maturation gonadique. Chez les jeunes, les variations sont un peu plus marquées, surtout en ce qui concerne l'évolution du Cu et celle du Cd. Pour ces deux éléments, les teneurs augmentent entre octobre et novembre ; ceci est peut être lié au fait qu'il s'agit de la même cohorte qui grandit et se contamine progressivement.

L'ensemble des résultats montre que, si les jeunes apparaissent moins contaminés en Fe, Mn et Zn, les teneurs en Pb, Cu et Cd sont au contraire très voisines de celles des adultes, ce qui indique une vitesse de contamination rapide par ces éléments toxiques. La contamination des jeunes s'effectue par l'intégration des métaux présents dans la masse d'eau sous forme particulaire ou à l'état dissous ; elle ne peut être due au contact de ces individus avec le fond, ceux-ci étant en permanence sur les adultes.

### 2.3. Sites d'accumulation des contaminants métalliques

Nous avons choisi d'analyser dans un premier temps l'estomac des ophiures, tissu impliqué dans les processus de digestion et d'assimilation. Nous avons ensuite essayé de dégager quel pouvait être le rôle du squelette calcaire dans les bioaccumulations métalliques.

Tab.15 : Eléments détectés par spectrométrie de masse (microsonde ionique) dans l'épithélium digestif d'*Ophiothrix fragilis*. Pour chaque élément on indique uniquement l'isotope majeur repéré par sa masse atomique. Intensités d'émission : LD : limite de détection ; tr : trace ; + :  $10^{-16}$  ; ++ :  $10^{-15}$  ; +++ :  $10^{-14}$

Date des prélèvements	Région digestive analysée	Li <sup>7</sup>	Ag <sup>107</sup>	Cd <sup>114</sup>	In <sup>115</sup>	Sn <sup>120</sup>	Sb <sup>121</sup>	Te <sup>130</sup>	Cs <sup>133</sup>	Ba <sup>138</sup>	La <sup>139</sup>	Ce <sup>140</sup>	Tm <sup>169</sup>	Pb <sup>208</sup>	Bi <sup>209</sup>	U <sup>238</sup>	Pu <sup>239</sup>
18.03.88	poche interradiale	+	++	tr	tr	tr	LD	LD	LD	+	LD	LD	LD	LD	LD	LD	LD
18.04.88	poche interradiale	tr	++	+	+	tr	tr	tr	tr	+	tr	LD	LD	tr	LD	tr	tr
17.05.88	plafond	+	+	+	+	tr	tr	tr	tr	+	tr	tr	LD	tr	LD	tr	tr
	poche interradiale	+	++	++	+	+	+	+	+	+++	tr	tr	tr	tr	LD	tr	tr
	plancher	+	+	+	+	tr	tr	tr	tr	++	tr	LD	LD	tr	LD	tr	tr
06.07.88	plafond	+	+	tr	tr	tr	tr	tr	tr	+	tr	tr	tr	tr	LD	LD	LD
	poche interradiale	tr	tr	tr	tr	tr	tr	LD	LD	+	LD	LD	LD	tr	LD	tr	tr
	plancher	+	+	+	+	+	+	tr	+	++	tr	tr	LD	LD	LD	LD	LD
05.09.88	plafond	tr	+	tr	tr	LD	LD	LD	LD	tr	LD	LD	LD	LD	LD	LD	LD
	poche interradiale	+	+	tr	tr	tr	tr	LD	LD	tr	LD	LD	LD	tr	tr	LD	tr
	plancher	+	+	+	tr	tr	tr	tr	LD	tr	LD	LD	LD	LD	LD	tr	tr
13.10.88	poche interradiale	++	++	++	tr	tr	tr	tr	tr	+	tr	tr	tr	LD	LD	tr	tr
17.11.88	poche interradiale	tr	+	+	+	tr	tr	tr	tr	++	tr	tr	tr	tr	LD	LD	LD
13.12.88	poche interradiale	tr	++	++	+	tr	tr	tr	tr	++	tr	tr	tr	tr	LD	LD	LD

### 2.3.1. Teneur en métaux dans le tissu digestif

Les analyses par spectrophotométrie d'absorption atomique ont indiquées que les ophiures accumulent les contaminants rejetés sur le littoral dans la région. Nous avons voulu dresser une liste plus complète des métaux contenus chez ces organismes, ceci à différentes périodes de l'année.

Les analyses ont été réalisées à la microsonde ionique, méthode dotée d'une grande sensibilité de détection ( $10^{-20}$  g pour un grand nombre d'éléments).

Les résultats obtenus à partir des spectres d'émission ionique sont résumés dans le tableau 15. La liste n'est pas exhaustive ; en particulier Fe, Mn et Cu ne figurent pas dans ce tableau puisqu'ils ont déjà été détectés et quantifiés chez l'ophiure en spectrophotométrie d'absorption atomique.

On constate qu'on détecte 16 isotopes stables de métaux depuis le plus léger (Li) jusqu'aux plus lourds, ainsi que des isotopes radioactifs (U et Pu).

Ces éléments sont présents dans l'estomac quelle que soit la date de prélèvement d'ophiures et quelle que soit la région digestive analysée. Beaucoup d'entre eux sont à la limite du seuil de détection ou sont présents à l'état de traces. C'est le cas notamment de l'étain (Sn), du lanthane (La), du cérium (Ce), du thulium (Tm), du plomb (Pb), du bismuth (Bi), de l'uranium (U) et du plutonium (Pu). D'autres au contraire apparaissent plus abondants ; il s'agit en particulier du lithium (Li), de l'argent (Ag), du cadmium (Cd) et du baryum (Ba).

Le nombre d'éléments bioaccumulés par *Ophiothrix fragilis* est important.

Certains de ces éléments tels que Li et Ba sont toujours présents chez les organismes marins (CHASSARD-BOUCHAUD et coll., 1984 ; CHASSARD-BOUCHAUD, 1985) ; leur accumulation est donc indépendante du biotope et de la zone géographique où évolue l'organisme considéré.

D'autres éléments accumulés dans l'estomac sont caractéristiques des rejets déversés sur le littoral dans la région ; il s'agit essentiellement du Cd et Pb. Ce dernier contaminant est souvent moins abondant que le Cd au sein du tissu digestif.

Enfin, on remarque la présence d'éléments traces (Te, La, Ce, Tm, Bi, U, Pu) ainsi que de l'Ag ; ce dernier contaminant est présent en quantité importante toute l'année quelle que soit la région digestive. Cette dernière catégorie de contaminants ne fait pas partie des rejets industriels déversés à la mer dans la région (CHAUSSEPIED et coll., 1989).

Aucun cycle annuel ne peut être mis en évidence dans l'évolution de ces métaux présents la plupart du temps à l'état de traces.

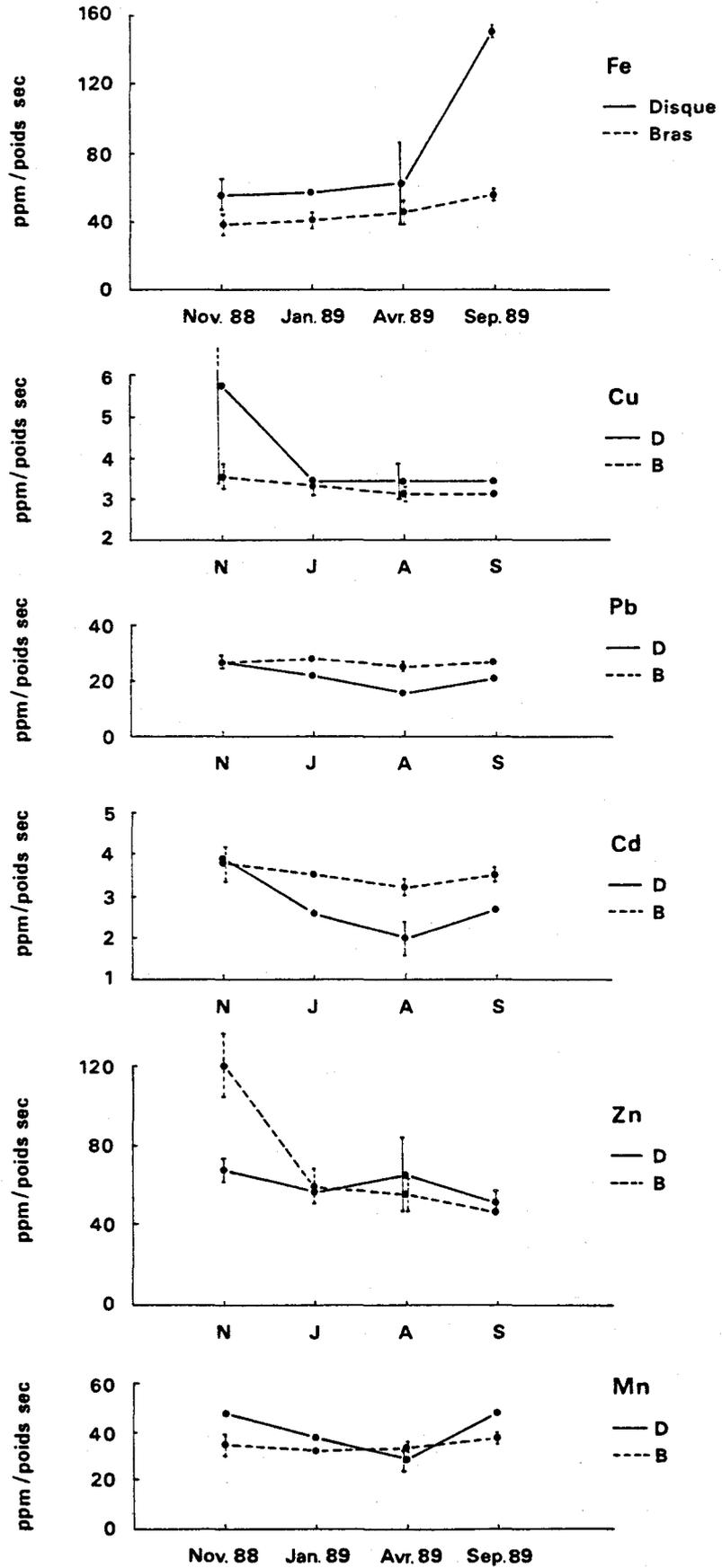


Fig. 55 : Comparaison entre les teneurs métalliques des disques et des bras d'ophiures adultes

La région digestive correspondant à la poche interradiale prélevée le 17.05.88 apparaît plus riche en Ag, Cd, Sn, Sb, Te, Cs et Ba que celles correspondant au plafond et plancher. Cependant, cette bioaccumulation orientée ne se retrouve pas au niveau des prélèvements des 6.07.88 et 5.09.88. Les résultats tendent donc à montrer que la contamination du tissu digestif de l'ophiure est générale.

### 2.3.2. Rôle du squelette calcaire dans la bioaccumulation métallique

Les viscères de l'ophiure sont concentrés au niveau du disque, dans une proportion avec la partie calcaire qui varie suivant l'état gonadique de l'ophiure (Tab. 16). Les bras de ces organismes sont essentiellement constitués de calcaire. Nous avons dosé les contaminants métalliques dans chacune de ces deux parties (disque + bras) afin d'évaluer la participation éventuelle du squelette dans les processus de bioaccumulation.

Tab. 16 : Proportion des tissus organique et calcaire chez des ophiures adultes ( $8 \leq \emptyset$  disque  $< 9$  mm) en relation avec leur développement gonadique (les moyennes ont été réalisées après analyse de 4 individus de chaque sexe ; les écart-types figurent entre parenthèses)

Etat gonadique des ophiures	Région considérée		Poids frais		Poids sec	
			valeur pondérale (g)	% par rapport au poids frais total	valeur pondérale (g)	% par rapport au poids sec total
Stade I	Disques	Tissus charnus	0,01 (0,003)	0,6	0,004 (0,001)	0,5
		Partie calcaire	0,37 (0,10)	22,6	0,17 (0,10)	19,4
	Bras	Partie calcaire	1,26 (0,20)	76,8	0,70 (0,10)	80,1
Stade IV	Disques	Tissus charnus	0,35 (0,07)	18,9	0,10 (0,02)	11,2
		Partie calcaire	0,32 (0,10)	17,1	0,15 (0,05)	17,8
	Bras	Partie calcaire	1,19 (0,26)	64,0	0,61 (0,10)	71,0

Cette étude a été réalisée sur des individus adultes débarrassés de leur contenus stomacaux en novembre 1988, janvier, avril et septembre 1989.

Les résultats obtenus (Fig. 55) indiquent que les disques aussi bien que les bras sont contaminés en Fe, Zn, Mn, Pb, Cu et Cd. Trois types d'évolution peuvent être dégagées :

- L'évolution des teneurs en Fe et Cu indique que ces deux éléments sont plus abondants au niveau des disques. Les écarts les plus importants sont observés en

septembre pour le Fe (valeur disque trois fois plus élevée que celle des bras) et en novembre pour le Cu (valeur disque 1,5 fois plus élevée).

- Les teneurs en Pb et Cd sont toujours plus élevées au niveau des bras, excepté en novembre 1988. A part cette date, les écarts sont relativement constants entre bras et disques pour les autres périodes de l'année.

- Enfin, les courbes indiquant l'évolution du Zn et Mn indiquent des valeurs maximales soit au niveau des disques, soit au niveau des bras selon la saison. Le Zn est plus abondant dans les bras en novembre et janvier ; en avril et septembre, on note une légère dominance de cet élément dans les disques. Le Mn est quant à lui légèrement plus abondant dans les disques toute l'année, excepté en avril.

Quel que soit le métal considéré et la date du prélèvement, il n'existe pas de différence significative entre les teneurs métalliques relevées au niveau des disques et celles relevées au niveau des bras.

Malgré l'augmentation marquée du poids sec des gonades entre les stades gonadiques I et IV (multiplication par un facteur 25 ; Tab. 16), on ne détecte pas d'augmentation des teneurs métalliques dans le disque en avril ; le phénomène d'accumulation corrélatif de la maturation gonadique n'est pas observé chez *Ophiothrix fragilis* ; ce phénomène a déjà été signalé chez un autre filtreur, la moule *Mytilus edulis* et concerne les métaux Fe, Ti et Cr (GOBERT et coll., 1992). Ce résultat chez *Ophiothrix fragilis* reste cependant à confirmer par des analyses réalisées sur la gonade exclusivement.

## E - APPORTS BENTHIQUES ENGENDRES PAR L'ACTIVITE TROPHIQUE DES OPHIURES

### 1. EXCRETION DE L'OPHIURE

Ce chapitre représente un volet important concernant l'impact de la population d'ophiures sur le milieu. Cette action s'exerce à la fois sur le domaine benthique (rejets solides) et sur le domaine pélagique (rejets dissous), compartiments présentant par ailleurs en permanence de nombreux échanges à leur interface.

Nous avons établi (chapitre IV.C) que l'ophiure présente une activité de nutrition fortement corrélée aux conditions hydrologiques du milieu (filtration complètement terminée à  $0,4 \text{ m.s}^{-1}$ ). Nous avons donc tenu compte du facteur courantologique dans nos prélèvements de façon à mettre en évidence une éventuelle périodicité dans l'activité excrétrice de l'ophiure.

Les prélèvements ont été réalisés 1H30 avant et après un même étale. 1H30 avant l'étale représente le moment où se termine l'attitude prostrée des ophiures, ceci par coefficient marégraphique moyen (68) ; 1H30 après l'étale coïncide approximativement avec le moment où la charge stomacale de l'ophiure est maximale.

Les expérimentations n'étant pas réalisables *in situ* en raison, en particulier, du fort hydrodynamisme, elles ont été menées à bord du N/O SEPIA II, immédiatement après le prélèvement.

Après un bilan quantitatif et qualitatif des fèces, nous analyserons les quantités d'ammoniac dissous rejeté en fonction des conditions marégraphique et saisonnière (résultats publiés, DAVOULT et coll., 1991). Les échinodermes sont en effet considérés comme étant ammonotéliques (JANGOUX, 1982 b), mais assez peu d'études ont été réalisées dans ce domaine, notamment chez les ophiures.

#### 1.1. Rejets solides : aspects quantitatif et qualitatif

Les expériences ont été réalisées les 6.09.89, 24.11.89, 15.03.90 et 16.07.90 par des coefficients de marée moyens à faibles (82 max. à 55 min.).

Les ophiures récoltées (200 à 300 individus) ont été disposées dans un bac contenant 15 l. d'eau pendant six heures (eau filtrée du site), puis la totalité des fèces a été recueillie après filtration de l'eau. Les résultats obtenus sont reportés tableau 17.

En novembre 1989, la quantité de fèces rejetés de part et d'autre de l'étale est pratiquement identique, ce qui est en contradiction avec les données concernant l'évolution des contenus stomacaux (cf. chapitre IV.D.I).

