

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE LILLE

STATION MARINE DE WIMEREUX

THESE PRESENTEE PAR

Aline Migné

pour obtenir le titre de

Docteur de l'Université de Lille

en

Environnement et écosystèmes marins et continentaux

**ROLE DES ORGANISMES SUSPENSIVORES DANS LES TRANSFERTS
PELAGO-BENTHIQUES D'UNE ZONE DE FORT HYDRODYNAMISME**

(DETROIT DU PAS DE CALAIS, MANCHE ORIENTALE) :

FLUX ET BILANS D'AZOTE ET DE CARBONE.



soutenue le 27 novembre 1996 devant le jury composé de :

Président	Pr. Serge Frontier	Université de Lille I
Rapporteurs	Dr. Guy Boucher	Museum National d'Histoire Naturelle
	Dr. Christian Hily	Université de Bretagne Occidentale
Examineurs	Dr. Pierre Chardy	IFREMER Brest
	Dr. Dominique Davoult	Université de Lille I (Directeur de Thèse)
	Pr. Paul Nival	Université de Paris VI

Avant propos

Ce travail a été réalisé à la Station Marine de Wimereux (URA 1363 du CNRS) sous la direction de Serge Frontier et sous la responsabilité scientifique de Dominique Davoult. Pendant ces années d'étude, j'ai bénéficié d'une bourse du Ministère de la Recherche et de l'Espace.

Je tiens à remercier les personnes qui ont accepté de juger ce travail :

-Monsieur le Professeur Serge FRONTIER, de l'Université de Lille I, Directeur de la Station Marine de Wimereux, m'a permis d'accéder au DEA d'Océanologie biologique, puis il a assuré la direction de cette thèse. Enfin, il a bien voulu présider le jury.

-Monsieur Guy BOUCHER, du Museum National d'Histoire Naturelle, et Monsieur Christian HILY, de l'Université de Bretagne Occidentale, ont tous deux accepté d'être rapporteurs de cette thèse. Leurs remarques et critiques ont permis d'améliorer le manuscrit.

-Monsieur Pierre CHARDY, de l'IFREMER de Brest, a accepté de participer au jury malgré son emploi du temps chargé.

-Monsieur le Professeur Paul NIVAL, de l'Université de Paris VI, m'a permis d'effectuer le DEA d'Océanologie biologique. Il a accepté, lui aussi malgré un emploi du temps chargé, de participer au jury.

-Enfin, Dominique DAVOULT, de l'Université de Lille I, m'a accordé sa confiance en me proposant ce sujet. Il a suivi ce travail dans toutes ses phases et a fortement contribué à ce qu'il se passe dans de bonnes conditions.

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

-Les plongeurs : Dominique, Françoise, Marie-Andrée, Ingrid, Alain, Jean-Paul, Philippe et les marins : Charly, Jean-Claude.

-Marie-Andrée Janquin, Alain Kupka et Alain Lefebvre ont réalisé les analyses CHN et ont participé à diverses manip.

-Valérie Gentilhomme a effectué les dosages d'urée.

-Michel Frankignoulle, de l'Université de Liège, nous a gracieusement fourni son programme "CO₂ 1.0, to calculate seawater CO₂ Chemistry".

-Dominique Menu a réalisé (avec talent!) les appareillages nécessaires à nos expériences (n'hésitant pas à les modifier selon nos exigences) : le respiromètre, l'incubateur de nauplii d'*Artemia*, la chambre benthique (qu'il nous pardonne notre mauvaise utilisation!) et le canal hydrodynamique.

Merci à l'ensemble des chercheurs, techniciens, secrétaires, étudiants, militaires de la station (permanents ou de passage) et merci particulièrement à Laura et Christophe pour leur précieuse compagnie. Merci aussi aux anciens collègues du DEA qui sont restés des amis : Behzi, Eliana, Nicolas, Olivier, Rémi et Tarek.

Enfin, un énorme merci à mes parents et à ma famille.

RESUME

Le peuplement macrobenthique dominant du détroit du Pas de Calais est caractéristique des fonds caillouteux de la Manche soumis à un hydrodynamisme intense. L'étude quantitative de ce peuplement, au moyen de prélèvements au quadrat en plongée autonome, permet d'en préciser la biomasse qui montre une faible fluctuation au cours de l'année et apparaît comme l'une des plus importantes en zone tempérée : 280 g.m^{-2} (en poids sec libre de cendre). Trois espèces (l'ophiure *Ophiothrix fragilis* et les deux cnidaires *Urticina felina* et *Alcyonium digitatum*) dominent ce peuplement et représentent au moins 97 % de la biomasse totale quelle que soit la période de l'année. Ces trois espèces se nourrissent aux dépens de la masse d'eau et leurs modes de nutrition apparaissent complémentaires. Etant donné leur forte biomasse, elles sont certainement responsables de l'essentiel des échanges de matière entre la masse d'eau et le peuplement dans ce contexte sédimentaire peu favorable à l'abondance de la meiofaune et à l'activité microbienne. Elles semblent donc constituer un résumé réaliste du peuplement. Des mesures expérimentales de respiration (consommation d'oxygène et production de dioxyde de carbone) et d'excrétion ammoniacquée permettent d'estimer l'importance des flux de carbone et d'azote à l'interface eau-sédiment liés au métabolisme de ces trois espèces : $142 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ et $19 \text{ gN.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Ces flux représentent 40 à 60 % des besoins en carbone du phytoplancton et 30 à 50 % de ses besoins en azote. Quelques mesures *in situ* sont présentées mais restent insuffisantes pour valider ou corriger les mesures de laboratoire. Les résultats de la nutrition expérimentale en canal hydrodynamique, abordée pour les deux espèces microphages (*O. fragilis* et *A. digitatum*), ne sont pas généralisables aux conditions environnementales naturelles. L'ingestion des trois espèces est donc estimée à partir de l'équation d'équilibre énergétique. Un bilan des flux de carbone et d'azote intégrant les entrées dans le système benthique (ingestion) et les sorties (respiration, excrétion et égestion) est ainsi proposé à l'échelle de l'année et du mètre carré. Ce bilan souligne l'importance de l'advection et l'origine allochtone de la ressource dans le fonctionnement du système et suggère que ce système côtier représente une source de dioxyde de carbone et de substances nutritives.

ABSTRACT

The main macrobenthic community of the Dover Strait is typical of coarse sediments (gravels and pebbles) in areas of the English Channel exposed to strong tidal currents. The quantitative survey of the community (by scuba diving) shows that biomass, which varies during the year, is one of the highest in temperate seas: 280 g.m^{-2} (ash free dry weight). Three species (the ophiurid *Ophiothrix fragilis* and the two cnidarians *Urticina felina* and *Alcyonium digitatum*) account at least for 97 % of the biomass whatever the season. The feeding habits of these three species depend on the water column dynamics and they also seem to be complementary. As the three species represent a high biomass, and since meiofauna and microbial activity are limited in such sediment, we suspect them to be responsible for the main part of exchanges at the water-boundary layer. Experimental measurements of respiration (oxygen consumption and carbon dioxide production) and excretion (ammonia production) allow us to calculate carbon and nitrogen fluxes ($142 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ and $19 \text{ gN.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) due to the metabolism of the three species. These fluxes account for 40 - 60 % of phytoplankton carbon requirements and for 30 - 50 % of its nitrogen requirements, but the few *in situ* measurements are not sufficient to validate the laboratory measurements. Results of experimental nutrition carried out on *O. fragilis* and *A. digitatum* (both microphageous) cannot be applied to the natural environmental conditions. Ingestion by the three species is so far estimated using the energy budget. Then, the annual balance between input (ingestion) and output (egestion, excretion, respiration) shows the necessity for allochthonous material and advection. This balance also indicates that this coastal ecosystem is a source of carbon dioxide and nutrients.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
CHAPITRE I MATERIELS ET METHODES	
I.1. LA ZONE D'ETUDE	
I.1.1. Géographie	8
I.1.2. Hydrodynamisme	8
I.1.3. Hydrologie	10
I.1.4. Couverture sédimentaire	11
I.1.5. Communauté benthique	11
I.1.6. Choix de la station	12
I.2. SUIVI QUANTITATIF DU PEUPEMENT	
I.2.1. Prélèvement du macrobenthos	12
I.2.2. Traitements des échantillons	
I.2.2.1. Détermination de la composition spécifique	13
I.2.2.2. Détermination des groupes trophiques	14
I.2.2.3. Mesure de la biomasse	15
I.2.3. Analyse des données	
I.2.3.1. Diversité - Régularité	15
I.2.3.2. Hétérogénéité spatio-temporelle	16
I.2.3.3. Répartition spatiale des espèces dominantes	17
I.3. ETUDE DES TROIS ESPECES DOMINANTES	
I.3.1. Prélèvements	18
I.3.2. Biométrie	
I.3.2.1. Taille	18
I.3.2.2. Biomasse	18
I.3.2.3. Contenus en carbone et azote	18
I.3.3. Mesures de métabolisme	
I.3.3.1. Mesure de la consommation d'oxygène	20
I.3.3.2. Mesure de la production de dioxyde de carbone	20
I.3.3.3. Estimation du quotient respiratoire (RQ)	23
I.3.3.4. Estimation du rapport atomique O:N	23
I.3.3.5. Mesure de l'excrétion ammoniacuée	24
I.3.3.6. Mesures <i>in situ</i>	24
I.3.3.7. Nutrition expérimentale	25

CHAPITRE II DISTRIBUTION QUANTITATIVE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DU PEUPELEMENT DES CAILLOUTIS

II.1. RICHESSE SPECIFIQUE	29
II.2. BIOMASSE	31
II.3. DIVERSITE	31
II.4. HETEROGENEITE SPATIALE	33
II.5. HETEROGENEITE TEMPORELLE	33
II.6. DISCUSSION	37
II.7. CONCLUSION	39

CHAPITRE III PRESENTATION DES TROIS ESPECES DOMINANTES DU PEUPELEMENT : BIOLOGIE, BIOMETRIE

III.1. BIOLOGIE (SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE)	40
III.1.1. <i>Ophiothrix fragilis</i>	
III.1.1.1. Systématique	40
III.1.1.2. Distribution	40
III.1.1.3. Morphologie et biométrie	41
III.1.1.4. Habitat	41
III.1.1.5. Reproduction et développement	42
III.1.1.6. Nutrition	43
III.1.1.7. Respiration	43
III.1.1.8. Excrétion et égestion	44
III.1.1.9. Prédation, commensalisme et parasitisme	44
III.1.2. <i>Urticina felina</i>	
III.1.2.1. Systématique	45
III.1.2.2. Distribution	45
III.1.2.3. Morphologie	46
III.1.2.4. Habitat	46
III.1.2.5. Reproduction et développement	46
III.1.2.6. Nutrition	47
III.1.2.7. Prédation	48
III.1.3. <i>Alcyonium digitatum</i>	
III.1.3.1. Systématique	48
III.1.3.2. Distribution	49
III.1.3.3. Morphologie	49
III.1.3.4. Habitat	49
III.1.3.5. Reproduction et développement	50
III.1.3.6. Nutrition	51
III.1.3.7. Respiration	52

III.1.3.8. Relation parasite / hôte	52
III.2. BIOMETRIE	
III.2.1. Relations taille-poids	52
III.2.2. Expression de la biomasse en carbone et azote	54
CHAPITRE IV METABOLISME : MESURES EXPERIMENTALES	
IV. 1. RESPIRATION	64
IV.1.1. Variations saisonnières de la respiration	
IV.1.1.1. Variations saisonnières de la consommation d'oxygène	65
IV.1.1.2. Variations saisonnières de la production de dioxyde de carbone	83
IV.1.2. Influence de l'état nutritionnel sur la respiration	
IV.1.2.1. Résultats expérimentaux	98
IV.1.2.2. Réinterprétation des résultats obtenus au cours du suivi saisonnier en fonction de l'influence de l'état nutritionnel	99
IV.1.3. Autres paramètres pouvant influencer la respiration	
IV.1.3.1. Concentration en oxygène du milieu d'incubation	104
IV.1.3.2. Taille de l'organisme	106
IV.1.4. Discussion	107
IV.1.5. Conclusion : estimation de la production annuelle de carbone due à la respiration des trois populations dominantes du peuplement	109
IV.2. EXCRETION	
IV.2.1. Variations saisonnières de l'excrétion ammoniacquée d' <i>Alcyonium</i> <i>digitatum</i> et <i>Urticina felina</i>	112
IV.2.2. Influence de l'état nutritionnel sur l'excrétion ammoniacquée d' <i>Alcyonium</i> <i>digitatum</i> et <i>Urticina felina</i>	120
IV.2.3. Discussion	123
IV.2.4. Recherche d'un autre produit d'excrétion azotée : l'urée	125
IV.2.5. Conclusion : estimation de la production annuelle d'azote due à l'excrétion ammoniacquée des trois populations dominantes du peuplement	125
IV.3. RAPPORTS METABOLIQUES	
VI.3.1. Quotient respiratoire	129
VI.3.2. Rapport atomique O:N	130
IV.3.3. Discussion	132
IV.4. MESURES <i>IN SITU</i>	133
IV.5. NUTRITION EXPERIMENTALE	
IV.5.1. Mesures complémentaires réalisées sur <i>Ophiothrix fragilis</i>	138
IV.5.2. Nutrition expérimentale d' <i>Alcyonium digitatum</i>	
IV.5.2.1. Choix de la substance nutritive	142
IV.5.2.2. Ingestion en fonction du flux de substances nutritives	152

IV.5.3. Discussion	155
IV.5.4. Conclusion : estimation de la consommation annuelle de carbone et d'azote due à la nutrition des trois populations dominantes du peuplement	156
CONCLUSION	160
BIBLIOGRAPHIE	166
ANNEXES	
1- Migné A. & D. Davoult, 1995. Multi-scale heterogeneity in a macrobenthic epifauna community. <i>Hydrobiologia</i> , 300/301: 375-381.	
2 - Liste faunistique.	
3 - Migné A., Davoult D., Janquin M.A. & A. Kupka, 1996. Biometrics, carbon and nitrogen content in two cnidarians: <i>Urticina felina</i> and <i>Alcyonium digitatum</i> . <i>J. mar. biol. Ass. U.K.</i> , 76: 595-602.	
4 - Migné A. & D. Davoult. Carbon dioxide and metabolic parameters in the ophiurid <i>Ophiothrix fragilis</i> . <i>Mar. Biol.</i> (épreuves)	
5 - Migné A. & D. Davoult. Oxygen consumption in two benthic cnidarians: <i>Alcyonium digitatum</i> (Linnaeus, 1758) and <i>Urticina felina</i> (Linnaeus, 1767). <i>Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology, Nationaal Natuurhistorisch Museum, The Netherlands.</i> (épreuves)	
6 - Migné A. & D. Davoult. Ammonium excretion in two benthic cnidarians: <i>Alcyonium digitatum</i> (Linnaeus, 1758) and <i>Urticina felina</i> (Linnaeus, 1767). <i>J. Sea Res.</i> (sous presse)	

LISTE DES FIGURES

<p>Figure 1 : Schéma simplifié des transferts de matière entre la masse d'eau et la population d'<i>Ophiothrix fragilis</i>.</p>	4
<p>Figure 2 : Localisation du site d'étude.</p>	9
<p>Figure 3 : Mesure de la vitesse de courant dans la zone d'étude, en subsurface et à proximité du fond (d'après Davoult, 1988).</p>	9
<p>Figure 4 : Dispositif expérimental des mesures de consommation d'oxygène.</p>	21
<p>Figure 5 : Mise en place de l'agitateur magnétique sur la chambre benthique.</p>	26
<p>Figure 6 : Prélèvement à la seringue dans la chambre benthique.</p>	26
<p>Figure 7 : Canal hydrodynamique utilisé pour les expériences de nutrition réalisées sur <i>Alcyonium digitatum</i>.</p>	28
<p>Figure 8 : Evolution temporelle de la biomasse moyenne du peuplement calculée sur les 8 réplicats (poids sec libre de cendre en $g \cdot m^{-2} \pm$ intervalle de confiance à 95 %) en fonction de la date de prélèvement (en jour julien).</p>	30
<p>Figure 9 : Dendrogrammes des affinités spécifiques entre réplicats (1 à 8) réalisés à chaque date de prélèvement (indice de similarité de Sørensen, algorithme de Lance & Williams).</p>	32
<p>Figure 10 : Dispersion des trois espèces dominantes du peuplement à l'échelle de $0,1 m^2$ (moyenne et variance de la biomasse en PSLC) comparée à une dispersion au hasard (loi de Poisson, intervalle de confiance 95 %).</p>	35
<p>Figure 11 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre périodes de prélèvement (indice de similarité de Sørensen, algorithme de Lance & Williams).</p>	35
<p>Figure 12 : Ordination des espèces dominantes et des dates de prélèvement sur les deux premiers axes de l'AFC réalisée sur les biomasses (PSLC) de l'ensemble des prélèvements.</p>	36
<p>Figure 13 : Relation entre la biomasse (poids sec libre de cendre en g) et la hauteur (en mm) chez <i>Alcyonium digitatum</i>.</p>	53
<p>Figure 14 : Relations entre le contenu (g) en carbone (a), carbone organique (b) ou azote (c) et la hauteur (mm) chez <i>Alcyonium digitatum</i>.</p>	55
<p>Figure 15 : Relations entre le contenu (g) en carbone (a), carbone organique (b) ou azote (c) et le poids sec (g) chez <i>Alcyonium digitatum</i>.</p>	57
<p>Figure 16 : Relations entre le contenu (g) en carbone (a), carbone organique (b) ou azote (c) et le poids sec libre de cendre (g) chez <i>Alcyonium digitatum</i>.</p>	58
<p>Figure 17 : Relations entre le contenu (g) en carbone organique (a) ou azote (b) et le poids sec (g) chez <i>Urticina felina</i>.</p>	59
<p>Figure 18 : Relations entre le contenu (g) en carbone organique (a) ou azote (b) et le poids sec libre de cendre (g) chez <i>Urticina felina</i>.</p>	60

Figure 19 (1/2) : Mesure de la consommation d'oxygène chez <i>Ophiothrix fragilis</i> entre février 1993 et mars 1994. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'O ₂ disponible par unité de biomasse (PSLC) en mg.g ⁻¹ .	68
Figure 19 (2/2) : Mesure de la consommation d'oxygène chez <i>Ophiothrix fragilis</i> entre mars 1994 et juillet 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'O ₂ disponible par unité de biomasse (PSLC) en mg.g ⁻¹ .	69
Figure 20 : Taux de consommation d'oxygène (en mg.g ⁻¹ .h ⁻¹) par <i>Ophiothrix fragilis</i> mesurés à différentes périodes de l'année (exprimées en jour julien) et sinusoïdes ajustées en 1993 (a), 1994 (b) et entre février 1993 et juillet 1995 (c).	70
Figure 21 : Températures (°C) d'incubation des mesures de consommation d'oxygène par <i>Ophiothrix fragilis</i> à différentes périodes de l'année (jours juliens) et sinusoïdes ajustées en 1993 (a), 1994 (b) et entre février 1993 et juillet 1995 (c).	71
Figure 22 : Régression linéaire entre le taux de consommation d'oxygène (mg.g ⁻¹ .h ⁻¹) mesuré chez <i>Ophiothrix fragilis</i> et la température d'incubation (°C).	72
Figure 23 (1/2) : Mesure de la consommation d'oxygène chez <i>Alcyonium digitatum</i> entre mars 1993 et juillet 1994. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'O ₂ disponible par unité de biomasse (PSLC) en mg.g ⁻¹ .	75
Figure 23 (2/2) : Mesure de la consommation d'oxygène chez <i>Alcyonium digitatum</i> entre septembre 1994 et juillet 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'O ₂ (PSLC) en mg.g ⁻¹ .	76
Figure 24 : Taux de consommation d'oxygène (mg.g ⁻¹ .h ⁻¹) par <i>Alcyonium digitatum</i> mesurés entre mars 1993 et juillet 1995 (dates exprimées en jours juliens) et sinusoïde ajustée.	77
Figure 25 : Régression linéaire entre le taux de consommation d'oxygène (mg.g ⁻¹ .h ⁻¹) mesuré chez <i>Alcyonium digitatum</i> et la température d'incubation (°C).	77
Figure 26 (1/2) : Mesure de la consommation d'oxygène chez <i>Urticina felina</i> entre février 1993 et juillet 1994. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'O ₂ disponible par unité de biomasse (PSLC) en mg.g ⁻¹ .	79
Figure 26 (2/2) : Mesure de la consommation d'oxygène chez <i>Urticina felina</i> entre septembre 1994 et juillet 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'O ₂ disponible par unité de biomasse (PSLC) en mg.g ⁻¹ .	80
Figure 27 : Taux de consommation d'oxygène (mg.g ⁻¹ .h ⁻¹) par <i>Urticina felina</i> mesurés entre février 1993 et juillet 1995 (dates exprimées en jours juliens) et sinusoïde ajustée.	81
Figure 28 : Taux de consommation d'oxygène (mg.g ⁻¹ .h ⁻¹) par <i>Urticina felina</i> en fonction de la température d'incubation (°C).	81
Figure 29 : Mesure de l'alcalinité : régression forcée à l'origine entre les pH des mélanges acides réalisés en début d'incubation (pH _i) et les pH des mélanges réalisés en fin d'incubation (pH _f).	82