Les chiffres obtenus en mars 1990 indiquent au contraire un accroissement net de la quantité rejetée lorsque les ophiures sont prélevées 1H30 après l'étale. Le poids des fèces relevé est en effet multiplié par 2 environ.

Tab. 17 : Excrétion solide chez *Ophiothrix fragilis* : quantité et qualité des excréments recueillis sur les filtres après 6 heures d'expérience

Date et moment du prélèvement		Nombre d'individus	Quantité excréments recueillis	Qualité excréments recueillis						
			Valeur pondérale (mg poids sec ind <sup>-1</sup> )	C.O.P. (µg.ind <sup>-1</sup> )	N.O.P. (µg.ind <sup>-1</sup> )	Fe (ppm)	Mn (ppm)	Pb (ppm)	Cu (ppm)	Cd (ppm)
06.09.89	Etale + 1h30	160	2,97	-	-	4781	259	382	85	1,2
24.11.89	Etale - 1h30	498	0,42	-	-	7080	283	123	110	1,7
	Etale + 1h30	502	0,41	-	-	8002	323	74	65	1,6
15.03.90	Etale - 1h30	136	4,73	123,5	10,5	3479	109	173	93	2,4
	Etale + 1h30	200	10,29	158,5	20,4	4130	153	178	102	2,5
16.07.90	Etale + 1h30	174	7,05	-	-	4659	128	53	15	2,2

Si l'on considère maintenant l'évolution saisonnière de ce paramètre (prélèvement 1H30 après étale, Fig. 56), il apparaît que la valeur minimale est atteinte en novembre (0,41 mg ind<sup>-1</sup>) et la valeur maximale en mars (10,29 mg ind<sup>-1</sup>). En juillet, la quantité excrétée malgré une légère chute reste toujours élevée (> à 7 mg ind<sup>-1</sup>). Du fait de la forte disponibilité de nourriture pendant la période printanière, on peut supposer que l'excrétion chez *Ophiothrix fragilis* reste élevée entre mars et juillet.

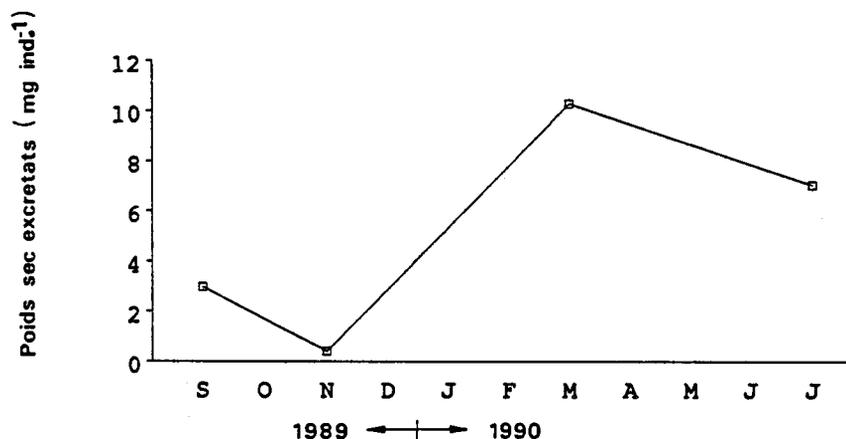


Fig. 56 : Evolution saisonnière de la quantité de fèces rejetés en 6 heures par des ophiures prélevées 1H30 après l'étale

Rappelons que ces résultats ont été obtenus à partir d'ophiures prélevées à la drague et sont probablement un peu sous-évalués.

La qualité de ces fèces (fraction organique particulaire et teneur en métaux) a également été étudiée et figure dans le tableau 17.

Les quantités de C.O.P. et N.O.P. exprimées en  $\mu\text{g. ind.}^{-1}$  n'ont été calculées que pour les prélèvements du 15.03.90 : la valeur de N.O.P. obtenue pour la seconde expérience (1h30 après l'étale) est deux fois plus élevée que celle relevée au cours de la première expérience ; le C.O.P. quant à lui évolue relativement peu. Ces résultats impliquent des rapports C/N différents :

$$C / N (\text{étale} - 1\text{h}30) = 11,8$$

$$C / N (\text{étale} + 1\text{h}30) = 7,8$$

D'après MAILLARD-QUISTHOUDT (1988), un rapport C/N de 11,8 caractérise la matière organique inerte ; la valeur de 7,8 pour ce même rapport est intermédiaire à celles caractérisant le phytoplancton (C/N  $\approx$  5,6) et la matière organique inerte (C/N > 10,0).

Il semble donc que les fèces récoltés lors de la seconde expérience (étales + 1h30) contiennent une quantité plus importante de phytoplancton en bon état que les fèces récupérés au cours de la première expérience (étales - 1h30) ; ceci est peut être l'indication d'une digestion incomplète du contenu stomacal lorsque celui-ci est important (1h30 après l'étales représente approximativement le moment où la charge stomacale est maximale).

Les résultats des analyses des métaux contenus dans ces fèces (Fe, Mn, Pb, Cu et Cd) figurent dans le tableau 17.

On retrouve au niveau des teneurs métalliques le phénomène de décroissance déjà observé pour le dosage des ophiures (cf. chap. IV.D.II) :

$$\text{Fe} > \text{Mn} > \text{Pb} > \text{Cu} > \text{Cd}$$

avec cependant deux exceptions les 6.09.89 et 15.03.90 (étales - 1h30) où les teneurs en Pb sont supérieures à celles du Mn.

Les teneurs de ces différents métaux dans les fèces fluctuent selon les saisons ; l'exemple le plus marquant est celui du Pb, élément dont les teneurs sont 7 fois plus élevées le 6.09.89 que le 16.07.90. L'abondance des métaux dans les fèces varie également suivant le moment du prélèvement des ophiures ; c'est le cas en particulier du Fe et Mn, éléments plus abondants dans les fèces les 24.11.89 et 15.03.90 lorsque les prélèvements d'ophiures ont été réalisés 1h30 après l'étales. Ces larges variations d'abondance des teneurs métalliques sont à relier avec celles observées dans la nourriture de l'ophiure au cours du cycle marégraphique (cf. points fixes, chap. IV.C).

## 1.2. Rejets dissous ammoniacés

### 1.2.1. Variations du taux d'excrétion sur un cycle de marée

La plupart de ces expériences ont été réalisées en parallèle avec celles concernant l'excrétion solide décrite précédemment. Les dates sont les suivantes :

Date	Coefficient
06.07.1989	80
06.09.1989	62
24.11.1989	58
15.03.1990	82

Nous avons réalisé les prélèvements d'ophiures aux mêmes moments que ceux effectués pour l'excrétion solide, à savoir : un dragage 1h30 avant un étale puis un second dragage 1h30 après ce même étale. Les deux lots d'ophiures issus de ces prélèvements (environ 600 individus) ont été placés chacun dans 10 litres d'eau pendant 6 à 8 heures. L'eau des bacs a été échantillonnée toutes les demi-heures afin de suivre l'évolution de la quantité d'ammoniac rejetée. Un bac témoin a également été échantillonné de la même façon ; les concentrations en  $\text{NH}_4^+$  dissous dans ce bac témoin sont restées très faibles ( $< 3 \mu\text{g N l}^{-1}$ ) et ont peu évoluées pendant la durée de toutes les expériences, traduisant ainsi l'absence de contamination accidentelle.

Les résultats sont exposés figure 57. Quelle que soit l'expérience, la quantité d'ammoniac exprimée en  $\mu\text{g N ind}^{-1}$  croît régulièrement en fonction du temps et traduit le phénomène de digestion chez l'ophiure. Cette digestion est détectée même lorsque les prélèvements d'ophiures ont lieu 1h30 avant l'étale ce qui indique que leurs estomacs ne sont pas vides au moment du prélèvement ; ces résultats sont en accord avec ceux concernant l'évolution de la charge stomacale et des rejets solides des ophiures (cf. chap. IV.D.I et IV.E.I.1).

Pour chacune des expériences, nous avons calculé la meilleure régression ; il s'agit dans tous les cas d'une régression linéaire. Les équations des différentes droites sont indiquées figure 57. Il apparaît que les pentes des droites correspondant aux premières expériences (1h30 avant l'étale) sont toujours plus faibles que celles des droites correspondant aux secondes expériences (1h30 après l'étale) ; ces pentes plus élevées traduisent une plus forte quantité d'ammoniac rejetée, donc la présence d'une charge stomacale importante chez l'ophiure 1h30 après l'étale ; ceci confirme l'effet d'accumulation de nourriture après la période de filtration de ces organismes.

Un test-t de Student a permis de relever l'existence de différences significatives entre la pente de ces deux droites (= taux de  $\text{NH}_4^+$  excrété) pour les mois de septembre 1989 ( $\Delta\text{NH}_4^+ = 0,2 \mu\text{g N ind}^{-1}$  ;  $p < 1 \%$ ) et mars 1990 ( $\Delta\text{NH}_4^+ = 0,3 \mu\text{g N ind}^{-1}$  ;  $p < 0,1 \%$ ) ; les différences observées entre les deux taux d'excrétion en juillet et novembre 1989 ne sont pas significatives.

### 1.2.2. Variations du taux d'excrétion en relation avec la saison

Nous avons reporté sur la figure 58 les résultats des quatre expériences précédentes correspondant aux prélèvements réalisés 1h30 après l'étale ; nous avons associé à ces résultats deux autres expériences réalisées les 3.05.89 (coef. 91) et 14.06.89 (coef. 47) au même moment du cycle marégraphique. Les caractéristiques des six droites sont représentées dans le tableau 18.

Les six droites ont chacune des pentes différentes. La pente minimale est obtenue en novembre (0,012), la pente maximale est observée en juin (0,032).

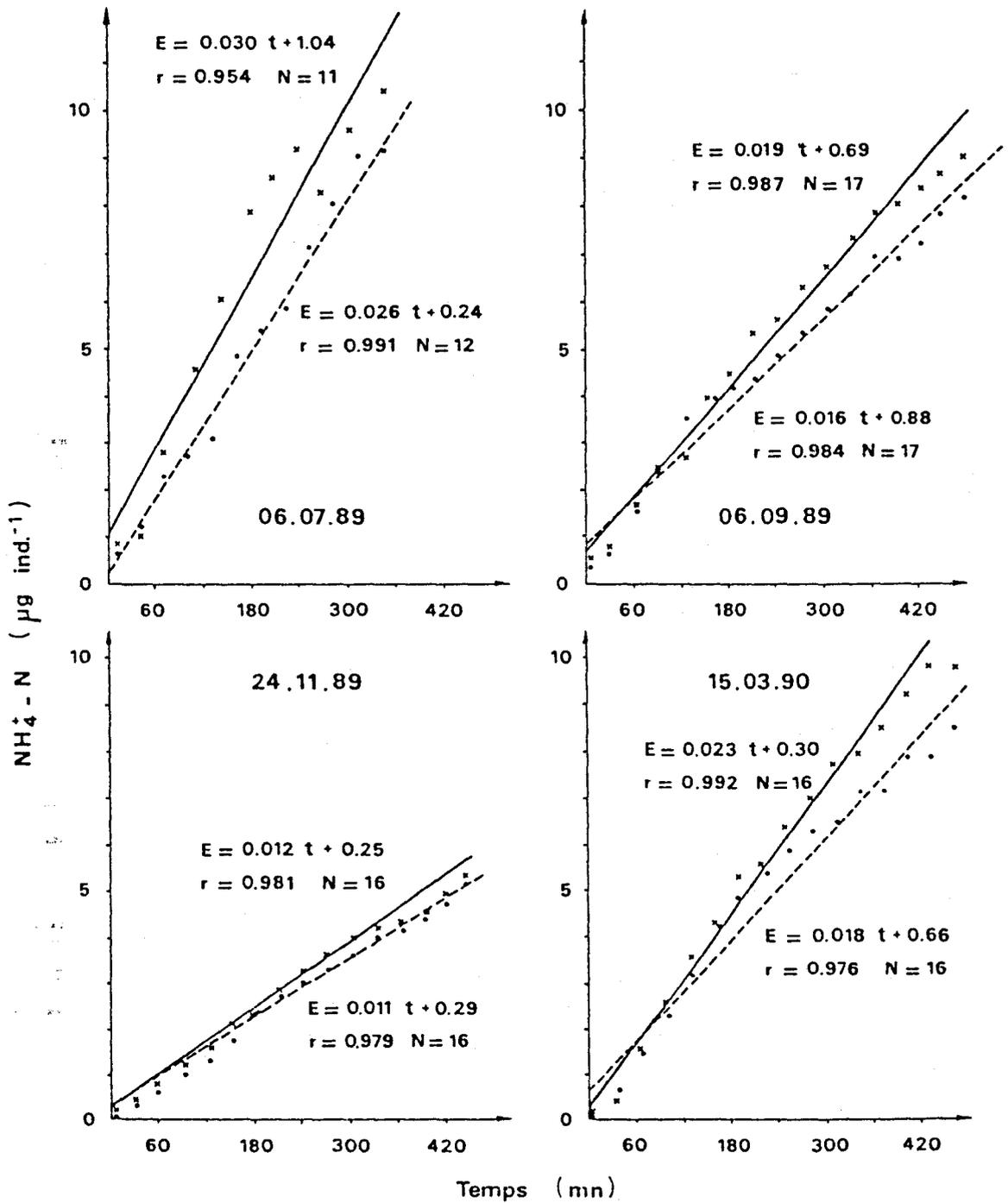


Fig. 57 : Excrétion ammoniacée (E :  $\mu\text{g N ind}^{-1}$  ; t : mn) mesurée pendant 7 heures chez des ophiures prélevées 1H30 avant (-) et après (x) l'étape (d'après DAVOULT et coll., 1991)

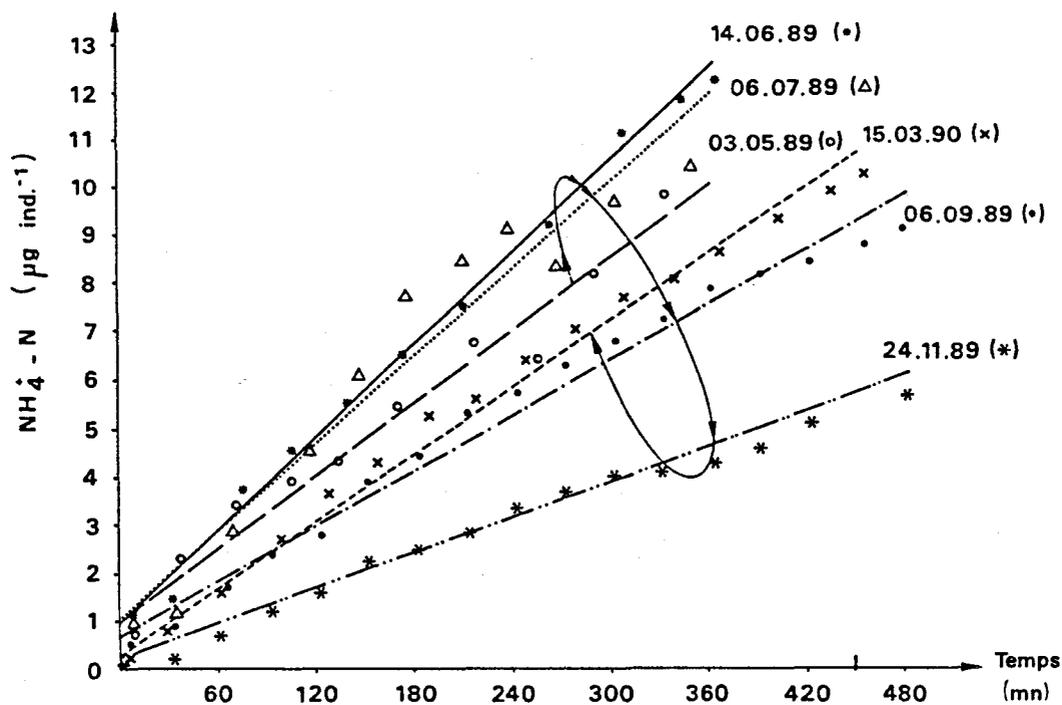


Fig. 58 : Evolution saisonnière de l'excrétion ammoniacuée chez des ophiures prélevées 1H30 après l'été (d'après DAVOULT et coll., 1991)

Date	Nombre d'individus	Durée de l'expérience	Equations (E : $\mu\text{g N ind}^{-1}$ )	Coefficient de corrélation	Nombre de mesures
03.05.89	665	6h00	$E = 0,025 t + 0,98$	$r = 0,981$ $p < 0,1 \%$	10
14.06.89	524	6h20	$E = 0,032 t + 0,93$	$r = 0,996$ $p < 0,1 \%$	11
06.07.89	561	6h00	$E = 0,030 t + 1,04$	$r = 0,954$ $p < 0,1 \%$	11
06.09.89	617	8h05	$E = 0,019 t + 0,69$	$r = 0,987$ $p < 0,1 \%$	17
24.11.89	510	8h05	$E = 0,012 t + 0,25$	$r = 0,981$ $p < 0,1 \%$	16
15.03.90	575	7h50	$E = 0,023 t + 0,30$	$r = 0,992$ $p < 0,1 \%$	16

Tab. 18 : Excrétion ammoniacuée chez *Ophiothrix fragilis* : conditions expérimentales et équations linéaires en fonction du temps t (mn) (d'après DAVOULT et coll., 1991)

L'évolution du taux d'excrétion de  $\text{NH}_4^+$  fait apparaître l'existence d'un cycle annuel : ce taux augmente rapidement de mai à juin puis entame une décroissance lente en été, qui s'accroît par la suite pour arriver au minimum observé en novembre.