Figure 30 : Mesure de la production de dioxyde de carbone chez <i>Ophiothrix fragilis</i> entre mars 1994 et juillet 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité de CO ₂ disponible par unité de biomasse (poids sec libre de cendre) en mgC.g ⁻¹ .	85
Figure 31 : Taux de production de dioxyde de carbone (mgC.g ⁻¹ .h ⁻¹) par <i>Ophiothrix fragilis</i> mesurés entre mars 1994 et juillet 1995 (dates exprimées en jours juliens) et sinusoïde ajustée.	86
Figure 32 : Régression linéaire entre le taux de production de dioxyde de carbone mesuré chez <i>Ophiothrix fragilis</i> (mgC.g ⁻¹ .h ⁻¹) et la température d'incubation (°C).	86
Figure 33 : Estimation d'un RQ moyen pour <i>Ophiothrix fragilis</i> (rapport molaire de la quantité de dioxyde de carbone produit sur la quantité d'oxygène consommé).	87
Figure 34 : Mesure de la production de dioxyde de carbone chez <i>Alcyonium digitatum</i> entre février 1994 et juillet 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité de CO ₂ disponible par unité de biomasse (PSLC) en mgC.g ⁻¹ .	90
Figure 35 : Taux de production de dioxyde de carbone (mgC.g ⁻¹ .h ⁻¹) par <i>Alcyonium digitatum</i> mesurés entre février 1994 et juillet 1995 (dates exprimées en jours juliens) et sinusoïde ajustée.	91
Figure 36 : Taux de production de dioxyde de carbone (mgC.g ⁻¹ .h ⁻¹) par <i>Alcyonium digitatum</i> en fonction de la température d'incubation (°C).	91
Figure 37 : Estimation d'un RQ moyen pour <i>Alcyonium digitatum</i> (rapport molaire de la quantité de dioxyde de carbone produit sur la quantité d'oxygène consommé).	92
Figure 38 : Mesure de la production de dioxyde de carbone chez <i>Urticina felina</i> entre mars 1994 et juillet 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité de CO ₂ disponible par unité de biomasse (poids sec libre de cendre) en mgC.g ⁻¹ .	94
Figure 39 : Taux de production de dioxyde de carbone (mgC.g ⁻¹ .h ⁻¹) par <i>Urticina felina</i> mesurés entre mars 1994 et juillet 1995 (dates exprimées en jours juliens).	95
Figure 40 : Taux de production de dioxyde de carbone (mgC.g ⁻¹ .h ⁻¹) par <i>Urticina felina</i> en fonction de la température d'incubation (°C).	95
Figure 41 : Estimation d'un RQ moyen pour <i>Urticina felina</i> (rapport molaire de la quantité de dioxyde de carbone produit sur la quantité d'oxygène consommé).	96
Figure 42 : Taux de consommation d'oxygène (mg.g ⁻¹ .h ⁻¹) en fonction de l'état nutritionnel (le jour 0 correspond à la dernière prise de nourriture) chez <i>Ophiothrix fragilis</i> (a), <i>Alcyonium digitatum</i> (b) et <i>Urticina felina</i> (c).	100
Figure 43 : Taux de production de dioxyde de carbone (mgC.g ⁻¹ .h ⁻¹) en fonction de l'état nutritionnel (le jour 0 correspond à la dernière prise de nourriture) chez <i>Ophiothrix fragilis</i> (a), <i>Alcyonium digitatum</i> (b) et <i>Urticina felina</i> (c).	101
Figure 44 : Taux de consommation d'oxygène (mg.l ⁻¹ .h ⁻¹) en fonction de la teneur initiale en oxygène du milieu d'incubation (mg.l ⁻¹) dans les expériences concernant <i>Ophiothrix fragilis</i> (a), <i>Alcyonium digitatum</i> (b) et <i>Urticina felina</i> (c).	103

Figure 45 : Régression linéaire entre la teneur initiale en oxygène du milieu d'incubation (mg.l ⁻¹) et la température (°C) pour l'ensemble des mesures de respiration.	105
Figure 46 : Estimation de la production de carbone due à la respiration des trois espèces dominantes du peuplement (g.m ⁻²) : estimations mensuelles (a) cumulées sur une année (b).	110
Figure 47 : Mesure de l'excrétion ammoniacquée chez <i>Alcyonium digitatum</i> entre juin 1993 et avril 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'ammoniaque produite par unité de biomasse (poids sec libre de cendre) en µgN.g ⁻¹ .	113
Figure 48 : Mesure de l'excrétion ammoniacquée chez <i>Urticina felina</i> entre mars 1993 et mai 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'ammoniaque produite par unité de biomasse (poids sec libre de cendre) en µgN.g ⁻¹ .	114
Figure 49 : Evolution de la teneur en ammoniaque dans les expériences témoin réalisées sur le pont du bateau. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : DO (à 630 nm).	115
Figure 50 : Taux d'excrétion ammoniacquée (µgN.g ⁻¹ .h ⁻¹) par <i>Alcyonium digitatum</i> mesurés entre juin 1993 et avril 1995 (dates exprimées en jours juliens) et sinusoïde ajustée.	117
Figure 51 : Régression linéaire entre le taux d'excrétion ammoniacquée (µgN.g ⁻¹ .h ⁻¹) mesuré chez <i>Alcyonium digitatum</i> et la température du milieu (°C).	117
Figure 52 : Taux d'excrétion ammoniacquée (µgN.g ⁻¹ .h ⁻¹) par <i>Urticina felina</i> mesurés entre mars 1993 et mai 1995 (dates exprimées en jours juliens) et sinusoïde ajustée.	118
Figure 53 : Taux d'excrétion ammoniacquée (µgN.g ⁻¹ .h ⁻¹) par <i>Urticina felina</i> en fonction de la température du milieu (°C).	118
Figure 54 : Comparaison du taux d'excrétion ammoniacquée mesuré sur <i>Alcyonium digitatum</i> immédiatement après le prélèvement (I) et après 7 jours de jeûne (II).	119
Figure 55 : Evolution de la teneur en ammoniaque dans les témoins réalisés en laboratoire parallèlement aux expériences faisant intervenir l'état nutritionnel. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : DO (à 630 nm).	121
Figure 56 : Mesures de l'excrétion ammoniacquée et de l'excrétion d'urée réalisées en laboratoire (a et b) et témoin (c), et mesures réalisées sur le pont du bateau (d et e). Abscisse : temps en heures. Ordonnée : concentration en ammoniaque et en urée en µmole.l ⁻¹ .	126
Figure 57 : Estimation de la production d'azote due à l'excrétion ammoniacquée des trois espèces dominantes du peuplement (g.m ⁻²) : estimations mensuelles (a) cumulées sur une année (b).	127
Figure 58 : Taux d'excrétion ammoniacquée (µgN.g ⁻¹ .h ⁻¹) mesurés au cours des expériences de respiration (dates exprimées en jours juliens) chez <i>Ophiothrix fragilis</i> (a), <i>Alcyonium digitatum</i> (b) et <i>Urticina felina</i> (c).	131

- Figure 59** : Nutrition expérimentale d'*Ophiothrix fragilis* en canal hydrodynamique.
 (a) : diminution de la teneur en chlorophylle *a* (en $\mu\text{g.l}^{-1}$) dans 7 expériences et 2 témoins. (b) : nutrition (en $\mu\text{gChla.ind}^{-1}.\text{h}^{-1}$) en fonction du flux de substances nutritives (en $\text{mgChla.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). D'après Davoult *et al.*, 1994. 137
- Figure 60** : Evolution de la teneur en chlorophylle *a* (en $\mu\text{g.l}^{-1}$) dans les expériences témoins, en canal hydrodynamique, à faible et à forte vitesse de courant. 139
- Figure 61** : Nutrition d'*Ophiothrix fragilis* (en $\mu\text{gChla.ind}^{-1}.\text{h}^{-1}$) en fonction de la teneur en chlorophylle *a* (en $\mu\text{g.l}^{-1}$) et de la vitesse du courant (en m.s^{-1}). 140
- Figure 62** : Nutrition d'*Ophiothrix fragilis* (en $\mu\text{gChla.ind}^{-1}.\text{h}^{-1}$) en fonction du flux de substances nutritives (en $\mu\text{gChla.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). 141
- Figure 63** : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en cristalliseur.
 Abscisse : temps en heures. Ordonnée : teneur en chlorophylle *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$. 144
- Figure 64** : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en cristalliseur. Abscisse : teneur en chlorophylle *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$. Ordonnée : taux d'ingestion en $\mu\text{gChla.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$. 145
- Figure 65** : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en cristalliseur. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : teneur en nauplii d'*Artemia sp.* en nombre d'individus par litre, selon deux méthodes de comptage. 149
- Figure 66** : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en cristalliseur. Abscisse : teneur en nauplii d'*Artemia sp.* (ind.l^{-1}). Ordonnée : ingestion ($\text{ind.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$). 150
- Figure 67** : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en canal hydrodynamique : évolution de la teneur en nauplii d'*Artemia sp.* dans trois expériences et un témoin. 151
- Figure 68** : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en canal hydrodynamique.
 Abscisse : teneur en nauplii d'*Artemia sp.* (ind.l^{-1}). Ordonnée : taux d'ingestion ($\text{ind.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$). 153
- Figure 69** : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en canal hydrodynamique.
 Abscisse : flux de nauplii d'*Artemia sp.* ($\text{ind.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Ordonnée : taux d'ingestion ($\text{ind.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$). 154

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Biomasse globale moyenne et biomasse moyenne des trois espèces dominantes du peuplement (poids sec libre de cendre en $\text{g.m}^{-2} \pm$ l'intervalle de confiance à 95 %) mesurées sur les 8 répliqués, à chaque date de prélèvement.	30
Tableau 2 : Paramètres des AFC réalisées sur les biomasses (PSLC) à chaque date de prélèvement.	34
Tableau 3 : Contenus en carbone et azote (exprimés en % du poids sec) en été et en hiver chez <i>Alcyonium digitatum</i> et <i>Urticina felina</i> .	61
Tableau 4 : Suivi saisonnier de la consommation d'oxygène chez <i>Ophiothrix fragilis</i> , paramètres et résultats des mesures.	67
Tableau 5 : Suivi saisonnier de la consommation d'oxygène chez <i>Alcyonium digitatum</i> , paramètres et résultats des mesures.	73
Tableau 6 : Suivi saisonnier de la consommation d'oxygène chez <i>Urticina felina</i> , paramètres et résultats des mesures.	78
Tableau 7 : Suivi saisonnier de la production de dioxyde de carbone chez <i>Ophiothrix fragilis</i> , paramètres et résultats des mesures.	84
Tableau 8 : Suivi saisonnier de la production de dioxyde de carbone chez <i>Alcyonium digitatum</i> , paramètres et résultats des mesures.	89
Tableau 9 : Suivi saisonnier de la production de dioxyde de carbone chez <i>Urticina felina</i> , paramètres et résultats des mesures.	93
Tableau 10 : Mesures de respiration (consommation d'oxygène et production de dioxyde de carbone) en fonction de l'état nutritionnel d' <i>Ophiothrix fragilis</i> , <i>Alcyonium digitatum</i> et <i>Urticina felina</i> .	97
Tableau 11 : Correction du taux de consommation d'oxygène chez <i>Ophiothrix fragilis</i> en fonction du nombre de jours séparant la mesure de la récolte.	102
Tableau 12 : Correction du taux de consommation d'oxygène chez <i>Alcyonium digitatum</i> en fonction du nombre de jours séparant la mesure de la récolte.	102
Tableau 13 : Suivi saisonnier de l'excrétion ammoniacuée d' <i>Alcyonium digitatum</i> et <i>Urticina felina</i> , conditions expérimentales et paramètres de l'équation $Y = a t$ (Y = excrétion cumulée en $\mu\text{gN.g}^{-1}$, t = temps en heure, a = taux d'excrétion en $\mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$).	116
Tableau 14 : Influence de l'état nutritionnel sur l'excrétion ammoniacuée d' <i>Alcyonium digitatum</i> et <i>Urticina felina</i> .	122
Tableau 15 : Mesures de la concentration en ammoniacuée ($\mu\text{mole.l}^{-1}$) et en dioxyde de carbone (mmole.l^{-1}) en début (T_i) et en fin (T_f) d'incubation d' <i>Alcyonium digitatum</i> et <i>Urticina felina</i> .	135
Tableau 16 : Conditions expérimentales des essais de nutrition d' <i>Alcyonium digitatum</i> par une culture de la diatomée <i>Skeletonema costatum</i> .	143

Tableau 17 : Nutrition expérimentale d' <i>Alcyonium digitatum</i> par des nauplii d' <i>Artemia sp.</i> en cristalliseur, paramètres et résultats.	147
Tableau 18 : Paramètres des expériences de nutrition d' <i>Alcyonium digitatum</i> par des nauplii d' <i>Artemia sp.</i> en canal hydrodynamique.	151
Tableau 19 : Estimation de l'ingestion annuelle (en carbone et azote) des trois espèces dominantes du peuplement en fonction de leur production (P), leur respiration (R), leur excrétion (Ex) et leur égestion (Eg) annuelles et selon l'équation : I = P + R + Ex + Eg.	158

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Les zones côtières, domaine marin couvrant le littoral et le plateau continental (jusqu'à environ 200 m de profondeur), constituent une entité singulière de l'océan :

(i) les gradients physiques, sédimentaires et biologiques s'y intensifient, engendrant des conditions de milieu contrastées et une grande variété d'écosystèmes,

(ii) les eaux océaniques y interagissent avec les apports des bassins versants dans les processus de production, de migration ou de transformation de matière,

(iii) la production y est très élevée

Ces zones représentent environ 10 % de la surface globale des océans, mais on estime qu'elles fournissent entre le quart (Mann, 1982) et le tiers (Wollast, 1991) de la production primaire totale, et 80 % des ressources vivantes marines exploitées par l'homme. Avec l'influence anthropique croissante sur les écosystèmes côtiers, de nombreuses questions se posent sur leur dynamique et sur leur rôle dans le fonctionnement du système océanique. Les mers épicontinentales sont ainsi devenues une zone d'étude privilégiée pour de nombreux programmes de recherche aux plans mondial, national et régional.

Dans le contexte de l'augmentation des concentrations atmosphériques en dioxyde de carbone, le rôle des océans dans le cycle du carbone est au centre des préoccupations scientifiques actuelles (programme JGOFS : Joint Global Ocean Flux Study). En particulier, des études sont en cours afin de déterminer si la frange côtière représente une source ou un puits de dioxyde de carbone. Dans le cadre du PNOG (Programme National d'Océanographie Côtière), contribution française au programme international LOICZ (Land-Ocean Interaction in the Coastal Zone), le thème "grands cycles biogéochimiques" vise à caractériser la contribution des écosystèmes côtiers dans les bilans globaux de matières (à l'échelle de l'océan mondial) et plus particulièrement dans le cycle du carbone. D'autres programmes nationaux s'intéressent également aux zones côtières : ainsi le PNDR (Programme National sur le Déterminisme du Recrutement), rattaché au programme international GLOBEC (GLOBal ECosystem), étudie le recrutement des populations benthiques à phase larvaire planctonique des plateaux continentaux français.

Les thèmes abordés dans les recherches en zone littorale (interface entre la mer, l'atmosphère et le continent) sont nombreux et font appel à différentes disciplines (physique, chimie, sédimentologie et biologie). Les questions relatives à la biologie portent sur :

(i) la productivité, les réseaux trophiques et la dégradation de la matière organique en milieu pélagique,

(ii) la dynamique et la productivité des peuplements benthiques,

(iii) le couplage pélagobenthique : flux trophiques, pontes et recrutements.

Il est vraisemblable que le statut de "source" ou de "puits" des mers épicontinentales varie suivant le type de mer considéré et qu'il dépend en particulier de l'énergie associée à l'hydrodynamisme, celui-ci pilotant dans une large mesure la productivité biologique. La Manche est un exemple caractéristique de système macrotidal, et constitue un site privilégié pour l'étude du fonctionnement des écosystèmes côtiers dans un contexte d'advection et de mélange vertical intenses. De ces mouvements variés de la masse d'eau résultent une hydrologie aux caractères tranchés, des cheminements originaux de la matière vivante ou inerte et une structure sédimentaire diversifiée. La productivité (tant pélagique que benthique) y est importante, adaptée à cette variété et à cette variabilité des conditions physiques.

En Manche, l'intensité du régime hydrodynamique induit par la marée conditionne la nature et la distribution des sédiments : les sédiments grossiers (graviers, cailloutis) représentent une superficie importante (30 à 40 %, Larsonneur *et al.*, 1982), les sédiments fins se déposant dans les zones de basse énergie telles que les baies ou les estuaires. L'hydrodynamisme conditionne également la répartition et la structure des peuplements benthiques. La description des peuplements benthiques à l'échelle de la Manche a été entreprise, de manière systématique, par Holme (1961 et 1966) puis complétée depuis par de nombreuses études d'emprise régionale telles que celles de Cabioch (1968) en Manche occidentale, Retière (1975 et 1979) dans le Golfe normanno-breton, Cabioch & Gentil (1975) et Gentil (1976) en baie de Seine et Cabioch & Glaçon (1975 et 1977) en Manche orientale. L'étude du fonctionnement des peuplements benthiques au sein de l'écosystème côtier implique un échantillonnage quantitatif de la faune benthique pour la prise en compte de la biomasse comme mesure de la richesse des peuplements. Un échantillonnage quantitatif précis à l'aide de bennes et de carotiers est possible dans les peuplements des sédiments fins. Les données récoltées par un tel échantillonnage ont permis de préciser la richesse globale et les variations spatio-temporelles ainsi que les dominances et la dynamique des principales espèces de ces peuplements (Hily, 1984 ; Dewarumez *et al.*, 1986 ; Prygiel, 1987) puis d'établir des bilans globaux sur leur fonctionnement (Chardy & Dauvin, 1992 ; Améziane *et al.*, 1996). Un bilan de fonctionnement de système benthique a également été proposé pour des peuplements de sédiments plus grossiers (sables grossiers et graviers ; Chardy, 1987) ; en revanche, il n'existe aucun bilan de fonctionnement pour les peuplements de cailloutis où l'échantillonnage quantitatif est impossible avec les moyens classiques de prélèvement. Pourtant, ces peuplements, décrits comme riches et diversifiés (Cabioch, 1968), représentent une part importante des fonds de la Manche : ils entrent donc obligatoirement pour une part importante dans le fonctionnement et dans les bilans de matières à l'échelle de cette mer.

En Manche orientale, la couverture sédimentaire de la partie la plus resserrée du détroit du Pas de Calais (au large des caps Gris-Nez et Blanc-Nez) est constituée de cailloutis et abrite le peuplement caractéristique des fonds de la Manche soumis à un hydrodynamisme important. La description initiale de ce peuplement, qui se distingue des peuplements des sédiments sableux par sa richesse spécifique et la dominance de l'épifaune sessile et vagile (Cabioch & Glaçon, 1975), a été complétée par une étude plus récente (Davoult, 1988 et 1990) permettant de déterminer sa structure spatiale à partir de prélèvements effectués à la drague. Plusieurs faciès, caractérisés par leur richesse spécifique et par leur diversité, se différencient en fonction de l'atténuation des courants de marée, de l'envasement et des caractéristiques hydrologiques. Ces faciès sont également caractérisés par leur structure trophique, chaque fois adaptée aux conditions locales : l'appauvrissement en matière organique des eaux du large semble un facteur limitant le développement des organismes suspensivores tandis que l'affinement du sédiment en relation avec l'atténuation des courants permet l'installation d'espèces dépositives.

Un faciès type de cailloutis occupe les zones où la vitesse des courants de marée est maximale. Le sédiment est alors presque exclusivement constitué de cailloutis, et le peuplement caractérisé par la forte abondance d'une espèce suspensivore, *Ophiothrix fragilis*, dont la densité peut dépasser 2000 ind.m⁻². Le comportement suspensivore de cette population semble constituer un mécanisme clé des transferts de matière organique de la masse d'eau vers la biomasse benthique. La forte biomasse implique une exploitation efficace de la couche d'eau supra-benthique et des flux de matière importants, traduisant le couplage actif pélagos-benthos à ce niveau. Les processus d'excrétion et de respiration ayant lieu dans la même population assurent un retour dans la masse d'eau d'éléments azotés et carbonés (Figure 1).

Une étude quantitative de la situation apparaît dès lors justifiée, destinée à évaluer ces flux et leur bilan afin d'en percevoir l'importance à l'échelle du bassin. Quelques données quantitatives concernant la structure démographique, la production et la dynamique de cette population d'*Ophiothrix fragilis* ont déjà pu être acquises grâce à des observations et échantillonnages en plongée (Davoult, 1989 ; Davoult *et al.*, 1990a). L'espèce a également fait l'objet de diverses mesures de métabolisme destinées à évaluer les flux de carbone et d'azote transitant à travers cette population dense : mesures d'excrétion (Davoult *et al.*, 1991), d'ingestion (Davoult *et al.*, 1994), ou d'égestion de la population (Davoult & Gounin, 1995a), détermination des contenus en carbone et azote des individus (Davoult *et al.*, 1992) et estimation de la ponte (Lefebvre, 1996).