Des différences significatives concernant les taux d'excrétion ont été relevées entre les expériences de mai et juin ( $p < 0,1\%$ ), juillet et septembre ( $p < 0,1\%$ ), septembre et novembre ( $p < 0,1\%$ ) ainsi que novembre et mars ( $p < 0,01\%$ ).

L'évolution saisonnière du taux d'excrétion ammoniacquée par individu (Fig. 59) présente les mêmes phases de variation que celles décrites pour l'excrétion des rejets solides : le minimum est relevé en novembre ( $0,72 \mu\text{g N ind}^{-1} \text{h}^{-1}$ ), les valeurs croissent ensuite pour atteindre leur maximum en juin ( $1,92 \mu\text{g N ind}^{-1} \text{h}^{-1}$ ).

Les taux élevés au printemps correspondent à la forte disponibilité de nourriture à cette période ("bloom" phytoplanctonique). La diminution du taux d'excrétion en automne semble également consécutive à la baisse de la charge en matériel nutritif. Il est probable que le taux minimal d'excrétion soit atteint en hiver, période particulièrement défavorable en ce qui concerne la charge nutritive contenue dans la masse d'eau ; des expériences réalisées en janvier ou février restent à faire pour confirmer cette hypothèse.

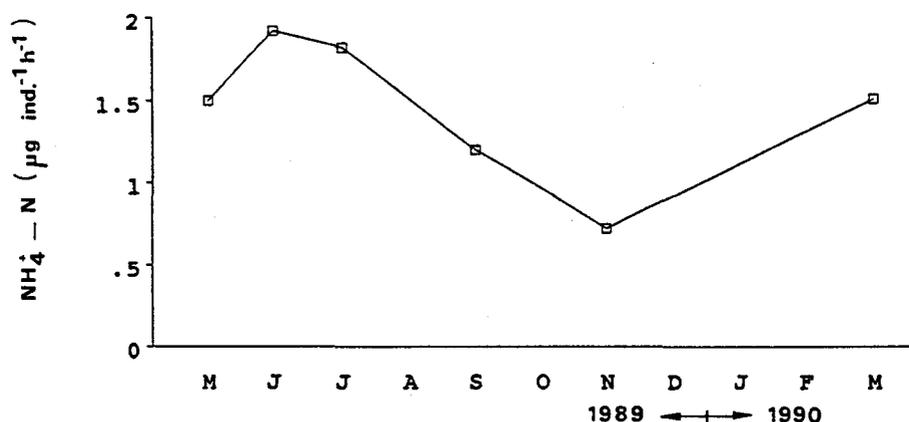


Fig. 59 : Evolution saisonnière du taux d'excrétion ammoniacquée chez *Ophiothrix fragilis* (d'après DAVOULT et coll., 1991)

### 1.2.3. Expériences complémentaires effectuées en laboratoire

Le but de ces expériences a été double : il s'agissait de vérifier si le stress causé aux ophiures à la suite du prélèvement (drague) avait une influence au niveau de leur excrétion. Nous avons également voulu apprécier l'impact d'un jeûne expérimental sur le taux d'excrétion d'ophiures soumises à ce traitement ; il a en effet été démontré que chez l'oursin *Strongylocentrotus droebachiensis* (EMERSON, 1969) et l'étoile de mer *Luidia*

*clathrata* (DIEHL & LAWRENCE, 1979), le jeûne provoque une augmentation marquée de cette fonction excrétrice.

- Dans une première expérience, nous avons nourri des ophiures en aquarium deux fois par jour avec une suspension de diatomées (*Skeletonema costatum*) pendant toute la durée allant du jour du prélèvement par dragage au jour de l'expérience. Cette période d'une semaine environ a permis aux ophiures de s'adapter aux nouvelles conditions et d'être ainsi dans un état physiologique correct au moment de l'expérimentation.

Celle-ci s'est déroulée pendant 6h30 dans les mêmes conditions que celles observées au cours des expériences réalisées à bord du SEPIA II (cf. paragraphe 2.1 de ce même chapitre). L'équation linéaire obtenue est la suivante :

$$E = 0,033 t - 1,77 \quad (r = 0,993 ; N = 13 ; p < 0,1 \%)$$

La pente de cette droite est du même ordre de grandeur que celles relevées au cours des expérimentations précédentes indiquées Tab. 18 (légèrement supérieure à celle de juin). Il semble donc que le mode de prélèvement, pourtant brutal, n'exerce pas d'influence marquée au niveau de la physiologie de l'excrétion de l'ophiure.

- Avant d'entreprendre les expériences à la suite d'un jeûne expérimental, nous nous sommes intéressés au comportement de l'ophiure soumise à un tel traitement : des individus évoluant dans une eau filtrée (absence de nourriture) commencent à présenter des troubles du comportement à partir de 3 à 4 jours (attitude prostrée et enroulement de l'extrémité des bras). Au bout de 6 à 7 jours, on remarque une perte des piquants brachiaux, puis une perte progressive des bras qui se détachent par morceaux. Enfin, ces individus meurent au bout d'une quinzaine de jours.

Nous avons donc choisi d'effectuer nos expériences après un jeûne de deux jours (comportement normal de l'ophiure) et après un jeûne de neuf jours (début des troubles comportementaux avec probables altérations de certaines fonctions physiologiques de l'individu).

Ces deux expériences, menées pendant 8 heures, ont été reportées figure 60. Nous avons également, à titre de comparaison, représenté sur cette figure la moyenne des six droites traduisant les variations saisonnières de l'excrétion ammoniacquée.

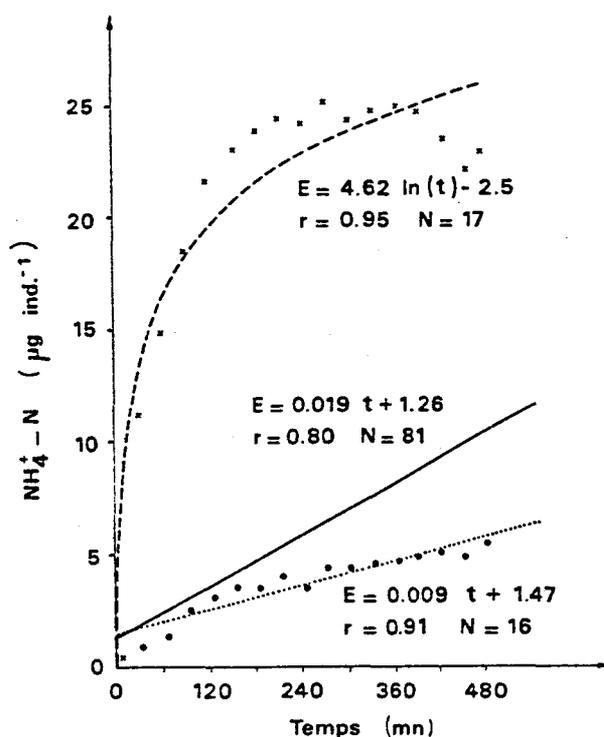


Fig. 60 : Excrétion ammoniacquée chez des ophiures soumises à un jeûne expérimental de 2 jours (·) et de 9 jours (x) ; la droite en trait continu représente la moyenne annuelle des résultats obtenus Fig. 58 (d'après DAVOULT et coll., 1991)

Dans le cas d'un jeûne de deux jours, la régression linéaire aboutit à l'équation suivante :

$$E = 0,009 t + 1,47 \quad (r = 0,91 ; N = 17 ; p < 0,1 \%)$$

La faible pente obtenue indique un taux d'excrétion de  $\text{NH}_4^+$  inférieur aux valeurs les plus basses obtenues *in situ* (en automne).

Après un jeûne prolongé de neuf jours, l'évolution de la teneur en  $\text{NH}_4^+$  dans le bac d'expérimentation présente une allure exponentielle ; la meilleure régression est ici logarithmique :

$$E = 4,62 \ln t - 2,5 \quad (r = 0,95 ; N = 17 ; p < 0,1 \%)$$

La courbe obtenue est tout à fait particulière et présente deux parties : pendant les trois premières heures environ l'excrétion croît de façon extrêmement rapide et dépasse largement les valeurs obtenues *in situ* (même au printemps) ainsi que celle obtenue après nutrition expérimentale. La deuxième partie de la courbe correspondant à une stagnation du taux d'excrétion peut être due à une inhibition causée par l'augmentation importante de  $\text{NH}_4^+$  dans le bac d'expérimentation ( $> 1 \text{ mg N l}^{-1}$  après 3 heures).

Ces résultats confirment ceux obtenus chez d'autres échinodermes ; l'excrétion varie selon la nutrition de l'individu. Un jeûne de courte durée provoque une excrétion limitée mais l'augmentation de la durée du jeûne expérimental engendre une excrétion particulièrement élevée. Cette réaction pourrait être, selon DIEHL & LAWRENCE (1979), une conséquence du catabolisme des tissus de l'ophiure ; le comportement anormal de l'ophiure après 9 jours de jeûne appuie cette hypothèse.

## 2. INFLUENCE DE L'ACTIVITE SUSPENSIVORE DES OPHIURES SUR LA DECANTATION DES PARTICULES EN TRANSIT DANS L'EAU

*In situ*, les bras levés des ophiures en attitude suspensivore forment un obstacle à l'écoulement de l'eau et engendrent un ralentissement du courant sur une hauteur de 2 à 3 cm environ. Il en résulte une décantation des particules, phénomène que nous avons essayé de quantifier *in situ* à l'aide de deux dispositifs installés sur le fond en plongée au cours d'un étale puis récupérés à l'étale suivant (cf. description chap. II.1.3). Les fonds des deux dispositifs contenant les particules décantées + environ 10 litres d'eau ont été mis chacun dans une boîte étanche avant d'être remontés en surface.

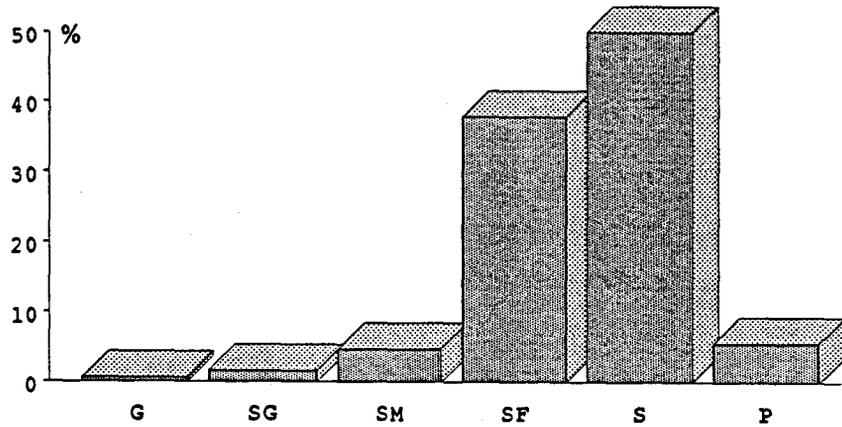
Quatre tentatives ont été réalisées par coefficients faibles (< 60) en été et à l'automne, périodes où les eaux sont en général peu turbides ce qui facilite le travail en plongée. Malgré ces relatives bonnes conditions, trois opérations se sont soldées par un échec relatif, soit parce que les dispositifs n'étaient pas suffisamment bien maintenus sur le fond, soit à cause de la difficulté de récupérer les dépôts sans provoquer de remises en suspension artificielles dans le milieu.

Une seule expérience a été réussie, le 14.10.91. Du fait du faible coefficient (41), les ophiures ont pu filtrer pendant la durée maximale (environ 5H30) entre les deux étales successifs. Le matériel récupéré dans le fond du dispositif contenant les ophiures et dans le fond du dispositif témoin est constitué de sédiment et de matières plus fines en suspension dans l'eau ; ces deux fractions ont été quantifiées et analysées :

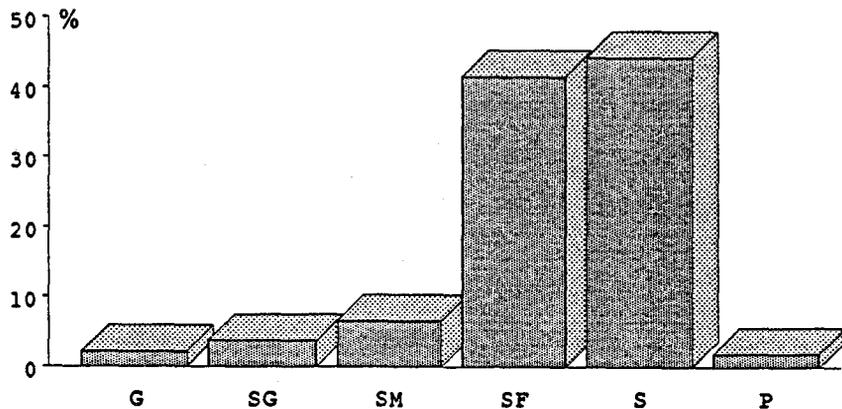
La quantité de sédiment récupéré dans les deux dispositifs est assez voisine (piège à ophiures : 65,4 g ; piège témoin : 71,1 g). Les caractéristiques granulométriques de ce sédiment (Fig. 61) indiquent qu'il existe deux fractions majoritaires : les sables fins et les sablons. Le total de ces deux fractions est dans les deux cas toujours supérieur à 85 % de la valeur pondérale totale de l'échantillon. La proportion de ces deux fractions est sensiblement la même dans le bac témoin, les sablons dominant légèrement dans le bac expérience. Les fractions graviers + sables grossiers + sables moyens restent peu importantes (total expérience = 7 % ; total témoin = 12 %).

Il apparaît donc ici que la présence du filet nécessaire à l'enclavement des ophiures (vide de maille : 5 mm) cause un ralentissement du courant suffisant pour

### Piège à ophiures

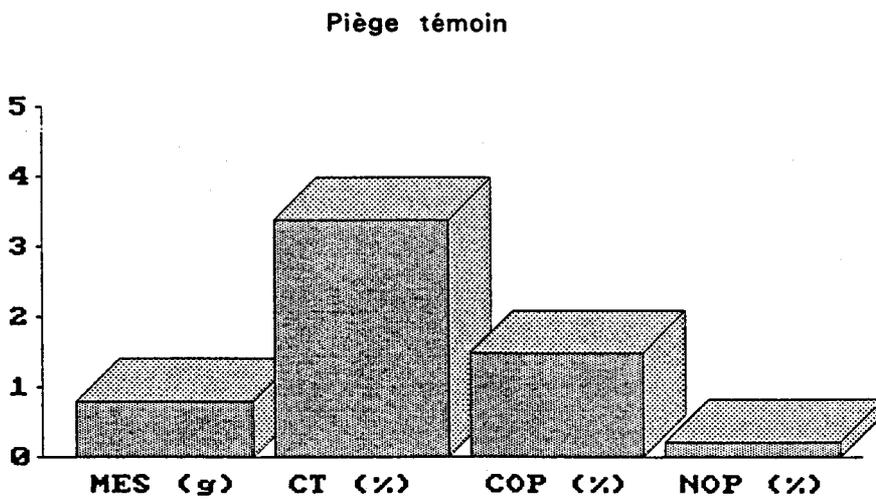
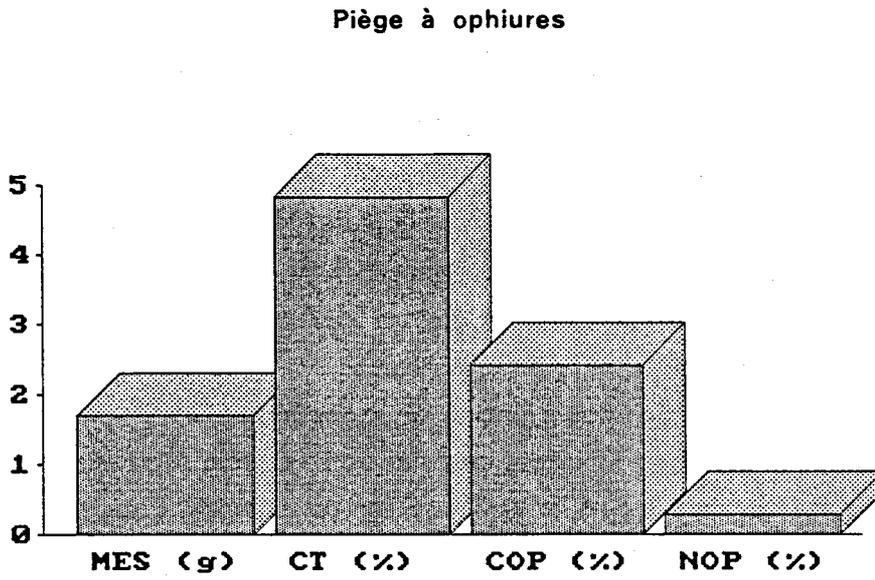


### Piège témoin



P : Pelites                      SM : Sables moyens  
S : Sablons                      SG : Sables grossiers  
SF : Sables fins                G : Graviers

Fig. 61 : Analyse granulométrique réalisée sur le sédiment recueilli en plongée le 14.10.91 dans les deux dispositifs utilisés pour évaluer la décantation de particules causée par l'activité suspensivore des ophiures (les histogrammes expriment les fréquences pondérales pour chacune des fractions granulométriques)



**Fig. 62 : Quantité et nature du matériel en suspension recueilli en plongée le 14.10.91 dans les deux dispositifs utilisés pour évaluer la décantation de particules causée par l'activité suspensivore des ophiures**

provoquer la décantation des particules minérales circulantes de taille comprise entre 0,2 et 0,4 mm (sables fins) et entre 0,050 et 0,160 mm (sablons).