Cependant, ces études restent insuffisantes pour établir un bilan : les mesures d'ingestion sont limitées à des conditions particulières de courant et de disponibilité de nourriture et demandent à être complétées, les flux liés à la respiration et au recrutement

MASSE D'EAU

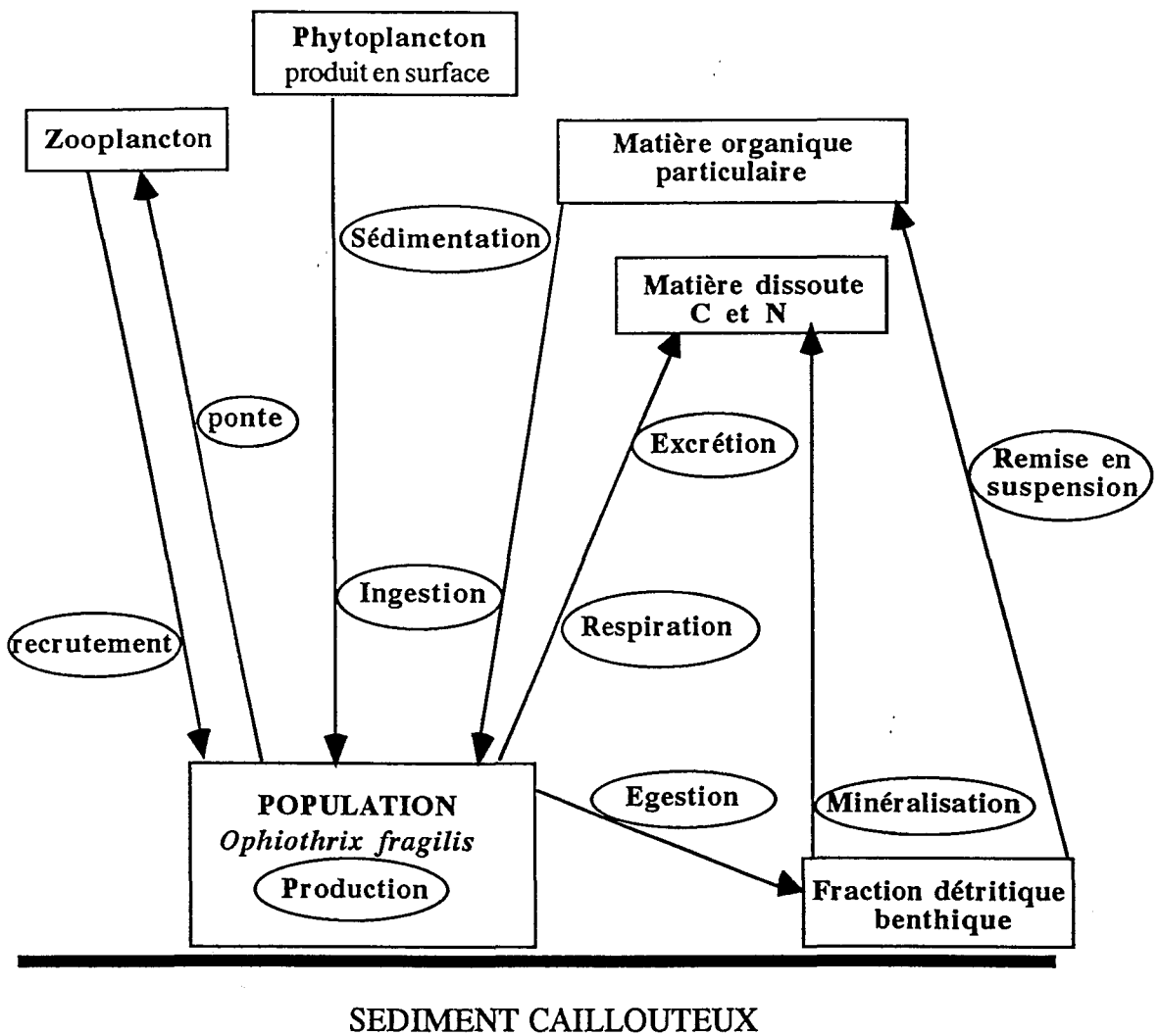


Figure 1 : Schéma simplifié des transferts de matière entre la masse d'eau et la population d'*Ophiothrix fragilis*.

n'ont pas été évalués. De plus, d'autres espèces, importantes en terme de biomasse, jouent certainement un rôle non négligeable dans ces transferts de matière et doivent être prises en compte pour comprendre le fonctionnement du peuplement. Une étude sur la totalité des espèces s'avérant trop complexe dans ce milieu, il convient de déterminer si ces espèces peuvent être rassemblées en compartiments (entités fonctionnelles caractérisées par leur statut trophique : autres suspensivores, dépositivores et carnivores) ou si un petit nombre d'entre elles peut constituer un "résumé" fiable du peuplement. L'étude de ces quelques espèces dans leurs fonctions d'échanges avec la masse d'eau permettrait alors d'estimer les flux de carbone et d'azote entre les compartiments pélagique et benthique par un modèle simple fondé sur un nombre limité d'espèces.

Quatre approches complémentaires sont classiquement utilisées pour comprendre la dynamique et le fonctionnement d'une population ou d'un peuplement (Krebs, 1988 ; Carlotti, 1990) :

- (i) l'observation (prélèvements) *in situ*,
- (ii) l'expérimentation en laboratoire,
- (iii) l'expérimentation *in situ*,
- (iv) la modélisation mathématique.

Notre travail a commencé par une approche traditionnelle de terrain pour une étude quantitative du peuplement des cailloutis du détroit du Pas de Calais. Le problème de l'échantillonnage quantitatif sur sédiment grossier est résolu, comme nous l'avons indiqué, par l'utilisation de quadrats en plongée. Basée sur un suivi global de la macrofaune en une station choisie au sein du faciès type du peuplement (le faciès côtier de fort hydrodynamisme), cette étude préalable poursuit trois objectifs principaux :

- (i) préciser et compléter les données qualitatives déjà disponibles concernant la diversité spécifique, la structure trophique et l'hétérogénéité spatio-temporelle du peuplement à ces divers titres,
- (ii) évaluer la richesse du peuplement, la part des différents groupes trophiques et l'hétérogénéité spatio-temporelle en terme de biomasse,
- (iii) déterminer si quelques espèces (dominantes en terme de biomasse quelle que soit la période de l'année) suffisent à caractériser le peuplement.

Le travail s'est poursuivi par l'étude des trois espèces dominantes en terme de biomasse : l'ophiure *Ophiothrix fragilis* et les deux cnidaires *Urticina felina* et *Alcyonium digitatum*. Ces trois espèces semblent constituer un résumé intéressant des transferts pélogo-benthiques à l'échelle du peuplement, leur nutrition étant liée à la dynamique et à la teneur en substances nutritives de la masse d'eau. Ces transferts de matières peuvent être quantifiés grâce aux bilans énergétiques des organismes qui se traduisent par une équation d'équilibre entre la prise de nourriture et le devenir de la matière absorbée (Lucas, 1992) :

$$C = P + R + Ex + Eg$$

C = Consommation, P = Production, R = Respiration, Ex = Excrétion et Eg = Egestion. La dégradation de la matière absorbée (catabolisme) se traduit par l'excrétion (élimination des produits non utilisables par l'organisme) et par la respiration. L'utilisation de la matière absorbée pour la biosynthèse (anabolisme) se traduit par la production. La matière absorbée non assimilée est rejetée sous forme de fèces (égestion).

Une étude préliminaire de calibration permet d'exprimer la biomasse des deux cnidaires en carbone et azote. Ensuite, nous avons complété l'étude concernant *O. fragilis* par des mesures de respiration (consommation d'oxygène et production de dioxyde de carbone) et par des expériences complémentaires de nutrition. Des mesures de respiration et d'excrétion sont également réalisées sur les deux cnidaires et la nutrition est abordée pour *A. digitatum*. Les fonctions de respiration, excrétion et nutrition sont abordées en terme de production ou de consommation d'azote et de carbone, par des mesures expérimentales en laboratoire ou sur le bateau. Ces mesures tentent de prendre en compte l'état physiologique des organismes ainsi que les variations saisonnières du milieu pour permettre l'établissement de bilans de flux de carbone et d'azote à l'échelle du peuplement et à l'échelle de l'année. L'expérimentation *in situ* semble toutefois nécessaire afin de vérifier, et éventuellement corriger, les données obtenues dans le milieu artificiel des mesures précédentes. Ainsi, quelques mesures de la respiration et de l'excrétion ont été tentées en chambre benthique, malgré les conditions adverses du milieu.

L'ensemble du travail vise à renforcer les connaissances précédemment acquises sur les flux de matières en relation avec la population d'*Ophiothrix fragilis* et à les compléter par la prise en compte des deux autres espèces dominantes (en biomasse) afin d'établir des bilans à l'échelle du peuplement. Ces premiers bilans doivent permettre de comprendre le fonctionnement du peuplement benthique et d'identifier son rôle en tant que puits ou source de dioxyde de carbone vis à vis de la masse d'eau. Dans un cadre plus large, l'ensemble des données acquises sur le fonctionnement du peuplement pourra être intégré à un modèle décrivant le réseau trophique pélogo-benthique à l'échelle de la Manche, dont la conception est entreprise par le PNOC (chantier Manche, "Grands cycles biogéochimiques, flux pélogo-benthiques"). Si la modélisation mathématique est la méthode d'étude d'un système qui présente le plus d'atouts (ses faiblesses étant susceptibles d'être améliorées car elles sont liées à l'état de connaissance et non à des barrières méthodologiques ; Carlotti, 1990), sa conception doit s'appuyer sur la connaissance acquise par l'observation de terrain et l'expérimentation en laboratoire et *in situ*. Un modèle ne peut jamais représenter totalement un système naturel (Wroblewski, 1983), mais plus les informations acquises sur ce système sont

fiables, plus le modèle en restitue les propriétés. La modélisation n'est pas entreprise dans le cadre de ce travail, mais nous avons cherché à acquérir des données suffisamment fiables dans l'objectif d'une modélisation.

CHAPITRE I

MATERIELS ET METHODES

CHAPITRE I

MATERIELS ET METHODES

I.1. LA ZONE D'ETUDE

I.1.1. Géographie

La Manche, mer épicontinentale du Nord-Ouest de l'Europe, constituant une zone de transit des masses d'eau entre l'Océan Atlantique et la Mer du Nord, est caractérisée par l'intensité de son régime hydrodynamique induit par les courants de marée (régime macrotidal). Cet hydrodynamisme intense conditionne la nature, la distribution et la dynamique des sédiments ainsi que la structure, la répartition, la dynamique, le fonctionnement et la production des peuplements. La turbidité des eaux limite la pénétration de la lumière et la quasi-totalité de la plaine profonde de la Manche appartient à l'étage circalittoral, l'étage infralittoral ne s'étendant que sur une bordure généralement étroite.

Le site d'étude ($50^{\circ}55'5''$ N ; $1^{\circ}34'7''$ E) est localisé dans le détroit du Pas de Calais, lieu d'échanges entre la Manche orientale et la Mer du Nord, au large du cap Gris-Nez (à environ 5 milles au nord-est du cap, Figure 2).

La profondeur reste modeste dans le détroit où elle excède rarement 50 m, la station de prélèvement est située à 33 m de fond (sonde corrigée).

Les apports fluviaux sont restreints dans cette zone, quelques petits fleuves débouchent sur le littoral avec une incidence plus ou moins marquée en terme de dessalure, turbidité, enrichissement en matières organiques et pollutions diverses.

La région est soumise à un climat océanique tempéré, influencé par les courants atmosphériques humides et frais venant de l'Atlantique ou plus sporadiquement de la Mer du Nord.

I.1.2. Hydrodynamisme

La zone étudiée est caractérisée par un régime marégraphique mégatidal de type semi-diurne dissymétrique (la marée montante est plus courte d'environ deux heures que la marée descendante). Le marnage est important : environ 7 m à Boulogne sur Mer et 6 m à Calais en vive-eau moyenne, par coefficient 95 ; environ 4 m à Boulogne sur Mer et à Calais en morte-eau moyenne, par coefficient 45.

Les courants de marée engendrés sont alternatifs et parallèles à la côte (courant de flot portant vers le Nord-Est et courant de jusant vers le Sud-Ouest), ils constituent les principaux courants de la zone. Le détroit forme un étranglement entre la Manche orientale et la Mer du Nord, ce qui induit une augmentation importante de l'intensité des

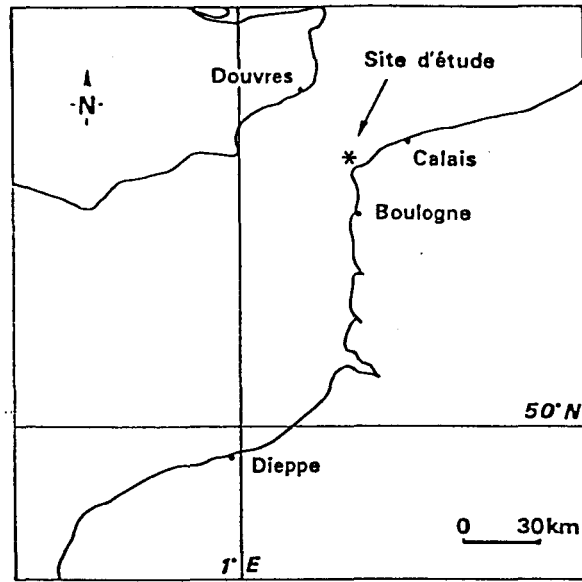


Figure 2 : Localisation du site d'étude.

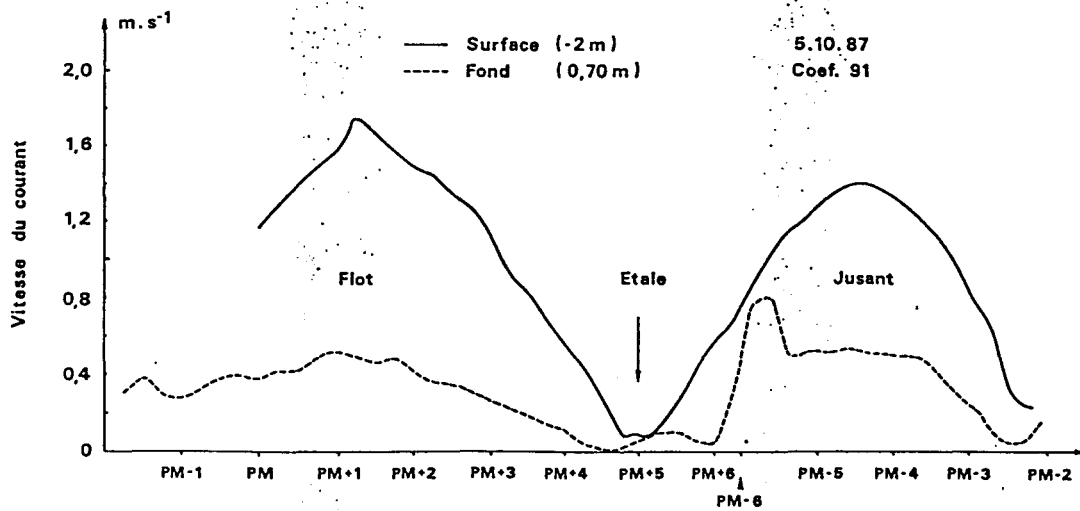


Figure 3 : Mesure de la vitesse de courant dans la zone d'étude, en subsurface et à proximité du fond. (d'après Davoult, 1988)

courants de marée au niveau du détroit (la vitesse du courant peut y atteindre 3,7 noeuds, en surface, par coefficient 95 ; Anonyme, 1988), puis un gradient d'affaiblissement de ces courants en Mer du Nord. La durée du courant de flot est moins longue que celle du courant de jusant, mais son intensité plus grande provoque un courant résiduel portant au Nord-Est, d'environ 2,7 milles par jour en moyenne (Pingree & Maddock, 1977).

Sur le point de prélèvement, l'étalement de flot a lieu environ 3h30 après la pleine mer de Boulogne sur Mer et l'étalement de jusant environ 2h15 avant. Selon le coefficient de marée et la direction du vent, ces étalements sont plus ou moins longs (de quelques mn à 20 mn).

Des mesures de vitesse de courant réalisées à proximité de la zone d'étude (à un mille au nord de la station de prélèvement ; Davoult, 1988) sont présentées dans la Figure 3. Elles ont été relevées simultanément en subsurface et à 1 m du fond. Les profils des deux courbes sont nettement dissociés. Le courant de flot paraît environ 3 fois plus important en surface, le décalage est plus atténué en ce qui concerne le courant de jusant. La reprise de jusant au fond semble se faire plus tardivement mais plus brutalement qu'en surface.

I.1.3. Hydrologie

Au large du cap Gris-Nez, les eaux sont relativement homogènes verticalement (Brylinski *et al.*, 1984), les courants de marée importants empêchant l'établissement d'une thermocline. En revanche, il existe un gradient côte-large prononcé pour l'ensemble des paramètres hydrobiologiques (Viollier *et al.*, 1978 ; Brylinski *et al.*, 1984 ; Quisthoudt, 1987). Les apports fluviaux, de la baie de Seine au Pas de Calais, créent une masse d'eau côtière (large de 3 à 4 milles) caractérisée par sa dessalure, sa turbidité, sa richesse en phytoplancton et sa teneur en polluants (Brylinski *et al.*, 1991). Le front entre ces deux masses d'eau est très instable et modelé dans le temps et dans l'espace par la marée (Brylinski & Lagadeuc, 1990). La biomasse phytoplanctonique et la production primaire sont plus importantes dans les eaux côtières que dans celles du large (Dupont, 1980 ; Brylinski *et al.*, 1984 ; Gentilhomme, 1988). A l'interface entre les deux masses d'eau, la biomasse phytoplanctonique augmente, mais la productivité (rapport de la production sur la biomasse) est plus faible (Brunet *et al.*, 1992).

La production primaire phytoplanctonique a été estimée, au large du cap Gris-Nez, par la méthode du carbone 14, à 336 gC.m⁻².an⁻¹ (Quisthoudt, 1987). Plus récemment, la production primaire pélagique en Manche a été calculée par modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant cette production (azote, phosphore et silicium) ; dans le détroit du Pas de Calais, elle a été évaluée à 300 gC.m⁻².an⁻¹ (Hoch, 1995).

Nous avons réalisé un suivi des caractéristiques hydrologiques (température, salinité et fluorescence) de la colonne d'eau dans la zone d'étude, entre juin 1993 et

septembre 1994, à l'aide d'une sonde C.T.D. (Conductivity - Temperature - Depth) Seabird SBE 19 équipée d'un fluorimètre. La température minimale (6,9 °C en moyenne sur la colonne d'eau) est obtenue en février et la température maximale (17,1 °C en moyenne sur la colonne d'eau) en septembre. Les écarts de température entre fond et surface sont faibles : les écarts les plus importants (de l'ordre de 0,5 °C) sont observés en juin. La salinité présente de faibles fluctuations au cours du suivi (de 34,6 à 34,9 ‰) et reste homogène sur la colonne d'eau.

I.1.4. Couverture sédimentaire

La répartition des sédiments en Manche est conditionnée par les courants de marée (Larsonneur *et al.*, 1982), les zones de fort hydrodynamisme sont caractérisées par la présence de graviers et cailloutis tandis que les sédiments fins se déposent dans les zones de basse énergie.

Les cailloutis représentent donc l'élément dominant de la couverture sédimentaire dans le détroit et la fraction sableuse y est très faible. Au niveau de notre station de prélèvement, les cailloutis représentent plus de 80 % du poids total de sédiment (Davoult, 1990). Ces cailloutis (dont la taille dépasse couramment 10 cm) sont essentiellement constitués de galets de silex auxquels s'ajoutent des fragments de roches d'origine locale (calcaires et grès) ainsi que quelques rares roches granitiques (Clabaut, 1988).

I.1.5. Communauté benthique

L'intensité des courants de marée est le principal facteur de distribution des sédiments qui conditionne l'organisation et la distribution des communautés benthiques en Manche (Holme, 1966 ; Cabioch, 1968). La couverture sédimentaire dans le détroit du Pas de Calais est favorable à l'établissement d'une communauté riche en espèces : le peuplement des cailloutis à épibiose sessile (Cabioch & Glaçon, 1975).

Le peuplement des cailloutis a été décrit globalement et comparé aux autres peuplements de la région (Souplet *et al.*, 1980 ; Prygiel *et al.*, 1988 ; Davoult *et al.*, 1988). L'épifaune sessile y est abondante et diversifiée, principalement représentée par des spongiaires (*Haliclona oculata*, *Sycon ciliatum*, *Tethya aurantium*), des cnidaires (*Abietinaria abietina*, *Hydrallmania falcata*, *Halecium halecinum*, *Alcyonium digitatum*, *Urticina felina*) et des bryozoaires (*Alcyonidium gelatinosum*, *Bicelliariellaciliata*, *Electra pilosa*, *Flustra foliacea*, *Scrupocellaria scruposa*) ; l'épifaune vagile, très abondante, est essentiellement constituée d'échinodermes (*Ophiothrix fragilis*, *Psammechinus miliaris*, *Asterias rubens*) et de crustacés décapodes (*Pisidia longicornis*, *Galathea intermedia*, *Pilumnus hirtellus*, *Hyas coarctatus*, *Macropodiarostrata*).

La structure du peuplement a été étudiée (Davoult, 1990), différents faciès ont été déterminés, sur des critères qualitatifs, en relation avec le gradient hydrodynamique sensible au sein même du peuplement :

- le faciès à *Modiolus modiolus* caractérisé par un enrichissement du substrat caillouteux en éléments fins permettant l'installation d'une endofaune annélide diversifiée,
- le faciès de fort hydrodynamisme, pauvre et fortement marqué par l'intensité des courants de marée, n'est caractérisé par aucune espèce élective ou préférante, les cailloutis sont peu ensablés et l'endofaune très pauvre,
- le faciès d'atténuation du courant où coexistent des espèces endogées affines d'un sédiment ensablé et l'épifaune vagile des fonds caillouteux,
- le faciès côtier de fort hydrodynamisme caractérisé par un nombre important d'espèces électives et préférantes, l'épifaune sessile et vagile y est abondante et diversifiée alors que l'endofaune est peu représentée, le sédiment est presque entièrement constitué de cailloutis (plus de 80 % du poids total de sédiment),
- le faciès côtier d'appauvrissement caractérisé par un ensablement et un appauvrissement spécifique, abrite des espèces de fonds grossiers tolérantes vis à vis de l'ensablement,
- le faciès côtier d'envasement où l'épifaune sessile est bien représentée ainsi que quelques espèces d'affinité vasicole, l'envasement peut atteindre 4,5 % de la fraction sableuse.