Cependant, la quantité de matières en suspension récupérée est environ deux fois plus importante dans le dispositif contenant les ophiures (Fig. 62). Le poids sec obtenu grâce à l'activité des ophiures (0,9 g pour une surface de 0,25 m<sup>2</sup>) permet d'évaluer les dépôts à 3,6 g.m<sup>-2</sup>. Cette valeur pondérale est toutefois à modérer dans la mesure où la densité des ophiures soumises à l'expérience était légèrement supérieure à celle observée en milieu naturel. Si on considère une densité moyenne de 1500 ind.m<sup>-2</sup>, ce chiffre est de 2,2 g.m<sup>-2</sup> ce qui reste considérable.

Le matériel recueilli dans le dispositif contenant les ophiures est environ 1,5 fois plus chargé en C et N que ne l'est le matériel issu du bac témoin (Fig. 62). Cet enrichissement peut être expliqué par la décantation d'un matériel de nature particulière, plus léger, sous l'action suspensivore des ophiures ; ceci est appuyé par le fait que cette activité a été de longue durée compte tenu du faible coefficient.

Il faut cependant signaler qu'une probable activité excrétrice des ophiures pendant la période d'expérimentation ( $\approx$  6 heures) participe certainement à augmenter la fraction solide en suspension (désagrégation des boulettes fécales).

Ces résultats n'ont malheureusement pas pu être confirmés par des expériences supplémentaires.

## F - DISCUSSION

L'analyse des caractéristiques hydrologiques le long d'une radiale côte-large à différentes périodes de l'année ainsi que les diverses observations relevées sur le comportement de l'ophiure *Ophiothrix fragilis* ont permis de mieux cerner les facteurs responsables de l'implantation d'une population dense d'ophiures au large du Cap Gris-Nez.

Une des caractéristiques hydrologiques de la zone du détroit du Pas-de-Calais est l'existence d'une masse d'eau côtière bien individualisée par rapport à l'eau du large.

Ce phénomène hydrologique engendré par l'existence de courants alternatifs et parallèles à la côte se matérialise par une décroissance de tous les paramètres de la côte vers le large. Cette diminution est plus ou moins importante selon la saison et les conditions marégraphiques (la décroissance minimale entre les stations 2 et 12 de la radiale a été relevée pour la Chl.*a* en avril 1990, au moment du "bloom" phytoplanctonique : - 35 %).

QUISTHOUDT et coll. (1987) ont montré que ce gradient côte-large était également présent à d'autres périodes de l'année.

Cette bande d'eau côtière permanente ("fleuve côtier", BRYLINSKI et coll., 1988) dont la largeur varie entre 3 et 5 milles selon le coefficient de marée, présente également une salinité moindre et des teneurs en polluants plus élevées que l'eau du large ; elle est constamment entretenue par les apports fluviaux qui s'échelonnent entre la baie de Seine et le Pas-de-Calais (BRYLINSKI et coll., 1991).

Les conditions météorologiques ont une influence prépondérante sur le gradient côte-large : les fortes précipitations alimentent la zone côtière en apports telluriques et accentuent ce gradient ; les vents d'Ouest freinent la dispersion vers le large de ces eaux turbides en les maintenant sur une frange côtière d'environ 4 milles (jusqu'au point 6 du transect) ; les vents d'Est au contraire favorisent la dispersion du matériel côtier en suspension vers le large.

Soulignons également l'importance du coefficient marégraphique sur la charge en matières en suspension (remise en suspension à partir du fond lors des reprises de courant).

Dans cette évolution côte-large, la zone à partir de laquelle l'évolution des différents paramètres est beaucoup moins marquée vers le large se situe approximativement au point 6. C'est à cette station que le rapport C.O.P./M.E.S. est le plus élevé et que DAVOULT (com. pers.) a relevé le maximum d'abondance des ophiures (Fig. 63).

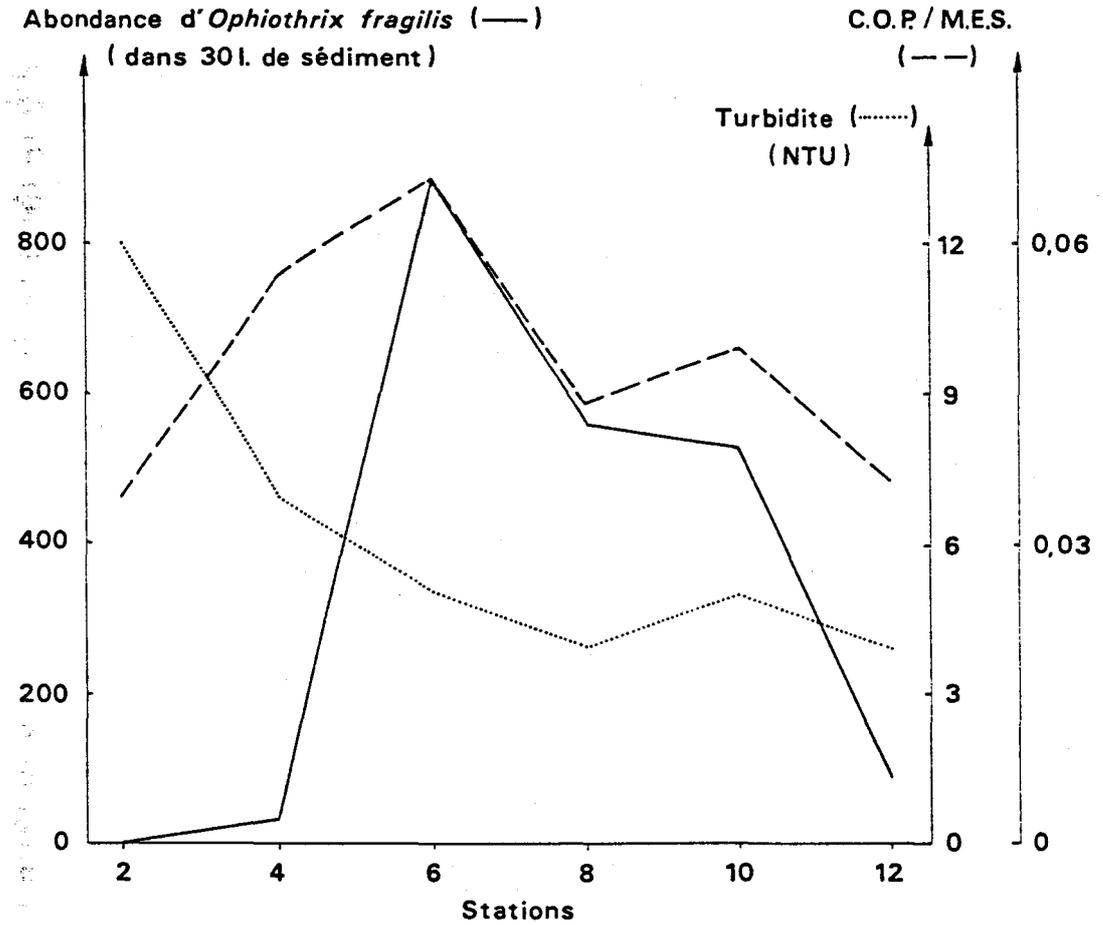


Fig. 63 : Variations spatiales de l'abondance d'*Ophiothrix fragilis* (d'après DAVOULT, inédit) en relation avec les variations de la turbidité et du rapport C.O.P./M.E.S. en début de printemps 1990 au large du Cap Gris-Nez

La zone côtière est caractérisée par une charge particulaire minérale élevée ; la zone du large quant à elle se caractérise par des teneurs plus faibles en substances nutritives. Il semble que la répartition d'*Ophiothrix fragilis* soit gouvernée en partie par ces deux facteurs et soumise aux influences climatique et marégraphique, l'équilibre optimal pour l'ophiure se situant au voisinage de la station 6. Les ophiures semblent donc choisir la qualité du matériel présent dans l'eau plutôt que la quantité. Cet équilibre entre matières organiques et minérales varie selon les espèces ; on peut notamment citer l'exemple d'*Alcyonium digitatum*, autre suspensivore dont l'abondance maximale a été relevée à la station 4 du même transect en mars 1990 (com. pers. DAVOULT).

D'autres facteurs ont également une influence marquée sur la répartition des bancs d'ophiures. Parmi eux, la nature du substrat joue un rôle essentiel, l'espèce étant présente dans la région uniquement sur des fonds plats caillouteux. Elle évite les zones sableuses, ce qui confirme les observations de CABIOCH (1968) ; elle évite également les zones chargées en pelites. Nous avons en effet montré dans une étude antérieure (DAVOULT et coll., 1990 b) que l'espèce disparaissait complètement d'un sédiment comprenant plus de 1 % de pelites (grain < 0,065 mm). Ceci limite l'extension de la population non seulement à la côte mais aussi dans la partie Sud de la Mer du Nord française, là où le gradient d'affaiblissement du courant provoque un envasement progressif de la zone (DAVOULT et coll., 1988). Les observations vidéo sous-marines ont confirmé que les ophiures colonisent préférentiellement les cailloutis "propres" sur lesquels elles se dressent. La profondeur semble être également un facteur limitant de répartition, l'espèce étant particulièrement bien représentée dans la zone des 25-45 mètres.

Les facteurs du milieu régissant l'installation de grands bancs d'ophiures sont donc multiples ; cependant il existe dans la région de petites populations d'ophiures installées dans des conditions environnementales tout à fait particulières, notamment sur les parois des épaves ainsi qu'en zone intertidale où les individus s'abritent sous les pierres et algues environnantes. WARNER (1971) signale même l'existence d'une population d'ophiures sur des fonds de graviers envasés près de Plymouth et dans la région, RICHARD (com. pers.) a observé *Ophiothrix fragilis* sur des fonds envasés proches d'épaves au large d'Ambleteuse (15 m) et en baie de Wissant (7 m).

Le développement et le maintien de populations d'ophiures dans des biotopes où les conditions ne sont à priori pas favorables traduit une certaine faculté d'adaptation de l'ophiure. Ceci, associé à un comportement suspensivore efficace et à une panoplie assez large des méthodes employées pour la nutrition favorise certainement sa large distribution dans la région.

Malgré la grande variabilité des conditions environnantes, la stabilité des bancs à *Ophiothrix fragilis* dans la région est reconnue. Cependant, les dragages ont permis de déceler de nettes variations d'abondance au sein de ces bancs.

Ces fluctuations ont également été remarquées par VEVERS (1952) qui signale des extensions et des régressions à la périphérie de bancs permanents dans la région de Plymouth. WARNER (1970) met également en évidence dans la même zone des variations rapides des limites d'un banc à ophiures à six jours d'intervalle. ALLAIN (1974) a étudié la structure d'une autre population dans le golfe normanno-breton et a constaté que les ophiures situées à la périphérie de ce banc sont de plus petite taille que celles prélevées au milieu du banc. Ceci n'a pas été démontré dans la région, l'évolution spatiale de la biométrie des ophiures n'ayant pas été étudiée.

Les fluctuations relevées au sein de la population d'ophiures sont donc générées par les variations des conditions du milieu naturel ; elles le sont aussi probablement par l'action de facteurs anthropiques. HOLME (1984) rapporte en effet que les engins de pêche (dragues, chaluts) sont susceptibles de provoquer des coupures dans les bancs d'ophiures. Signalons enfin que l'installation et le développement de petits îlots d'ophiures sont favorisés par la rareté des prédateurs d'*Ophiothrix fragilis* dans la région ; seule, la morue semble être le prédateur important de l'espèce (LEFRANC *in* DAVOULT, (1988) a montré que 3 % des estomacs de morues des groupes d'âge II à V examinés dans la région contiennent *Ophiothrix fragilis*).

Le banc à ophiures au large du Cap Gris-Nez est localisé dans une zone où les courants de marée sont très intenses ; ce sont essentiellement les conditions hydrodynamiques du milieu qui régissent le rythme d'activité trophique de ces organismes.

Le comportement suspensivore des ophiures est réalisé de façon continue tant que la vitesse du courant ne dépasse pas un seuil compris entre 0,3 et 0,35 m.s<sup>-1</sup>. La durée de l'activité suspensivore sur un cycle de marée varie entre 5 et 11 heures. Cette période d'alimentation est confirmée par le remplissage progressif des estomacs.

La limite entre attitude suspensivore et attitude prostrée est souvent difficile à déterminer ; pour une vitesse de courant supérieure à 0,35 m.s<sup>-1</sup>, on a pu visualiser *in situ* la présence de quelques extrémités de bras libres dans le courant. Les ophiures tendent donc à optimiser la capture des particules en maintenant en permanence une surface de captage maximale sans être entraînées par le courant.

Chez les suspensivores sessiles, l'activité de filtration est presque permanente : les ascidies peuvent filtrer en continu (FIALA-MEDIONI *in* HILY et coll., 1988) et les bivalves filtrent pendant au moins 80 % du temps (VERWEY *in* HILY et coll., 1988).

Nous avons pu évaluer la durée de la filtration des ophiures à 37 % du temps par coefficient 95. La durée de cette activité est voisine de celle relevée par coefficient 68. Il est donc fort probable que les ophiures bénéficient là encore des remises en suspension pendant leur période de filtration mais cette hypothèse n'a pas pu être vérifiée.

L'activité de filtration est donc étroitement liée au facteur courantologique. Ce comportement est également sous l'influence de l'éclairement, cependant les réactions de l'ophiure vis à vis de ce facteur peuvent être variables : nous avons constaté expérimentalement et *in situ* à l'aide du dispositif de vidéo sous-marine qu'un faisceau lumineux dirigé vers des ophiures en position suspensivore provoquait immédiatement une réaction chez ces organismes avec arrêt momentané de cette activité. Celle-ci est ensuite progressivement reprise. HILY et coll. (1988) rapportent au contraire une activité suspensivore améliorée pendant la journée pour la même espèce évoluant par 15 m de fond en rade de Brest ; cette population bretonne présenterait donc une meilleure adaptation aux intensités lumineuses élevées que la population évoluant au large du Gris-Nez à une profondeur très largement supérieure ( $\approx 36$  m).

D'autres éléments perturbateurs provoquent l'arrêt total ou partiel du comportement suspensivore tel que la présence de matériel en suspension en forte quantité. Ceci a été signalé par WARNER & WOODLEY (1975). Nous avons pu constater *in situ* (observation vidéo) que la proximité d'un plongeur qui soulève des nuages turbides en bouleversant les cailloux du fond aboutit à un arrêt de posture suspensivore chez les ophiures.

Le rythme d'activité trophique d'*Ophiothrix fragilis* se révèle donc comme étant assez complexe car il est régi par une multiplicité de facteurs (courant, éclairement, turbidité de l'eau).

Les densités atteintes au moment du recrutement principal d'*Ophiothrix fragilis* en septembre sont de l'ordre de 2000 ind. m<sup>-2</sup>. Une telle densité d'organismes suspensivores provoque nécessairement un transfert important de matières pélagiques vers le domaine benthique. Ce détournement particulière est d'autant plus important du point de vue écologique qu'il se situe dans une zone où le fort hydrodynamisme ne favorise pas la sédimentation passive des particules fines.

Ces transferts ont été étudiés en considérant deux aspects : celui concernant la nature du matériel particulaire et celui concernant les métaux associés à ce matériel. Cette étude sur les relations entre la population d'ophiures et l'environnement a été réalisée en relation avec les conditions du milieu. Toutes les situations marégraphiques n'ont cependant pas pu être analysées compte tenu des modalités des différentes expériences et du matériel employé (le problème causé par la force du courant n'a autorisé ni les points fixes par fort coefficient, ni les expériences sur l'excrétion *in situ*) ; on peut cependant établir les bilans suivants :

Les apports en substances nutritives d'origine pélagique sont variables selon la période de l'année. Les saisons sont rythmées essentiellement par le cycle biologique du phytoplancton. Les périodes d'apparition et de disparition du "bloom" varient quelque peu selon les années ; le point fixe du 18.05.89 indique des valeurs encore élevées en Chl.a ( $7,5 \mu\text{g.l}^{-1}$  en moyenne) tandis que la radiale du 15.05.90 montre que le "bloom" a complètement disparu sur le site de prélèvement ( $1,7 \mu\text{g.l}^{-1}$  à la station 6). Les valeurs de Chl.a relevées à la côte en septembre 1990 apparaissent légèrement supérieures à la normale saisonnière (proches de  $4 \mu\text{g.l}^{-1}$ ) ; ceci traduit la présence de petites poussées phytoplanctoniques post-estivales déjà relevées dans la région (MAILLARD-QUISTHOUDT, 1988).

La matière en suspension représente la source trophique principale des ophiures. Elle est essentiellement composée de phytoplancton vivant ou mort et de particules terrigènes (QUISTHOUDT, 1983) qui ont la propriété physico-chimique d'adsorber les polluants métalliques, en particulier Fe et Mn. Ce matériel apparaît donc particulièrement important dans les études concernant la pollution non seulement en raison de la masse importante qu'il représente mais aussi en tant qu'image du premier échelon du réseau trophique des ophiures et de l'ensemble des organismes filtreurs.

Le matériel pélagique n'est pas la seule source trophique disponible pour l'ophiure ; nous avons en effet mis en évidence des phénomènes de remise en suspension du sédiment pendant les périodes d'activité suspensivore des ophiures.

Ces phénomènes de remise en suspension sont de durée et d'intensité variables ; rappelons qu'ils se réalisent de façon ponctuelle (coefficients moyens) ou progressive (coefficients faibles) et sont influencés par les facteurs climatiques (direction et force du vent, agitation de la mer, précipitations).

Les apports particuliers lors des remises en suspension contiennent non seulement des substances organiques assimilables par l'ophiure (augmentation des valeurs de C.O.P. et N.O.P.) mais également une certaine proportion de matériel minéral susceptible d'être également capté puis ingéré par cet organisme non sélectif (augmentation des valeurs de C.T.P.). Ceci explique en partie la présence d'éléments d'origine benthique dans les estomacs tels que des petits gastéropodes ou encore des diatomées à caractère benthique appartenant en particulier au genre *Navicula* qui peuvent témoigner de mécanismes de remise en suspension (DUPONT & LAFITE, 1986).

Soulignons également que ces apports particuliers sont chargés en métaux ; il s'agit essentiellement de la fraction fine du sédiment (fraction qui présente les teneurs les plus importantes en métaux (DELABRE, 1985)) et des fèces d'ophiures.

La proportion des éléments d'origine pélagique et benthique ingérés par l'ophiure est difficilement appréciable ; en effet, dans le matériel remis en suspension figurent non seulement du sédiment mais également des particules originaires de la masse d'eau qui

ont décanté au cours de l'étalement précédant la remise en suspension. WARREN (1981) souligne le fait que c'est la sédimentation de particules provenant de la masse d'eau qui constitue l'apport le plus important de métaux dans les sédiments.

L'ensemble de ces substances, quelles soient organiques ou minérales est capté puis concentré dans les estomacs d'ophiures essentiellement pendant les périodes de faible courant.

Il n'a pas été possible de mettre en évidence *in situ* le phénomène de migration des aliments vers les poches interradiales où doit s'effectuer la plus grande partie de la digestion. Compte tenu de la périodicité de l'activité de nutrition, on pourrait penser à priori que la filtration et la digestion se déroulent l'une après l'autre, hypothèse appuyée par le fait qu'il n'existe pas d'anus chez les ophiures. Cependant cette activité de filtration est parfois presque continue entre deux étalements successifs ( 5h15 de filtration en flot par coefficient 49) et pendant le déroulement de celle-ci la qualité de l'eau est influencée par la présence des ophiures (enrichissement en C et N lié à une probable excrétion) ; il faut donc envisager soit un chevauchement partiel de ces deux activités, soit un arrêt momentané de la filtration pendant la phase de digestion de l'ophiure.

Les éléments métalliques acheminés sous forme particulaire et dispersés au gré des courants contaminent par voie trophique les ophiures. Les métaux sous forme dissoute contribuent à augmenter les teneurs métalliques chez ces organismes (DELABRE, 1985). La quantification des métaux dissous dans l'eau de mer n'a pas été entreprise dans ce travail car l'incorporation de ces éléments n'est pas en relation directe avec l'activité trophique suspensivore de l'espèce.

La contamination touche rapidement les jeunes individus qui emmagasinent les métaux les plus toxiques (Pb, Cd, Cu) à des teneurs voisines de celles relevées chez les adultes. Chez ces derniers, les facteurs de concentration du Fe, Mn, Pb et Cu sont tous inférieurs à 1 ; le taux d'assimilation de ces métaux par voie alimentaire est faible, ce qui est généralement le cas pour les métaux lourds dans les écosystèmes marins (BOUQUEGNEAU & JOIRIS *in* BOUQUEGNEAU et coll. 1992). BOUQUEGNEAU et coll. (1992) rapportent également des facteurs de concentration inférieurs à 1 pour ces quatre contaminants pour un autre filtreur (la moule) récoltée sur la côte belge.

Il apparaît cependant que le Cd est en concentration plus élevée dans l'ophiure que dans sa nourriture (facteur de concentration : 3,45). Ces teneurs assez élevées en Cd se retrouvent chez *Alcyonium digitatum* ainsi que chez des hydraires, organismes filtreurs prélevés sur le même site au large du Cap Gris-Nez (Tab. 19). Cette forte accumulation de Cd chez plusieurs filtreurs du site étudié tendrait à confirmer une contamination importante émanant de la phase en solution, celle-ci s'effectuant probablement pour une

grande part lors de l'oxygénation du liquide cœlomique au travers des fines parois des bourses chez l'ophiure. DELABRE (1985) signale d'autre part que le Cd est l'élément le plus relargué sous forme dissoute à partir des rejets de dragages, après, par ordre décroissant, le Cu, Zn et Pb.

Tab. 19 : Teneurs métalliques (exprimées en µg/g poids sec) relevées chez *Ophiothrix fragilis*, *Alcyonium digitatum* ainsi que chez des hydraires (espèces non précisées) à la station 6 de prélèvement (les écart-types figurent entre parenthèses)

Métal	<i>Ophiothrix fragilis</i> 1987-88	<i>Alcyonium digitatum</i> * 18.10.89	Hydraires * 18.10.89
Fe	61,6 (17)	159 (63)	943 (65)
Zn	59,6 (9)	50 (6)	76 (15)
Mn	38,5 (3)	22 (6)	113 (22)
Pb	23,7 (1)	20,5 (1)	23,5 (2)
Cu	4,2 (0,3)	4,1 (0,4)	9,9 (0,6)
Cd	3,8 (0,2)	3,5 (0,2)	2,5 (0,1)

\* : d'après DAVOULT, inédit

Signalons également que, du fait des remises en suspension du matériel benthique, l'ensemble des filtreurs du site bénéficient d'un apport accru de polluants métalliques et en particulier de Cd, élément dont on connaît la biodisponibilité élevée dans les sédiments (DUQUESNE, 1992).

L'influence du sédiment sur la charge métallique de l'ophiure apparaît effectivement non négligeable ; BOURGAIN et coll. (1984) ont montré que lorsque des ophiures (*Ophiothrix fragilis*) sont mises en contact prolongé avec de la vase contaminée provenant des rejets de dragages, on détecte chez ces organismes une augmentation marquée des teneurs en Fe et Zn au bout de 28 jours de contact et des teneurs en Cu et Cd au bout de 50 jours de contact.

Rappelons également que le contact direct avec le sédiment et l'activité dépositive épisodique de l'ophiure viennent probablement renforcer la contamination métallique de ces organismes.

Le tableau 19 indique que les teneurs métalliques peuvent être variables chez des organismes ayant le même régime alimentaire et prélevés dans la même zone ; l'exemple le plus frappant est celui du Fe dont la concentration est 15 fois plus élevée chez les hydraires que chez *Ophiothrix fragilis*, ce qui laisse supposer chez l'ophiure l'existence d'un mécanisme de régulation qui n'existerait pas chez les hydraires.

Les contaminants métalliques dominants dans la région sont Fe, Zn, Mn, Pb, Cu et Cd. Une étude plus approfondie réalisée au niveau de l'estomac de l'ophiure a indiqué que ce tissu est le site d'accumulation d'une large gamme de métaux le plus souvent à l'état de traces. Parmi eux figurent l'argent, un des éléments les plus abondants dans l'estomac. Selon GUEGUENIAT (1986), cet élément a été mis en évidence dans les suspensions de la Seine et de l'Orne, mais pas dans les autres grands fleuves français. Il est donc rejeté en baie de Seine où il représente un élément toxique important pour les organismes marins du fait de sa biodisponibilité élevée à partir des sédiments.

Ce contaminant n'est pas le seul élément présent caractéristique des rejets de baie de Seine : le lanthane est également considéré comme étant un marqueur spécifique des apports fluviaux de la Seine (GUEGUENIAT et coll. , 1986). Cet élément ainsi que le thulium sont présents en quantité infime dans l'épithélium digestif d'*Ophiothrix fragilis* ; ils font tous deux partie de la série des terres rares, éléments présents dans les phosphogypses (= résidus provenant de la fabrication d'acide phosphorique) qui sont relargués en quantité importante en baie de Seine.

Ces deux marqueurs fluviaux ont été détectés dans l'épithélium digestif ainsi que dans les gonades d'*Ophiothrix fragilis* prélevé en baie de Seine (CHASSARD-BOUCHAUD et coll., 1988). On les retrouve en quantité infime dans les eaux de la partie française du détroit du Pas-de-Calais. Du fait de la résiduelle de marée dirigée NE en Manche, les suspensions de baie de Seine sont acheminées vers le détroit du Pas-de-Calais en longeant le Pays de Caux puis la côte picarde : les eaux transitant par le détroit cumulent donc les polluants rejetés en amont de cette zone. Il n'est donc pas surprenant de les retrouver dans le tissu digestif de l'ophiure, organisme qui constitue en quelque sorte une mémoire des caractéristiques du flux d'eau transitant à son niveau.

Nous n'avons pas mis en évidence de cycle annuel dans l'évolution des teneurs métalliques chez *Ophiothrix fragilis*. Cependant, il semble que les bioaccumulations chez des ophiures de la même espèce prélevées en baie de Seine soient soumises à des phénomènes saisonniers (CHASSARD-BOUCHAUD et coll., 1988) ; les fluctuations des teneurs métalliques chez ces organismes sont probablement dues à la proximité de l'embouchure de la Seine dont le débit varie saisonnièrement (AVOINE, 1986).

La plupart des métaux sont concentrés sous forme insoluble dans les lysosomes des entérocytes de l'épithélium digestif (GOUNIN, 1986). Le mécanisme par lequel cette précipitation s'effectue est probablement lié, comme le suggère CHASSARD-BOUCHAUD (1983) pour la moule *Mytilus edulis*, à l'existence de la phosphatase acide, enzyme dont nous avons montré la présence dans les cellules digestives au chapitre III.4.2.

Les tissus organiques ne constituent pas les seuls sites d'accumulation des métaux ; la structure calcaire de l'ophiure participe également au stockage des contaminants métalliques. On connaît en particulier l'affinité du Mn pour les carbonates (WARTEL et coll., 1990). Le Pb quant à lui n'est présent toute l'année qu'à l'état de traces dans l'épithélium digestif ; les teneurs assez élevées détectées sur l'individu entier et en particulier au niveau de ses bras semblent indiquer une accumulation préférentielle de cet élément dans la partie calcaire de l'ophiure. BOUQUEGNEAU et coll. (1992) rapportent chez la moule prélevée sur la côte belge un facteur de concentration pour le Pb beaucoup plus élevé dans la coquille (= 0,1) que dans les tissus charnus (= 0,02). Ceci conforte l'idée émise par STURENSSON (1976) selon laquelle les structures squelettiques à base de carbonate de calcium sont à utiliser de préférence comme bioindicateur de la pollution par ce métal.

Signalons enfin que les teneurs métalliques chez *Ophiothrix fragilis* peuvent être soumises à de fortes fluctuations ; les données de BOURGAIN et coll. (1984) concernant la même espèce prélevée sur le même site en 1984 (Tab. 20) indiquent des teneurs sensiblement égales en Cu mais environ trois fois plus élevées en Pb. Les concentrations en Fe et Zn sont au contraire respectivement deux et douze fois plus faibles que celles obtenues pour nos prélèvements.

Ces fluctuations sont une conséquence de la forte variabilité de l'apport particulaire au niveau de la population (M.E.S., phytoplancton et fraction fine du sédiment).

Tab. 20 : Teneurs métalliques (en  $\mu\text{g/g}$  poids sec) relevées chez *Ophiothrix fragilis* : les prélèvements ont été réalisés sur le site du Gris-Nez en 1984 et en 1987-88

Métal	Prélèvement de 1984*	Prélèvement de 1987-88
Fe	34	61,6
Zn	5	59,6
Pb	67	23,7
Cu	4,9	4,2
Cd	7,5	3,8

\* : d'après BOURGAIN et coll. (1984)

GOBERT et coll. (1992) indiquent d'autre part que la concentration en métal dans les organismes marins est également conditionnée par la température et la salinité ; ce dernier paramètre exerce cependant probablement peu d'influence au niveau du site étudié compte tenu de ses faibles fluctuations annuelles (MAILLARD-QUISTHOUDT, 1988).

L'activité de nutrition principale d'*Ophiothrix fragilis* étant cyclique, cette particularité se retrouve également au niveau de l'excrétion des individus ; des variations significatives apparaissent au niveau de l'excrétion ammoniacuée lorsque les individus sont prélevés à des moments différents du cycle marégraphique.

Ce taux d'excrétion a été évalué chez *Ophiothrix fragilis* entre 0,72 et 1,92  $\mu\text{g N ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , soit 4,8 à 12,8  $\mu\text{g N g}^{-1} \text{ poids sec h}^{-1}$  si on tient compte de la distribution des tailles des individus et de la relation taille-poids définie par DAVOULT (1989). Ces valeurs sont très voisines de celles relevées par DIEHL & LAWRENCE (1979) chez *Luidia clathrata* : 5,2 à 12  $\mu\text{g N g}^{-1} \text{ poids sec h}^{-1}$ . STICKLE (1988) a par ailleurs évalué ce taux entre 0,84 et 19  $\mu\text{g N g}^{-1} \text{ poids sec h}^{-1}$  chez différentes espèces d'ophiures.

Les ophiures ne disposent pas d'organe excréteur. Les déchets solubles ammoniacués diffusent vers le milieu extérieur au travers de l'ensemble des téguments de l'ophiure (com. pers. JANGOUX).

Les résultats concernant l'excrétion solide ne font pas toujours apparaître de différences significatives entre les prélèvements d'avant et d'après étale. Ces expériences sont plus aléatoires dans la mesure où, notamment, aux valeurs pondérales des fèces peuvent s'ajouter le poids d'éléments fixés au niveau des podia des bras de l'ophiure (particules minérales en particulier). En émettant l'hypothèse que les rejets solides sont émis régulièrement pendant les 6 heures d'expérimentation, nous obtenons un taux d'excrétion compris entre 0,07 et 1,71  $\text{mg poids sec ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$ .

Cette gamme de poids est très inférieure au résultat obtenu chez un autre échinoderme (*Holothuria tubulosa*) : 287  $\text{mg poids sec ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$  (AMON & HERNDL, 1991) ; elle inclue au contraire la valeur obtenue chez des organismes constituant une population benthique dense (la patelle : *Nacella concinna*) : 0,91  $\text{mg poids sec ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$  (CLARKE, 1990).

Ces fèces sont riches en métaux Fe, Mn, Pb, Cu et Cd. Les teneurs métalliques excrétées sont du même ordre de grandeur que celles relevées dans la nourriture des ophiures. Elles sont également voisines de celles relevées par DELABRE (1985) dans la fraction fine ( $< 63 \mu\text{m}$ ) des sédiments de la zone comprise entre 3 et 10 km de la côte ; cette similitude ne concerne cependant pas le Cu dont la teneur dans les sédiments est 10 fois moins élevée ( $7,9 \pm 6,7 \text{ ppm}$ , DELABRE (1985)) que celle obtenue sur la moyenne des excréta d'ophiures récoltés ( $78 \pm 35 \text{ ppm}$ ).