I.1.5. Choix de la station

La station de prélèvement (50°55'5 N ; 1°34'7 E) a été choisie dans le "faciès côtier de fort hydrodynamisme" du peuplement des cailloutis du détroit du Pas de Calais, déterminé par Davoult (1990). Ce faciès est très homogène, la forte action des courants de marée y est très sélective et favorise l'abondance d'un faible nombre d'espèces.

Dans cette zone côtière du peuplement les caractéristiques hydrologiques sont fortement marquées par la proximité de la côte (masse d'eau chargée en particules notamment organiques, Quisthoudt, 1987). Les organismes suspensivores y sont abondants, en particulier l'ophiure *Ophiothrix fragilis* dont la densité varie de 1000 à 2000 ind.m⁻². Sa biomasse moyenne atteint 210 g.m⁻² (en poids sec libre de cendre) et sa production a été évaluée à 269 g(PSLC).m⁻².an⁻¹ (Davoult, 1989).

I.2. SUIVI QUANTITATIF DU PEUPLEMENT

I.2.1. Prélèvement du macrobenthos

Un échantillonnage quantitatif satisfaisant suppose une quantité de sédiment prélevé précise et identique pour chaque réplicat. Le sédiment caillouteux du détroit du Pas de Calais ne permet pas l'utilisation d'engins de prélèvement quantitatifs tels que la

benne ou le carottier. Les prélèvements sont donc effectués à la main, en plongée autonome, sur un quadrat de 0,1 m². Tous les cailloux, donc toute la faune fixée, ainsi que les espèces vagiles contenus dans un quadrat sont récoltés (quelques petites espèces vagiles peuvent toutefois échapper au prélèvement).

Huit répliquats jointifs de 0,1 m² sont effectués à chaque campagne de prélèvement. Cette échelle spatiale d'observation (0,8 m²) a été déterminée, lors d'une étude préliminaire (Migné, 1992), par la méthode des diagrammes rang-fréquence cumulés (Davoult, 1992). Dans cette méthode, l'échelle d'observation varie en partant de l'unité élémentaire d'échantillonnage et en additionnant successivement les répliquats. A chaque addition d'un répliquat, un nouveau diagramme est construit de façon à suivre l'évolution de la structure globale ainsi que les permutations des espèces principales. La stabilisation de ces deux paramètres permet de déterminer une taille suffisante d'échantillonnage. La rapide stabilisation de la structure de la communauté, visualisée par les diagrammes rang-fréquence, a montré qu'un échantillonnage de 0,8 m² représentait un effort suffisant pour caractériser à la fois la composition en espèces du peuplement et les biomasses des espèces principales.

Un suivi d'une année, sur un rythme mensuel, était initialement prévu ; compte tenu des conditions météorologiques, seulement huit campagnes de prélèvements ont pu être réalisées entre juin 1992 et juin 1993.

I.2.2. Traitement des échantillons

I.2.2.1. Détermination de la composition spécifique

Le matériel récolté est maintenu en laboratoire, dans des bacs d'eau de mer en circuit ouvert. La détermination des espèces est faite sur le matériel vivant. Une liste faunistique est établie pour chacun des quadrats, en indiquant le nombre d'individus ou de colonies pour chaque espèce (à l'exception des bryozoaires encroûtants, pour lesquels seule la présence est signalée).

Les déterminations taxonomiques ont été réalisées grâce aux ouvrages faunistiques suivants :

- CHEVREUX E. & FAGE L. : Faune de France - Amphipodes (1925)
- ENTROP B. : Schelpen vinden en herkennen (1965)
- FAUVEL P. : Faune de France
 - Annélides errantes (1923)
 - Annélides sédentaires (1927)
- GLAÇON R. : Faune et flore du Pas de Calais et de la Manche orientale (1977)

- HAYWARD P.J. & J.S. RYLAND : The marine fauna of the British Isles and North-West Europe (1990)
- LELOUP E. : Faune de Belgique - Coelentérés (1952)
- LINCOLN R.J. : British marine Amphipoda : Gammaridea (1979)
- SOUTHWARD E.C. : Keys for the identification of Echinodermata of the British Isles (1972)
- TEBBLE N. : British Bivalve seashells (1966)

- SYNOPSIS OF THE BRITISH FAUNA :
 - MANUEL R.L. : British Anthozoa (1981)
 - THOMPSON T.E. & G.H. BROWN : British Opisthobranch Molluscs (1976)
 - RYLAND J.S. & P.J. HAYWARD : British Anascan Bryozoans (1977)
 - HAYWARD P.J. & J.S. RYLAND : British Ascophoran Bryozoans (1979)
 - HAYWARD P.J. & J.S. RYLAND : Cyclostome Bryozoans (1985)
 - HAYWARD P.J. : Ctenostome Bryozoans (1985)
 - SMALDON G. : British coastal Shrimps and Prawns (1979)
 - INGLE R.W. : Shallow-water crabs (1983)
 - KING P.E. : British Sea Spiders (1974)
 - MILLAR R.H. : British Ascidians (1970)

I.2.2.2. Détermination des groupes trophiques

Les espèces ont été classées par comportements alimentaires. Trois groupes trophiques ont été retenus, en évitant les définitions trop strictes inapplicables à de nombreuses espèces (Davoult, 1990) :

- les *suspensivores*, regroupant les filtreurs au sens strict ainsi que les espèces capturant les particules (vivantes ou non) de la masse d'eau,
- les *carnivores*, regroupant les prédateurs d'organismes vagiles ou fixés et les espèces partiellement ou complètement nécrophages,
- et les *déposivores*, prélevant leur nourriture sur ou dans le sédiment en ingérant le sédiment ou les déchets déposés.

Spongiaires, cnidaires, bryozoaires, entoproctes et tuniciers du peuplement, tous fixés, ont été considérés comme suspensivores. Différents travaux ont été utilisés pour les autres groupes : Fauchald & Jumars (1979) et Gaston (1987) pour les annélides, Graham (1971), Thompson & Brown (1976) et Hayward & Ryland (1990) pour les mollusques, Dauvin (1984) pour les arthropodes, Ingle (1983) pour les décapodes, King (1974) pour les pycnogonides et Pearson (1971) pour les échinodermes.

1.2.2.3. Mesure de la biomasse

La biomasse est définie par la mesure du poids sec libre de cendre (PSLC), méthode recommandée notamment par le Benthos Ecology Working Group de l'ICES (Anonyme, 1986). Les animaux sont mis à l'étuve pendant au moins 48 h à $60 \pm 1^\circ\text{C}$ (les plus grosses espèces sont séchées au moins 96 h, jusqu'à obtention d'un poids constant) puis pesés à 0,1 mg près. Ils sont ensuite calcinés pendant 6 h à $520 \pm 20^\circ\text{C}$, et les cendres sont pesées. La différence entre les deux pesées donne le poids sec libre de cendre.

La biomasse de l'espèce dominante, dans chaque quadrat, a été estimée à partir du nombre d'individus récoltés, réparti en classes de taille d'après les résultats d'un suivi démographique réalisé précédemment (Davoult, 1990) et en fonction de la relation taille-poids déterminée par Davoult (1989) : $P = 0,32 D^{2,72}$ (où D représente le diamètre du disque d'un individu en mm et P son poids sec libre de cendre en mg).

1.2.3. Analyse des données

1.2.3.1. Diversité - Régularité

La diversité de la communauté a été appréhendée, à chacune des campagnes de prélèvement, par le calcul de l'indice H' de Shannon. Cet indice, l'un des plus utilisés en écologie, synthétise la diversité d'un prélèvement en fonction du nombre d'espèces récoltées et du nombre d'individus de chaque espèce. Etant donné l'importance dans le peuplement des espèces coloniales, non dénombrables en terme d'individus, l'indice a été calculé sur les biomasses ⁽¹⁾ :

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i$$

n = nombre d'espèces

p_i = proportion en biomasse de l'espèce i dans le prélèvement

L'indice de régularité E (*evenness*) de Pielou a également été calculé. Cet indice est le rapport de la diversité H' du prélèvement à la diversité maximale ($H'_{\max} = \log_2 n$) pouvant être obtenue avec le même nombre d'espèces, il rend compte de la plus ou moins grande régularité de la répartition de la biomasse entre les espèces :

$$E = H' / \log_2 n$$

(1) L'utilisation des biomasses pour le calcul d'un indice de diversité peut d'ailleurs être justifiée si l'on considère la signification écologique de la diversité : les flux d'énergie sont plus près d'être proportionnels aux biomasses qu'aux nombres d'individus (Frontier & Pichod-Viale, 1993).

1.2.3.2. Hétérogénéité spatio-temporelle

L'hétérogénéité spatiale du peuplement a été étudiée en comparant les réplicats d'une campagne de prélèvement entre eux (8 réplicats de 0,1 m²). L'hétérogénéité temporelle a été étudiée en comparant globalement les 8 campagnes de prélèvement entre elles (8 prélèvements de 0,8 m²).

Classification hiérarchique

Les réplicats (ou les prélèvements) sont comparés deux à deux en utilisant l'indice qualitatif de similarité de Sørensen, obtenu en divisant le nombre d'espèces communes aux deux prélèvements (a) par la moyenne arithmétique du nombre d'espèces des deux prélèvements comparés (respectivement b et c) :

$$I = 2a / (b + c)$$

Puis, des dendrogrammes sont construits selon la méthode de groupement agglomératif à liens flexibles issu de l'algorithme de Lance et Williams (Legendre & Legendre, 1984). L'équation utilisée a pour expression :

$$I_{h,ij} = 0,625 I_{h,i} + 0,625 I_{h,j} - 0,250 I_{i,j}$$

$I_{h,ij}$: niveau de similarité entre le prélèvement h et le groupe de prélèvements i et j

$I_{h,i}$: niveau de similarité entre le prélèvement h et le prélèvement i

$I_{h,j}$: niveau de similarité entre le prélèvement h et le prélèvement j

$I_{i,j}$: niveau de similarité entre le prélèvement i et le prélèvement j .