Les variations saisonnières des rejets, quelle que soit leur nature, apparaissent très marquées et présentent la même évolution : en effet, les valeurs augmentent au printemps

et décroissent à l'automne. Ce cycle apparaît fortement sous le contrôle de la disponibilité de nourriture : printemps :  $\text{Chl.}a = 6 \text{ à } 9 \mu\text{g.l}^{-1}$ , C.O.P. = 800 à 2000  $\mu\text{g.l}^{-1}$  ; automne :  $\text{Chl.}a \leq 2 \mu\text{g.l}^{-1}$ , C.O.P.  $\leq 600 \mu\text{g.l}^{-1}$ .

Le problème du jeûne ne se pose pas en milieu naturel. Au large du site des Caps, la durée maximale entre deux périodes de filtration est de 4 heures environ en vive-eaux. Les ophiures n'atteignent donc pas le niveau à partir duquel se déclenche le catabolisme cellulaire, phénomène déjà observé expérimentalement chez *Luidia clathrata* (DIEHL & LAWRENCE, 1979) et chez *Strongylocentrotus droebachiensis* (EMERSON, 1969).

D'autres produits ont été mis en évidence dans l'excrétion des échinodermes ; ainsi l'urée constitue 17 % de l'azote rejeté par *Holothuria atra* (WEBB et coll., 1977). Une étude des rejets d'urée par *Ophiothrix fragilis* est actuellement en cours. Enfin, des traces d'acide urique ont été détectées dans les tissus d'*Ophiura* sp. (PRZYLECKI, 1926).

Les fortes densités d'ophiures contribuent à apporter un flux important d'ammoniac sur la zone ; *Ophiothrix fragilis* représente entre 70 et 90 % de la macrofaune benthique sur le site étudié, cette population constitue donc la source majeure de production d'ammoniac ( $41 \text{ mg N m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ). Cette valeur apparaît 5 fois plus élevée que celle évaluée par CLARKE (1990) pour une autre population benthique dense localisée en Antarctique (la patelle *Nacella concinna*) :  $8,8 \text{ mg N m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ . Cependant, compte tenu du contexte hydrodynamique dans le détroit du Pas-de-Calais, cet apport est rapidement dispersé dans la colonne d'eau et constitue un stock important de sels nutritifs disponibles pour le phytoplancton. Cette dispersion est d'autant plus rapide que la digestion s'effectue probablement pour une grande part en période de plein courant.

Les fèces au moment de leur éjection se présentent sous la forme de petites pelotes dont la taille avoisine le millimètre. Celles-ci sont emballées dans une trame de mucus et sont faiblement consolidées, ce qui doit faciliter la colonisation bactérienne. Nous ne disposons pas de données précises concernant la vitesse de désintégration de ces pelotes, cependant nos observations indiquent qu'au bout de 6 heures dans un milieu agité (cf. expériences concernant les rejets solides chap. IV.E.I.1), elles sont déjà complètement désagrégées. CONDE et coll. (1991) rapportent une vitesse de désintégration de 8 heures pour les pelotes de l'holothurie *Isostichopus badionotus*.

Une partie de ce matériel, disloqué rapidement, est donc remis en suspension en mélange avec les particules fines décantées lors de l'activité suspensivore des ophiures.

L'ensemble des résultats obtenus indique que la population dense d'ophiures constitue un capteur important et efficace de matériel exogène aux dépens de la masse d'eau : les M.E.S. et en particulier le phytoplancton représentent la principale source trophique de l'espèce. Les ophiures sont contaminées par les éléments métalliques

associés à ce matériel ; ces contaminants proviennent des rejets déversés sur le littoral ou en amont du Pas-de-Calais.

Malgré une redistribution partielle des éléments décantés à chaque reprise de courant, l'activité trophique de l'espèce ne peut que favoriser l'enrichissement des fonds. LARDINOIS et coll. (1992) signalent que les sédiments de la zone du détroit du Pas-de-Calais sont marqués par des teneurs élevées en matière organique ainsi que par des fortes activités enzymatiques. Compte tenu du fort hydrodynamisme régional, cette production ne peut être due qu'à l'activité des organismes benthiques du site et en particulier des ophiures.

Ces transferts de matériel organique et des métaux associés vers le sédiment sont de plus amplifiés par la relative abondance de l'épifaune sessile, essentiellement composée d'organismes également suspensivores (DAVOULT, 1988).

Contrairement à ce qu'a suggéré ANCELLIN (*in* ALLAIN, 1974), les fortes densités d'ophiures n'appauvrissent pas la macrofaune benthique mais au contraire contribuent à la décantation du matériel en transit et au recyclage de celui-ci vers les autres espèces benthiques du site. Ainsi, l'épifaune sessile est particulièrement abondante et diversifiée au niveau du banc à ophiures ; elle s'appauvrit considérablement hors des limites du banc (DAVOULT et coll., 1990 b).

CHAPITRE V

CONCLUSION

## CHAPITRE V

### CONCLUSION

L'ensemble des résultats concernant cette étude a permis de mieux cerner les relations existant entre la population d'*Ophiothrix fragilis* et le milieu, donc de mieux comprendre la place qu'occupe l'espèce au sein de son biotope.

C'est dans la zone du détroit du Pas-de-Calais que sont relevées les densités d'ophiures les plus élevées, le chiffre de 2000 ind. m<sup>-2</sup> étant dépassé au moment du recrutement principal de septembre-octobre (DAVOULT, 1988).

L'importance du développement de ce banc d'ophiures peut être expliqué par une multiplicité de facteurs ayant trait à la fois à la biologie de l'espèce et aux conditions environnantes :

La population est installée sur des substrats plats caillouteux "propres" (absence de pelites) de 35 à 40 mètres de fond, zones peu soumises à l'influence de la lumière. Cette population est localisée à l'interface des eaux côtières turbides et des eaux du large plus pauvres, zone privilégiée correspondant pour l'ophiure à un bon équilibre entre les apports particuliers minéraux et organiques.

L'installation de ce banc dense d'ophiures est également permise grâce au mode de vie grégaire de ces organismes. Ce type d'organisation est en effet une forme de résistance à l'entraînement par le courant, cette résistance étant renforcée par la nature du fond qui présente de nombreux points d'accrochage pour ces organismes benthiques grâce à la présence des cailloutis.

La bonne adaptation de l'ophiure aux conditions environnantes (cycle marégraphique, apports nutritifs) est un élément contribuant pour une large part au succès de son développement dans la région :

Malgré le fort hydrodynamisme n'autorisant qu'une activité de filtration limitée (de 5 à 11 heures sur un cycle marégraphique), les ophiures bénéficient d'un apport particulier accru au moment de chaque reprise de courant ; ainsi, grâce aux remises en suspension de la fraction fine benthique, les ophiures bénéficient pendant leur activité de nutrition de 55 % des matières circulantes entre deux étales par coefficient moyen. La capture particulière est d'autre part optimisée grâce à une filtration efficace des individus.

L'attitude de capture microphage n'est cependant pas la seule activité trophique d'*Ophiothrix fragilis* qui possède un éventail assez large des moyens de capture ; ainsi ces individus peuvent être occasionnellement dépositivores de surface ou encore nécrophages.

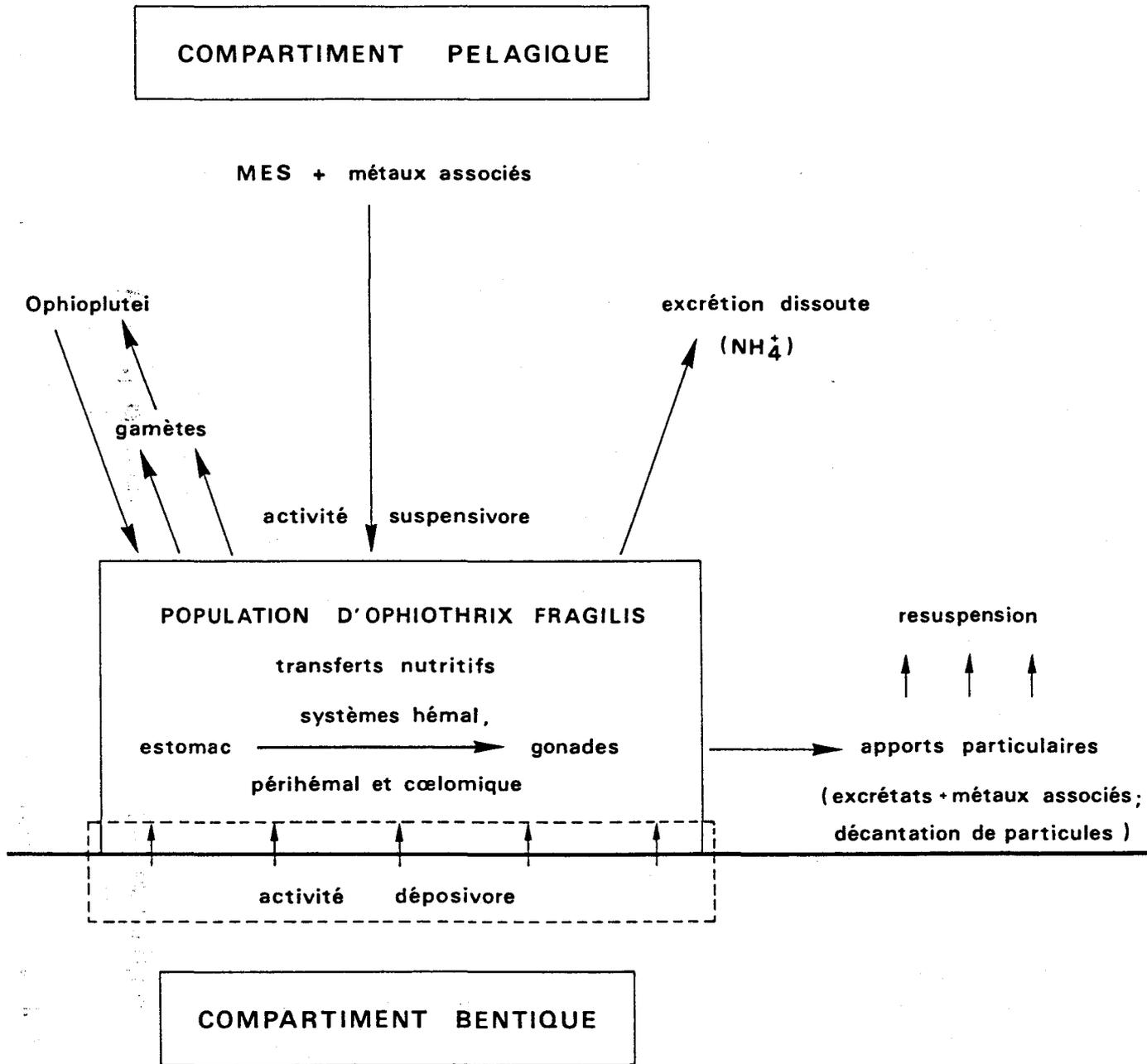


Fig. 64 : Présentation schématique des relations entre la population d'*Ophiothrix fragilis* et l'écosystème marin

Ces techniques trophiques marginales permettent à ces organismes non sélectifs d'accroître leur stock de substances ingérées par des éléments nutritifs de taille, de nature et d'origine variées.

Enfin, le facteur essentiel qui permet d'assurer la stabilité temporelle du banc d'*Ophiothrix fragilis* est le facteur "reproduction" :

L'espèce a une fécondité supérieure à celle des autres espèces d'ophiures étudiées (191225 ovocytes par femelle). La maturation gonadique, sous le contrôle de la disponibilité de nourriture, se réalise au printemps pour la majorité des individus et est favorisée par une mise en réserve et une distribution rapides des métabolites vers le tractus gonadique via les liquides organiques internes de l'individu (systèmes hémal, péri-hémal et cœlomique).

Il est d'autre part important de souligner que, les conditions hydrodynamiques interdisant l'autorecrutement, ce sont des bancs d'*Ophiothrix fragilis* situés en amont du détroit qui alimentent périodiquement cette zone en larves pélagiques et maintiennent des densités élevées sur le site du Gris-Nez ; la pérennité de cette population apparaît donc dépendante de l'état des bancs d'ophiures situés en amont du site étudié.

La population d'*Ophiothrix fragilis* du Cap Gris-Nez, en raison de ses densités élevées et de la biologie des individus (nutrition, reproduction) a des interactions avec les différents compartiments de l'écosystème (Fig. 64).

Ces interactions s'exercent tout d'abord au niveau du compartiment pélagique avec :

- Des prélèvements cycliques du matériel trophique. La nature et la charge des substances prélevées varient en fonction des conditions hydrologiques et de la saison.

- Une émission périodique des gamètes. Les individus sont intégrés au zooplancton pendant les quelques semaines de leur vie larvaire pélagique.

- Une excrétion de  $\text{NH}_4^+$  dissous impliquant une augmentation du stock de sels nutritifs disponibles pour le phytoplancton.

Au niveau du compartiment benthique : le contact avec le fond et les déplacements (même limités) des individus favorisent une activité dépositivore. Les apports benthiques proviennent à la fois de la décantation des particules causée par l'activité suspensivore des individus et de leurs rejets sous forme particulaire (fèces).

Si on considère une densité moyenne de 1500 ind.m<sup>-2</sup>, les rejets dus à l'activité trophique d'*Ophiothrix fragilis* sont les suivants :

- Excrétion particulaire : 31 g poids sec m<sup>-2</sup> jour<sup>-1</sup>

- Excrétion d'ammoniac dissous : 41 mg N m<sup>-2</sup> jour<sup>-1</sup>

Ces chiffres moyens relevés sont considérables ; malgré la redistribution partielle des éléments particuliers, l'action de la population est génératrice d'un enrichissement des fonds au profit de la faune benthique.

Cet enrichissement concerne également les métaux, les facteurs de concentration chez l'ophiure pour le Fe, Mn, Pb et Cu étant inférieurs à 1. *Ophiothrix fragilis* qui accumule une large panoplie de contaminants métalliques (dont certains ne sont pas issus des rejets régionaux) constitue un témoin des caractéristiques de la masse d'eau entrant en Mer du Nord.

Le facteur de concentration élevé du Cd chez les ophiures suggère que tous les compartiments impliqués dans le système n'ont pas été analysés notamment celui concernant les métaux présents dans l'eau à l'état dissous qui transitent également par la population selon des modalités indépendantes de la nutrition des individus ; il serait donc souhaitable, dans le cadre de recherches ultérieures, d'élargir l'étude menée dans ce travail afin d'établir un bilan plus complet des interactions population d'*Ophiothrix fragilis* - écosystème marin.

## BIBLIOGRAPHIE

## BIBLIOGRAPHIE

ALLAIN J.Y., 1974. Ecologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) (Echinodermata, Ophiuroidea) dans le golfe normanno-breton. *Cah. Biol. mar.*, 15 : 255-273.

AMON R.M.W. & G.J. HERNDL, 1991. Deposit feeding and sediment : I. Interrelationship between *Holothuria tubulosa* (Holothurioida, Echinodermata) and the sediment microbial community. *Mar. Ecol.*, 12(2) : 163-174.

AMOUREUX J.M., 1982. Utilisation d'une suspension monospécifique d'algues par *Venus verrucosa* en milieu confiné. *Malacologia*, 22 : 659-666.

ANONYME, 1968. Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. *Service hydrographique et océanographique de la Marine*, 287 p.

APOSTOLIDES N.C., 1882. Anatomie et développement des ophiures. *Arch. Zool. exp. gén.*, 10 : 109-210.

AVOINE J., 1986. Evaluation des apports fluviaux dans l'estuaire de la Seine. In : *La Baie de Seine* (GRECO-MANCHE), Université de Caen, 24-26 avril 1985, Actes de Colloques n°4 : 117-124.

BOND G.C. & R.M. MEADE, 1966. Size distributions of mineral grains suspended in Cheasepeake bay and nearby coastal waters. *Cheasepeake Sc.*, 7 : 208-212.

BOOLOOTIAN R.A., 1966. Reproductive physiology. In : *Physiology of Echinodermata*, Boolootian, Wiley & Sons (Eds.). New York, 561-613.

BOUQUEGNEAU J.M., GOBERT S., FRANKIGNOULLE M. & P. DAUBY, 1992. La matière en suspension de la couche de surface du plateau continental Nord-Ouest européen. II. Teneur en métaux lourds et transfert dans la chaîne trophique. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, 61 (1-2) : 155-162.

BOURGAIN J.L., DEWEZ S., RICHARD A. & C. BECK, 1984. Effets de rejets de vases portuaires sur les sédiments et les peuplements benthiques au large de Boulogne-sur-mer. *Rap. Convention Région Nord/Pas-de-Calais, Ifremer, Service Maritime du port de Boulogne-sur-mer*.

BOURGAIN J.L., 1985. Effets des rejets de boues portuaires sur les peuplements benthiques au large de Boulogne-sur-mer. *D.E.A., U.S.T. Lille Flandres Artois, Station Marine de Wimereux*, 59 p.

BOWMER T., 1982. Reproduction in *Amphiura filiformis* (Echinodermata : Ophiuroidea) : seasonality in gonad development. *Mar. Biol.*, 69 : 281-290.

BROOM D.M., 1975. Aggregation behaviour of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55 : 191-197.

BRUN E., 1969. Aggregation of *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) (Echinodermata : Ophiuroidea). *Nytt. Mag. Zool.*, 17 : 153-160.



- BRYLINSKI J.M., 1975. Etude du zooplancton marin de la région de Boulogne-sur-mer. D.E.A., U.S.T. Lille Flandres Artois , Station Marine de Wimereux , 90 p.
- BRYLINSKI J.M., CABIOCH L., CHABERT D'HIERES G., DUPONT J.P., FRONTIER S., GUEGUENIAT P., LAFITE R., LAGADEUC Y., PUSKARIC E., SKIKER M. & M. WARTEL, 1988. La notion de "fleuve côtier" dans les études océanographiques en Manche orientale. *J. Rech. oceanogr.*, 13 (1-2) : 66.
- BRYLINSKI J.M., LAGADEUC Y., GENTILHOMME V., DUPONT J.P., LAFITE R., DUPEUBLE P.A., HUAULT M.F., AUGER Y., PUSKARIC E., WARTEL M. & L. CABIOCH, 1991. Le "fleuve côtier" : un phénomène hydrologique important en Manche orientale. Exemple du Pas-de-Calais. *Oceanol. Acta*, 11 : 197-203.
- BUCHANAN J.B., 1962 . A re-examination of the glandular elements in the tube-feet of some common British ophiuroids. *Proc. zool. Soc. Lond.* , 138 : 645-650.
- BUCHANAN J.B., 1963. Mucus secretion within the spines of ophiuroid echinoderms. *Proc. zool. Soc. Lond.* , 141 : 251-259.
- BYRNE M., 1988. Evidence for endocytotic incorporation of nutrients from the haemal sinus by the oocytes of the brittlestar *Ophiolepis paucispina*. In : *Echinoderm Biology* , Burke, Mladenov, Lambert & Parsley (Eds). Balkema, Rotterdam, 557-563.
- CABIOCH L., 1967. Résultats obtenus par l'emploi de la photographie sous-marine sur les fonds du large de Roscoff. *Helv. wiss. Meeresunters.*, 15 : 361-370.
- CABIOCH L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche Occidentale. *Cah. Biol. mar.*, 9, 5 (suppl.) : 493-720.
- CABIOCH L. & R. GLAÇON, 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais. *C.R. Acad. Sc. Paris , Sér. D*, 280 : 491-494.
- CABIOCH L. & R. GLAÇON, 1977. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, du cap d'Antifer à la baie de Somme. *C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. D*, 285 : 209-212.
- CACECI T. & T.C. HRUBEC, 1990. Histology and ultrastructure of the gut of the Black Mollie (*Poecilia spp.*), a hybrid Teleost. *J. of Morphology*, 204 : 265-280.
- CANICATTI C. & G. D'ANCONA , 1990. Biological protective substances in *Marthasterias glacialis* (Asteroidea) epidermal secretion. *J. Zool. , Lond.* , 222 : 445-454.
- CASTAING R. & G. SLODZIAN, 1962. Microanalyse par émission ionique secondaire. *J. de Microscopie*, 1 : 395-410.
- CHASSARD-BOUCHAUD C., 1983. Rôle des lysosomes et des sphérocristaux dans le phénomène de concentration de l'uranium chez la moule *Mytilus edulis* (L). Microanalyse par spectrographie des rayons X. *C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. III*, 296 : 581-586.

CHASSARD-BOUCHAUD C., GALLE P., ESCAIG F. & M. MIYAWAKI, 1984. Bioaccumulation de lithium par les organismes marins des zones côtières européennes, américaines et asiatiques : étude microanalytique par émission ionique secondaire. *C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. III*, 18 : 719-724.

CHASSARD-BOUCHAUD C., 1985. Bioaccumulation de métaux stables et radioactifs par les organismes benthiques de la baie de Seine : aspects structuraux, ultrastructuraux et microanalytiques. *Cah. Biol. mar.*, 26 : 63-85.

CHASSARD-BOUCHAUD C., HUBERT M., STAMPFLER A., ABBE J.C. & P.GALLE, 1988. Bioaccumulations minérales chez *Ophiothrix fragilis* (Echinoderme, Ophiuride) de la Baie de Seine : étude par activation neutronique et microscopie ionique. *C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. III*, 307 : 249-257.

CHAUSSEPIED M., ARNAL O., GROSSEL H., DELATTRE J.M. & M. WARTEL, 1989. Rejets industriels. In : *Le littoral de la région Nord/Pas-de-Calais, apports à la mer*, Rap. scientifiques et techniques de l'Ifremer n° 15 : 25-33.

CLARKE A., 1990. Faecal egestion and ammonia excretion in the antarctic limpet *Nacella concinna* (Strebel, 1908). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 138 : 227-246.

CODDE L. & L. DE KEYSER, 1967. Mer du Nord. Littoral / Estuaire de l'Escaut-Escaut Maritime, Comité National de Géographie. *Commission de l'Atlas de Belgique*, 62 p.

CONDE J.E., DIAZ H. & A. SAMBRANO, 1991. Disintegration of holothurian fecal pellets in beds of the seagrass *Thalassia testudinum*. *J. Coastal Res.*, 7 (3) : 853-862.

CUENOT L., 1888. Etudes anatomiques et morphologiques sur les ophiures. *Arch. Zool. exp. gén.*, 6 : 33-82.

DAVOULT D., 1988. Etude du peuplement des cailloutis à épibiose sessile et de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas-de-Calais (France). *Thèse de Doctorat*, U.S.T. Lille Flandres Artois, Station Marine de Wimereux, 213 p.

DAVOULT D. & P. CLABAUT., 1988. Le passage des fonds sableux de la Baie de Wissant aux fonds caillouteux du large et les peuplements associés. *J. Rech. océanogr.*, 13 (1-2) : 32-35.

DAVOULT D., DEWARUMEZ J.M., PRYGIEL J. & A. RICHARD, 1988. Carte des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. Ed. Station Marine de Wimereux - IFREMER - Région Nord / Pas-de-Calais, 1 carte + 1 livret 30 p.

DAVOULT D., 1989. Structure démographique et production de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas-de-Calais (France). *Vie mar.*, 10 : 116-127.

DAVOULT D., GOUNIN F. & A. RICHARD, 1990 a. Dynamique et reproduction de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas-de-Calais (Manche orientale). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 138 (3) : 201-216.

DAVOULT D., GOUNIN F. & A. RICHARD, 1990 b. Ecologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) var. *pentaphyllum* du détroit du Pas-de-Calais (France). In : *Echinoderm Research*, De Ridder, Dubois, Lahaye & Jangoux (Eds). Balkema, Rotterdam, 159-164.

- DAVOULT D., GOUNIN F. & JANQUIN M.A., 1991. Ammonium excretion by the ophiurid *Ophiothrix fragilis* as a function of season and tide. *Mar. Biol.*, 111 : 425-429.
- DELABRE D., 1985. Les métaux lourds dans les sédiments du littoral Nord de la France et leur disponibilité lors des rejets de dragages. *Thèse de 3ème cycle, U.S.T. Lille Flandres Artois*, 149 p. + annexes.
- 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. Lille Flandres Artois, Station Marine de Wimereux*, 172 p. + annexes.
- DESCHUYTENEER M. & M. JANGOUX, 1978. Comportement alimentaire et structures digestives d'*Ophioderma longicauda* (Retzius) (Echinodermata, Ophiuroidea). *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 54 : 127-138.
- DESSAINT F., 1987. Etude par analyses statistiques multivariées de l'influence de la charge métallique des sédiments sur le peuplement benthique marin (communauté à *Ophelia borealis* des bancs de sables sublittoraux en Manche orientale et en Mer du Nord). *Thèse de 3ème cycle, U.S.T. Lille Flandres Artois*, 130 p.
- DEWARUMEZ J.M., QUISTHOUDT C. & A. RICHARD, 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.
- DIAZ-CASTANEDA V., 1989. Etude expérimentale *in situ* de la succession écologique lors de la recolonisation d'un sédiment défauné par pollution en Méditerranée et en Mer du Nord. *Thèse de Doctorat d'Etat, U.S.T. Lille Flandres Artois, Station Marine de Wimereux*, 553 p.
- DIEHL W.J. & J.M. LAWRENCE, 1979. Effect of nutrition on the excretion rate of soluble nitrogenous products of *Luidia clathrata* (Say) (Echinodermata : Asteroidea). *Comp. Biochem. Physiol.*, 62 A : 801-806.
- DROCHMANS P., 1962. Morphologie du glycogène. *J. Ultrastructure Res.*, 6 : 141-163.
- DUCHENE J.C., 1986. Acquisition automatisée de données biométriques. *Inf. P.N.D.R.*, 3 : 15-18.
- DUPONT J.P. & R. LAFITE, 1986. Importance et rôle du matériel organique vivant et inerte dans les suspensions de la baie de Seine. In : *La Baie de Seine* (GRECO-MANCHE), Université de Caen, 24-26 avril 1985, Actes de Colloques n°4 : 155-162.
- DUQUESNE S., 1992. Bioaccumulation métallique et métallothionéines chez trois espèces de poissons du littoral Nord/Pas-de-Calais. *Thèse de Doctorat, U.S.T. Lille, Station Marine de Wimereux*, 264 p.
- EMERSON D.N., 1969. Influence of salinity on ammonia excretion rates and tissue constituents of euryhaline invertebrates. *Comp. Biochem. Physiol.*, 29 A : 1115-1133.
- FELL H.B., 1966. Ecology of ophiuroids. In : *Physiology of Echinodermata*, Booloottian, Wiley & Sons (Eds). New York, 129-143.

- FENAUX L., 1970. Maturation of the gonads and seasonal cycle of the planktonic larvae of the ophiuroid *Amphiura chiajei* (Forbes). *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)*, 138 : 262-271.
- FENAUX L., 1972. Evolution saisonnière des gonades chez l'ophiure *Ophioderma longicauda* (Retzius), Ophiuroidea. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 57 (2) : 257-262.
- FERGUSON J.C., 1982. Nutrient translocation. In : *Echinoderm nutrition*, Jangoux & Lawrence (Eds). Balkema, Rotterdam, 373-393.
- FONTAINE A.R., 1965. The feeding mechanisms of the ophiuroid *Ophiocomina nigra*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 45 : 373-385.
- FUJI A., 1960. Studies on the biology of the sea urchin. III. Reproductive cycles of two sea urchins *Strongylocentrotus nudus* and *S. intermedius* in Southern Hokkaido. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 11 : 49-57.
- GABE M., 1968. Techniques histologiques. Masson (Ed.). Paris, 1113 p.
- GENTIL F., 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. *Thèse de 3ème cycle, Univ. Paris VI*, 70 p.
- GLAÇON R., 1977. Flore et faune du littoral du Pas-de-Calais et de la Manche Orientale. *Doc. Station Marine de Wimereux*, 51 p.
- GLEMAREC M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse de Doctorat, Fac. Sci. Paris*, 167 p.
- GOBERT S., DAEMERS-LAMBERT C. & J.M. BOUQUEGNEAU, 1992. Etat physiologique et contamination en métaux lourds des moules *Mytilus edulis* sur la côte belge. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, 61 (1-2) : 177-194.
- GONOR, J.G., 1973. Reproductive cycles in Oregon populations of the echinoid *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). I. Annual gonad growth and ovarian gametogenic cycles. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 12 : 45-64.
- GOSTAN G., 1956. Cas d'hermaphrodisme chez *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 81 : 85-87.
- GOUNIN F., 1986. Etude comparative sur la bioaccumulation des métaux chez *Ophiothrix fragilis*. D.E.S.S. Université Paris XII, 47 p.
- GOUNIN F. & A. RICHARD, 1992. Cycle reproducteur chez *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) dans le détroit du Pas-de-Calais (France) : description et évolution saisonnière des gonades. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 117(3) : 321-328.
- GUEGUENIAT P., 1986. Comportement chimique et géochimique des éléments à l'état de traces dans l'estuaire de la Seine : une synthèse des résultats. In : *La Baie de Seine* (GRECO-MANCHE), Université de Caen, 24-26 avril 1985, Actes de Colloques n°4 : 247-272.
- GUEGUENIAT P., BOUST D., HEMON G., PHILIPPOT J.C., LAGARDE G. & C. HEITZ, 1986. Distribution de 40 éléments à l'état de traces dans les suspensions de la Seine. Utilisation du lanthane pour étudier les processus sédimentaires dans l'estuaire et dans la baie. In : *La Baie de Seine* (GRECO-MANCHE), Université de Caen, 24-26 avril 1985, Actes de Colloques n°4 : 303-314.

- GUILLE A., 1964. Contribution à l'étude de la systématique et de l'écologie d'*Ophiothrix quinquemaculata*, della chiaje. *Vie Milieu*, 15 : 243-308.
- GUILLE A., 1971. Bionomie benthique de la côte catalane française. VI. Densités, biomasses et variations saisonnières de la macrofaune. *Vie et Milieu*, XXII B (1) : 93-158.
- HALLEZ P., 1899. Le laboratoire maritime de zoologie du Portel et les campagnes de dragages du Béroé, 28 p.
- HAMANN O., 1889. Anatomie der Ophiuren und Crinoiden. *J. Zeitschr. Natur*, 23 : 233-388.
- HILY C., GIRARDOT J.P. & B. QUEGUINER, 1988. Rythme tidal d'activité trophique d'*Ophiothrix fragilis* en rade de Brest. *C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. III*, 307 : 265-270.
- HOLLAND, N.D., 1967. Gametogenesis during the annual reproductive cycle of a cidaroid sea urchin (*Stylocidaris affinis*). *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)*, 133 : 578-590.
- HOLLAND L.Z., GIESE A.C. & J.H. PHILLIPS, 1967. Studies on the perivisceral coelomic fluid protein concentration during seasonal and nutritional changes in the purple sea urchin. *Comp. Biochem. Physiol.*, 21 : 361-371.
- HOLME N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel, Part II. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 46 : 401-493.
- HOLME N.A., 1984. Fluctuations of *Ophiothrix fragilis* in the western English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 64 : 351-378.
- HYMAN L.H., 1955. *The Invertebrates. IV. Echinodermata*, Mc Graw-Hill Book Co. Inc. New-York, 763 p.
- JANGOUX M., 1982a. Etude structurelle et fonctionnelle du tube digestif d'*Asterias rubens* L. (Echinodermata : Asteroidea). *Australian Museum Memoir*, 16 : 17-38.
- JANGOUX M., 1982b. Excretion. In : *Echinoderm nutrition*, Jangoux & Lawrence (Eds). Balkema, Rotterdam, 437-445.
- KÖHLER R., 1921. *Faune de France. I. Echinodermes*, Librairie Fac. Sc. Paris, 210 p.
- KOROLEFF F., 1970. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *Cons. Int. Explor. Mer, Information on techniques and methods for sea water analysis (an interlaboratory report) n° 3*.
- LABARBERA M., 1978. Particle capture by a Pacific brittle star : experimental test of the aerosol suspension feeding model. *Science*, 201 : 1147-1149.
- LARDINOIS D. LIZEN V., TOUSSAINT C., VOSS-FOUCART M.F. & M. POULICEK, 1992. Apports, biomasses et biodégradation de la matière organique dans les sédiments du Pas-de-Calais et de la baie Sud de la Mer du Nord. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, 61 (1-2) : 143-154.

- LARSONNEUR C., 1977. La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français. Méthode mise au point et utilisée en Manche. *J. Rech. océanogr.*, II (2) : 33-39.
- LE BORGNE Y., 1986. La culture des micro-algues. In: *Aquaculture I*, Technique et Documentation (Ed.). Paris, 181-192.
- L'HOPITAULT J.C. & J.M. DELATTRE, 1983. Pollution chimique des sédiments du littoral Nord de la France. *Institut Pasteur de Lille, Hydrobios II*, 15 p.
- MAC BRIDE E.W., 1907. The development of *Ophiothrix fragilis*. *Q. J. Microsc. Sci.*, 51 : 557-606.
- MAC GINITIE G.E., 1949. The feeding of ophiurans. *J. ent. Zool.*, 41 : 27-29.
- MAILLARD-QUISTHOUDT C., 1988. Environnement physique et chimique, productivité primaire phytoplanctonique et bactérienne dans le détroit du Pas-de-Calais. *Thèse de Doctorat, U.S.T. Lille Flandres Artois, Station Marine de Wimereux*, 207 p.
- MARTOJA R. & M. MARTOJA, 1967. Initiation aux techniques de l'histologie animale. Masson (Ed.). Paris, 346 p.
- Mc INTYRE A.D., 1956. The use of trawl, grab and camera in estimating marine benthos. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 35 : 419-429.
- MONROY A. & R. MAGGIO, 1966. Amino acid metabolism in the developing embryo. In: *Physiology of Echinodermata*, Boolootian, Wiley & Sons (Eds). New York, 743-756.
- MORTENSEN T., 1932. On an extraordinary ophiuroid *Ophiocanops fugiens* Koehler. *Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.*, 93: 1-18.
- NAGABHUSHANAM A. K. & J. S. COLMAN, 1959. Carrion-eating by ophiuroids. *Nature, Lond.*, 184 : 285.
- PASTEELS J.J., 1969. Excrétion de phosphatase acide par les cellules mucipares de la branchie de *Mytilus edulis* L. *Z. Zellforsch.*, 102 : 594-600.
- PATENT D.H., 1969. The reproductive cycle of *Gorgonocephalus caryi*. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)*, 136 : 241-252.
- PENTREATH R.J., 1969. The morphology of the gut and a qualitative review of digestive enzymes in some New Zealand ophiuroids. *J. Zool., Lond.*, 159 : 413-423.
- PEQUIGNAT E., 1966. " Skin digestion " and epidermal absorption in irregular and regular urchins and their probable relation to the outflow of spherule-coelomocytes. *Nature, Lond.*, 210 : 397-399.
- PIAUAUX A., 1977. Distribution and localization of the digestive laminarinases in animals. *Biochem. Syst. Ecol.*, 5 : 231-239.
- PRYGIEL J., DAVOULT D., DEWARUMEZ J.M., GLACON R. & A. RICHARD, 1988. Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. *C.R. Acad. Sc. Paris, Sér. III*, 306 : 5-10.
- PRZYLECKI S.J., 1926. La répartition et la dégradation de l'acide urique chez les invertébrés. *Arch. intern. Physiol.*, 20 : 159-202.

QUISTHOUDT C., 1983. Hydrologie du détroit du Pas-de-Calais : carbone-azote-chlorophylle. *D.E.A., U.S.T. Lille Flandres Artois, Station Marine de Wimereux*, 38 p.

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, Sér. III*, 304 : 245-250.

QUISTHOUDT C., BENTLEY D. & J.M. BRYLINSKI, 1987. Discontinuité hydrologique dans le détroit du Pas-de-Calais. *J. Plankton Res.*, 9 (5) : 995-1002.

REIMER R.D. & A.A. REIMER, 1975. Chemical control of feeding in four species of tropical ophiuroids of the genus *Ophioderma*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 51 A : 915-927.

REYNOLDS E.S., 1963. The use of lead citrate of high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.*, 17 : 208-212.

RICHARD A., SOUPLET A., DEWARUMEZ J.M. & B. VANDORPE, 1978. Le littoral de la Mer du Nord ; les problèmes d'environnement liés à l'industrialisation et aux aménagements portuaires. *Coll. Int. du C.N.R.S., Second Colloque Franco-Japonais de Géographie "Villes et Ports"* : 489-499.

RICHARD A., DEGROS N. & J.M. DEWARUMEZ, 1988. Pollutions métalliques des organismes benthiques du littoral français de la Mer du Nord (Calais-Dunkerque) : influence du régime alimentaire. *Oceanis*, 14(4) : 435-446.

RICHARDS F.A. & T.G. THOMPSON, 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.

ROSATI F., 1968. The fine structure of the alimentary canal of holothurians. *Monit. Zool. Ital.*, 2 : 49-86.

ROUBAUD P., 1965. Le tube digestif d'*Ophiothrix quinquemaculata* (Delle Chiaje). Etude histologique et mise au point technique. *Vie Milieu*, 16 : 757-807.

ROUSHDY H.M. & V.K. HANSEN, 1960. Ophiurids feeding on phytoplankton. *Nature, Lond.*, 188 : 517-518.

RUBENSTEIN D.J. & M.A.R. KOEHL, 1977. The mechanisms of filter feeding : some theoretical considerations. *Amer. Nat.*, III : 981-994.

SABATINI D.D., BENSCH K.G. & R.J. BARNETT, 1963. Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. *J. Cell. Biol.*, 17 : 19-58.

SCHECHTER J. & J. LUCERO, 1968. A light and electron microscopic investigation of the digestive system of the ophiuroid *Ophioderma panamensis*. *J. Morph.*, 124 : 451-482.

SELIGMAN A.M., WASSERKRUG H.L. & J.S. HANKER, 1966. A new staining method (OTO) for enhancing contrast of lipid-containing membranes and droplets in osmium tetroxide-fixed tissue with osmiophilic thiocarbohydrazide (TCH). *J. Cell. Biol.*, 30 : 424-432.

- SHIRAI H. & C.W. WALKER, 1988. Chemical control of asexual and sexual reproduction in Echinoderms. In: *Endocrinology of Selected Invertebrate Types*. Alan R. Liss, Inc., 453-476.
- SMITH J.E., 1937. The structure and function of the tube-feet in certain echinoderms. *J. mar. biol. Ass. U.K.* , 22 : 345-357.
- SMITH J.E., 1938. Occurrence of young *Ophiothrix fragilis* within the genital bursa of the adult. *Nature, Lond.* , 141 : 554.
- SMITH J.E., 1940. The reproductive system and associated organs of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *Q. J. Microsc. Sci.*, 132 : 267-309.
- STARR M. HIMMELMAN J.H. & J.C. THERRIAULT , 1992. Isolation and properties of a substance from the diatom *Phaeodactylum tricornutum* which induces spawning in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Mar. Ecol. Prog. Sér.* , 79 : 275-287.
- STEEMAN-NIELSEN E., 1952. The use of radioactive carbon (<sup>14</sup>C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 18 : 117-140.
- STICKLE W.B., 1988. Patterns of nitrogen excretion in the phylum Echinodermata. *Comp. Biochem. Physiol.*, 91 A : 317-321.
- STURENSSON U., 1976. Lead enrichment in shells of *Mytilus edulis*. *Ambio*, 5 : 253-256.
- THIERY J.P., 1967. Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. *J. Microscopie*, 6 : 987-1018.
- TOKIN I.B. & G.F. FILIMONOVA , 1977. Electron microscope study of the digestive system of *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinodermata : Echinoidea). *Mar. Biol.* , 44 : 143-155.
- TYLER P.A., 1977. Seasonal variation and ecology of gametogenesis in the genus *Ophiura* (Ophiuroidea : Echinodermata) from the Bristol Channel. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 30 : 185-197.
- TYLER P.A. & J.D. GAGE, 1980. Reproduction and growth of the deep-sea brittlestar *Ophiura ljunghmani* (Lyman). *Oceanol. Acta* , 3 (2) : 177-185.
- VALENTINE, J.F., 1991. The reproductive periodicity of *Microphiopholis atra* (Stimpson, 1852) and *Hemipholis elongata* (Say, 1825) (Echinodermata : Ophiuroidea) in eastern Mississippi sound. *Ophelia*, 33 (2) : 121-129.
- VANDEN BOSSCHE J.P. & M. JANGOUX , 1976. Epithelial origin of starfish coelomocytes. *Nature, Lond.* , 261 : 227-228.
- VEVERS H.G., 1952. A photographic survey of certain areas of sea-floor near Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 31 : 215-221.
- VEVERS H.G., 1956. Observations on feeding mechanisms in some echinoderms. *Proc. zool. Soc. Lond.* , 126 : 484-485.
- WALKER C.W., 1982. Nutrition of gametes. In : *Echinoderm nutrition* , Jangoux & Lawrence (Eds). Balkema, Rotterdam , 449-468.

WALKER C.W. & M.P. LESSER, 1989. Nutrition and development of brooded embryos in the brittlestar *Amphipholis squamata* : do endosymbiotic bacteria play a role ? *Mar. Biol.*, 103 : 519-530.

WALSH A., 1955. Flame atomic absorption spectrometry. *Spectrochim. Acta*, 7 : 108.

WARNER G.F., 1970. Brittle-star beds in Torbay, Devon. *Underwater Ass. Rep.*, 1969 : 81-85.

WARNER G.F., 1971. On the ecology of a dense bed of the brittle star *Ophiothrix fragilis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51 : 267-282.

WARNER G.F. & J.D. WOODLEY, 1975. Suspension-feeding in the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55 : 199-210.

WARNER G.F., 1982. Food and feeding mechanisms : Ophiuroidea. *In : Echinoderm nutrition*, Jangoux & Lawrence (Eds). Balkema, Rotterdam, 161-181.

WARREN L.J., 1981. Contamination of sediments by lead, zinc and cadmium : a review. *Environ. poll., sér. B* : 401-436.

WARTEL M., SKIKER M., AUGER Y. & A. BOUGHRIET, 1990. Interaction of manganese (II) with carbonates in sea water : assessment of the solubility product of  $MnCO_3$  and Mn distribution coefficient between the liquid phase and  $CaCO_3$  particles. *Mar. Chem.*, 29 : 99-117.

WEBB K.L., DUPAUL W.D. & C.F. D'ELIA, 1977. Biomass and nutrient flux measurements on *Holothuria atra* populations on windwards reef flats at Enewetak, Marshall Islands. *Proc. third int. Coral Reef Symp.*, 1 (Biol.) : 409-415.

WILSON J.B., HOLME N.A. & R.L. BARRETT, 1977. Population dispersal in the brittle-star *Ophiocomina nigra* (Abildgaard) (Echinodermata : Ophiuroidea). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 57 : 405-439.

**A N N E X E S**

## ANNEXE I

### Milieu de culture employé pour la croissance de *Skeletonema costatum* (LE BORGNE in BARNABE, 1986)

- Préparation des solutions mères (pour 10 l d'eau douce) :

#### Solution A

NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> : 800 g  
Biotine : 40 ml de solution à 1 g/l  
Vitamine B<sub>12</sub> : 40 g de poudre à 2%  
Thiamine (B<sub>1</sub>) : 8 g

#### Solution B

NaNO<sub>3</sub> : 1500 g

#### Solution Si

Na<sub>2</sub> SiO<sub>3</sub> : 300 g (acidification de la solution à pH 2)

#### Solution TM

CoCl<sub>2</sub> : 10 ml de solution à 10 g/l  
CuSO<sub>4</sub> : 10 ml de solution à 9,8 g/l  
ZnSO<sub>4</sub> : 10 ml de solution à 22 g/l  
MnCl<sub>2</sub> : 10 ml de solution à 180 g/l  
NaMoO<sub>4</sub> : 10 ml de solution à 6,3 g/l

- Dosage :

pour un volume de culture de 15 l, ajouter :

Solution A : 3,75 ml  
Solution B : 7,50 ml  
Solution Si : 15,00 ml  
Solution TM : 7,50 ml

Ces quantités ont été ajoutées tous les jours pendant la phase exponentielle de croissance.

ANNEXE II

**Analyses en composantes principales : tableaux des coefficients de corrélation entre les variables et matrices des corrélations entre les variables et les différents axes (première colonne : corrélations entre les variables et les axes principaux ; deuxième colonne : corrélations au carré).**

**Point fixe du 18.05.89**

	Chl.a	MES	COP	NOP	Fe	Mn	Pb	Cu	Cd
Chl.a	1.000								
MES	0.467	1.000							
COP	-0.011	-0.082	1.000						
NOP	0.015	0.344	0.787	1.000					
Fe	0.655	0.383	0.483	0.460	1.000				
Mn	0.717	0.445	-0.196	-0.023	0.728	1.000			
Pb	0.043	0.403	-0.114	-0.184	0.153	0.084	1.000		
Cu	0.075	0.384	-0.183	-0.214	0.242	0.236	0.944	1.000	
Cd	0.131	0.190	-0.197	-0.237	0.335	0.412	0.759	0.899	1.000

	AXE 1	AXE 2	AXE 3	AXE 4
Chl.a	0.5677	0.3222	-0.4622	0.2136
MES	0.6326	0.4002	-0.2731	0.0746
COP	-0.1200	0.0144	-0.7021	0.4930
NOP	-0.0345	0.0012	-0.8011	0.6418
Fe	0.6498	0.4222	-0.6832	0.4668
Mn	0.7055	0.4978	-0.3227	0.1041
Pb	0.7326	0.5367	0.4410	0.1945
Cu	0.8177	0.6686	0.4437	0.1969
Cd	0.8059	0.6494	0.3833	0.1470

**Point fixe du 25.05.89**

	Chl.a	MES	COP	NOP	Fe	Mn	Pb	Cu	Cd
Chl.a	1.000								
MES	0.985	1.000							
COP	0.993	0.986	1.000						
NOP	0.913	0.909	0.926	1.000					
Fe	0.935	0.937	0.938	0.854	1.000				
Mn	0.945	0.941	0.948	0.858	0.995	1.000			
Pb	-0.052	-0.045	-0.061	-0.135	0.204	0.211	1.000		
Cu	0.438	0.451	0.435	0.367	0.688	0.671	0.807	1.000	
Cd	0.206	0.194	0.200	0.199	0.285	0.294	0.477	0.519	1.000

	AXE 1	AXE 2	AXE 3	AXE 4
Chl.a	0.9652	0.9315	-0.2214	0.0490
MES	0.9639	0.9291	-0.2163	0.0468
COP	0.9672	0.9356	-0.2306	0.0532
NOP	0.9049	0.8189	-0.2769	0.0767
Fe	0.9857	0.9716	0.0385	0.0015
Mn	0.9888	0.9778	0.0352	0.0012
Pb	0.1588	0.0252	0.9404	0.8844
Cu	0.6372	0.4060	0.7188	0.5166
Cd	0.3399	0.1155	0.6344	0.4024

**Point fixe du 15.06.89**

	Chl.a	MES	COP	NOP	Fe	Mn	Pb	Cu	Cd
Chl.a	1.000								
MES	-0.313	1.000							
COP	0.117	0.486	1.000						
NOP	-0.190	0.587	0.115	1.000					
Fe	0.145	0.360	0.236	0.533	1.000				
Mn	0.083	0.336	0.024	0.548	0.635	1.000			
Pb	0.410	-0.261	0.035	-0.142	0.468	-0.007	1.000		
Cu	0.374	-0.265	0.022	-0.127	0.469	0.000	0.998	1.000	
Cd	0.068	0.188	0.445	-0.185	0.373	-0.065	0.331	0.308	1.000

	AXE 1	AXE 2	AXE 3	AXE 4
Chl.a	0.4361	0.1902	-0.3938	0.1550
MES	0.1295	0.0168	0.8409	0.7070
COP	0.3438	0.1182	0.3291	0.1083
NOP	0.1952	0.0381	0.8062	0.6499
Fe	0.8244	0.6796	0.4278	0.1830
Mn	0.3719	0.1383	0.6063	0.3675
Pb	0.8267	0.6834	-0.4724	0.2232
Cu	0.8175	0.6683	-0.4631	0.2145
Cd	0.5377	0.2891	-0.0311	0.0010

**Point fixe du 27.09.90**

	Chl.a	MES	CTP	COP	NOP	Fe	Mn	Pb	Cu	Cd
Chl.a	1.000									
MES	0.774	1.000								
CTP	0.629	0.562	1.000							
COP	0.597	0.818	0.812	1.000						
NOP	0.449	0.774	0.806	0.957	1.000					
Fe	0.944	0.809	0.798	0.745	0.646	1.000				
Mn	0.908	0.811	0.748	0.698	0.625	0.985	1.000			
Pb	0.852	0.760	0.476	0.398	0.378	0.821	0.857	1.000		
Cu	0.399	0.665	0.783	0.961	0.949	0.562	0.495	0.179	1.000	
Cd	0.617	0.700	0.967	0.909	0.920	0.784	0.737	0.495	0.886	1.000

	AXE 1	AXE 2	AXE 3	AXE 4
Chl.a	0.8231	0.6775	0.4964	0.2464
MES	0.8831	0.7799	0.1416	0.0200
CTP	0.8800	0.7745	-0.2074	0.0430
COP	0.9166	0.8401	-0.3523	0.1241
NOP	0.8716	0.7596	-0.4398	0.1934
Fe	0.9329	0.8702	0.3119	0.0973
Mn	0.9058	0.8205	0.3675	0.1351
Pb	0.7090	0.5027	0.6488	0.4210
Cu	0.8016	0.6426	-0.5800	0.3364
Cd	0.9296	0.8642	-0.2838	0.0805