Analyses factorielles des correspondances

L'hétérogénéité est étudiée d'un point de vue quantitatif au moyen d'analyses factorielles des correspondances (AFC). Les observations de la matrice de données correspondent aux réplicats (8 réplicats par prélèvement) ou aux prélèvements (8 prélèvements au cours du suivi) et les variables aux espèces répertoriées, dans le quadrat ou dans le prélèvement, et pour lesquelles une biomasse a pu être mesurée (15 à 32 variables pour les AFC réalisées à l'échelle de 0,1 m² selon la date de prélèvement, 60 variables pour l'AFC globale réalisée sur l'ensemble des prélèvements). Les méthodes d'ordination en espace réduit, telles que l'AFC, permettent de résumer l'information contenue dans la matrice sous forme d'un nuage de points dans un espace de dimension réduite. Le nuage de points est résumé par son centre de gravité et ses axes d'inertie. L'analyse consiste à dégager un petit nombre d'axes passant par le centre de gravité, totalisant le maximum d'inertie et réalisant un résumé suffisant du tableau de fréquences. La description précise de cette méthode peut être consultée dans de nombreux ouvrages (Lefebvre, 1980 ; Legendre & Legendre, 1984 ; Volle, 1985 ; Escofier & Pagés, 1990). L'interprétation de l'AFC consiste à expliquer les axes principaux à partir de certains caractères (observations ou variables) qui présentent des contributions élevées (Dervin,

1988). Si tous les points (observations ou variables) contribuent de la même façon à la constitution d'un axe, les contributions de chaque point sont égales à $1/n$ (n = nombre d'observations ou de variables). Le fait que les contributions de certains points soient beaucoup plus fortes que d'autres signifie que ces points sont les principaux constituants de l'axe. Un deuxième critère est utilisé : le cosinus carré qui illustre la déformation due à la projection du point sur le plan considéré. Si le point est proche de l'axe (avant projection), la projection est peu déformante et le \cos^2 est proche de 1 ; si le point est éloigné de l'axe, la projection est déformante et le \cos^2 est proche de 0.

I.2.3.3. Répartition spatiale des espèces dominantes

A chaque date de prélèvement, la moyenne (m) et la variance (s^2) de la biomasse sont calculées sur les 8 quadrats pour les espèces dominantes. La comparaison de ces deux paramètres pour chaque espèce donne une information sur la répartition des individus de l'espèce à l'échelle considérée. Le mode de dispersion spatiale est caractérisé par ces descripteurs de distribution statistique en les comparant à une distribution au hasard des individus dans l'espace (distribution de Poisson) caractérisée par l'égalité de la moyenne et de la variance. Si les individus ont tendance à se regrouper, la variance est supérieure à la moyenne, il y a sur-dispersion ; au contraire, si les individus ont tendance à se repousser, la variance est inférieure à la moyenne, il y a sous-dispersion (Frontier, 1980). L'échantillonnage introduisant une variabilité aléatoire des paramètres statistiques, même quand les organismes sont dispersés au hasard moyenne et variance ne sont jamais strictement égales. L'intervalle de confiance est déterminé (à 95 %) à partir de la table du χ^2 (le rapport $(n - 1) s^2 / m$ est distribué comme un χ^2 à $(n - 1)$ degrés de liberté, Parsons *et al.*, 1984).

I.3. ETUDE DES TROIS ESPECES DOMINANTES

Ophiothrix fragilis est étudiée à la Station Marine de Wimereux depuis plusieurs années et des données sont disponibles concernant sa biométrie (Davoult *et al.*, 1992) et son métabolisme : excrétion ammoniacquée (Davoult *et al.*, 1991), égestion (Davoult & Gounin, 1995a) et nutrition expérimentale (Davoult *et al.*, 1994).

Les protocoles expérimentaux utilisés pour l'étude de la biométrie et de l'excrétion ammoniacquée d'*Alcyonium digitatum* et d'*Urticina felina* ainsi que pour l'étude de la nutrition d'*A. digitatum* sont adaptés de ces études menées sur *O. fragilis*. Les protocoles utilisés pour les trois espèces dans l'étude de la respiration (consommation d'oxygène et production de dioxyde de carbone) et dans les quelques mesures *in situ* ont été mis en place dans le cadre de ce travail.

I.3.1. Prélèvements

La nature du substrat et la nécessité d'obtenir des spécimens en bon état pour les mesures de métabolisme réalisées ultérieurement limitent le choix de l'engin de prélèvement. Le seul type d'engin efficace sur les fonds caillouteux est la drague (Eleftheriou & Holme, 1984). La drague Rallier du Baty est couramment utilisée en Manche Orientale (Cabioch & Glaçon, 1975 ; Glaçon, 1977 ; Davoult, 1988 ; Gounin, 1993) ; si elle est efficace pour le prélèvement des espèces vagiles (telles que les ophiures), elle peut endommager les espèces sessiles en les arrachant de leur support. La majorité des prélèvements a donc été réalisée en plongée autonome. Vingt cinq prélèvements ont été réalisés entre juillet 1993 et juillet 1995.

Entre le prélèvement et les différentes mesures, les animaux sont maintenus (avec leur support) en laboratoire en aquarium d'eau de mer à circuit ouvert.

I.3.2. Biométrie

I.3.2.1. Taille

La taille d'*Ophiothrix fragilis* est déterminée par la mesure du diamètre du disque, selon la méthode de Guille (1964), utilisée par Davoult (1988) et Gounin (1993). Les mesures sont effectuées sur des individus vivants.

Pour *Alcyonium digitatum*, la taille correspond à la plus grande hauteur de la colonie rétractée, la mesure est effectuée sur la colonie vivante, après l'avoir détachée de son support.

Aucune mesure de taille n'a été faite sur *Urticina felina* en raison de la difficulté à déterminer une mesure constante et reproductible sur ce type d'organisme ne présentant pas de structure rigide.

I.3.2.2. Biomasse

Le poids sec et le poids sec libre de cendre sont mesurés chez les trois espèces pour estimer leur biomasse. Le poids sec est mesuré après 48 h à 60 °C (± 1 °C) pour *Ophiothrix fragilis* et après 96 h pour les deux autres espèces.

I.3.2.3. Contenus en carbone et azote

Les contenus en carbone et azote d'*Ophiothrix fragilis* ont été déterminés par analyse élémentaire (analyseur CHN Carlo Erba 1106 ; Davoult *et al.*, 1992). Nous avons adapté cette technique à l'étude des deux cnidaires *Alcyonium digitatum* et *Urticina*

felina (Migné *et al.*, 1996). L'analyseur CHN permet une analyse fine et précise de la quantité de carbone, azote et hydrogène par la combustion du matériel organique (en présence d'un oxydant) suivie d'une chromatographie en phase gazeuse.

Principe de la micro-analyse

Les échantillons sont pesés dans des capsules en métal oxydable (étain), introduits dans un tube de quartz vertical chauffé à 1020 °C (± 10 °C) et traversé par un courant d'hélium sec de débit constant. A l'introduction de l'échantillon, le gaz vecteur est enrichi en oxygène pur, déclanchant l'oxydation de la capsule métallique. Les gaz formés par l'oxydation sont réduits par de la limaille de cuivre chauffée à 650 °C (± 20 °C). Le mélange gazeux est ensuite séparé par chromatographie.

Préparation des échantillons

Les dosages sont effectués sur des portions de colonies ou d'individus séchés (96 h à 60 ± 1 °C) et broyés, deux réplicats sont analysés. Les analyses sont réalisées sur des échantillons de masse pondérale très faible (de l'ordre du mg), les pesées nécessitent une balance de grande précision ($\pm 0,1$ μ g). Afin d'éviter toute contamination, le matériel est lavé au tétrachlorure de carbone, puis à l'acétone et séché à 150 °C.

Les échantillons d'*Alcyonium digitatum* sont décarbonatés sous vapeur d'acide chlorhydrique, afin de connaître la part de carbone organique dans le carbone total. Le temps d'exposition à l'acide nécessaire à une décarbonatation totale sans altération de la matière organique a été évalué à 45 minutes. *Urticina felina* ne possédant pas de squelette, le carbone organique est assimilé au carbone total. Pour les deux espèces, on considère que l'azote se trouve sous forme organique.

Expression des contenus en carbone et azote en fonction de la taille et du poids

Afin d'établir les relations entre les contenus en azote et carbone et les mesures de taille ou de poids, plusieurs modèles ont été utilisés. Les modèles linéaires ($y = a x + b$) sont déterminés par un calcul de régression par la méthode des moindres carrés. Les modèles exponentiels ($y = a x^b$) sont estimés par la méthode itérative d'ajustement Simplex (O'Neil, 1971).

I.3.3. Mesures de métabolisme

Des mesures de respiration, excrétion et nutrition sont faites sur des durées de 6 heures, reproduisant la durée moyenne comprise entre deux maximums ou entre deux étales de courant, de façon à rendre compte d'une éventuelle mémoire du cycle hydrodynamique dans les processus métaboliques. Les mesures sont réalisées séparément sur chacune des trois espèces.

I.3.3.1. Mesure de la consommation d'oxygène

Le dispositif expérimental est schématisé dans la Figure 4. L'espèce étudiée est placée pendant 6 h dans une chambre étanche d'une capacité de 2,5 l. Cinq à dix individus sont utilisés pour les mesures sur *Ophiothrix fragilis*, un spécimen pour les mesures sur *Urticina felina* et une colonie pour les mesures sur *Alcyonium digitatum*. Les anémones et les colonies d'alcyonaire sont laissées sur leur support, celui-ci étant nettoyé de toute autre épifaune pouvant interférer dans les mesures. Pour éviter la contamination du milieu par du matériel organique particulaire ou par des bactéries, l'eau de mer est filtrée sur des filtres en microfibrilles de verre de porosité environ égale à 1 μm (Whatman GF/C). Cette eau est ensuite bullée pour être amenée à une saturation maximale en début d'expérience. L'homogénéité du milieu est assurée par un agitateur magnétique, des tests préalables avec colorants ont montré l'efficacité de l'agitation. Un circuit extérieur d'eau de mer maintient le milieu à une température constante proche de la température *in situ*. Pendant l'acclimatation (environ 1/2 h), une pompe péristaltique fait circuler l'eau filtrée entre la chambre étanche et un réservoir. Une sonde à oxygène (membrane) et température, reliée à un oxymètre (YSI modèle 58), calibré à l'air en fonction de la température, donne la concentration en oxygène dans la chambre étanche en mg.l^{-1} avec une précision de $10^{-2} \text{ mg.l}^{-1}$.

Le taux de consommation en oxygène ($\text{mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) est estimé par un calcul de régression (méthode des moindres carrés) sur les valeurs relevées à intervalle régulier (toutes les 30 min pendant 6 h) et exprimées en $\text{mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1}$ en fonction de la biomasse (PSLC).

I.3.3.2. Mesure de la production de dioxyde de carbone

Une sonde pH (électrode au KCl, pHmètre Metrohm, modèle 713) a été ajoutée au dispositif expérimental. La production de dioxyde de carbone est estimée, parallèlement à la consommation d'oxygène, à partir des variations de pH et d'une mesure d'alcalinité totale. Le pH est mesuré en continu (échelle NBS, précision de 10^{-3} unité pH), le pHmètre est étalonné, avant chaque incubation, par les tampons Metrohm 4, 7 et 9. L'alcalinité doit être estimée à partir d'un mélange acide, nécessitant un prélèvement. Aucun prélèvement ne pouvant être effectué dans la chambre étanche pendant l'incubation, les prélèvements sont effectués en début et en fin d'incubation.

L'alcalinité totale (AT en meq.l^{-1}) est définie comme la balance des charges électriques portées par les ions majeurs de l'eau de mer (Copin-Montégut, 1989). Elle représente la quantité d'acide nécessaire pour ramener sous une forme non ionisée les carbonates et les bicarbonates, ainsi que les autres sels d'acides faibles (dont seuls les

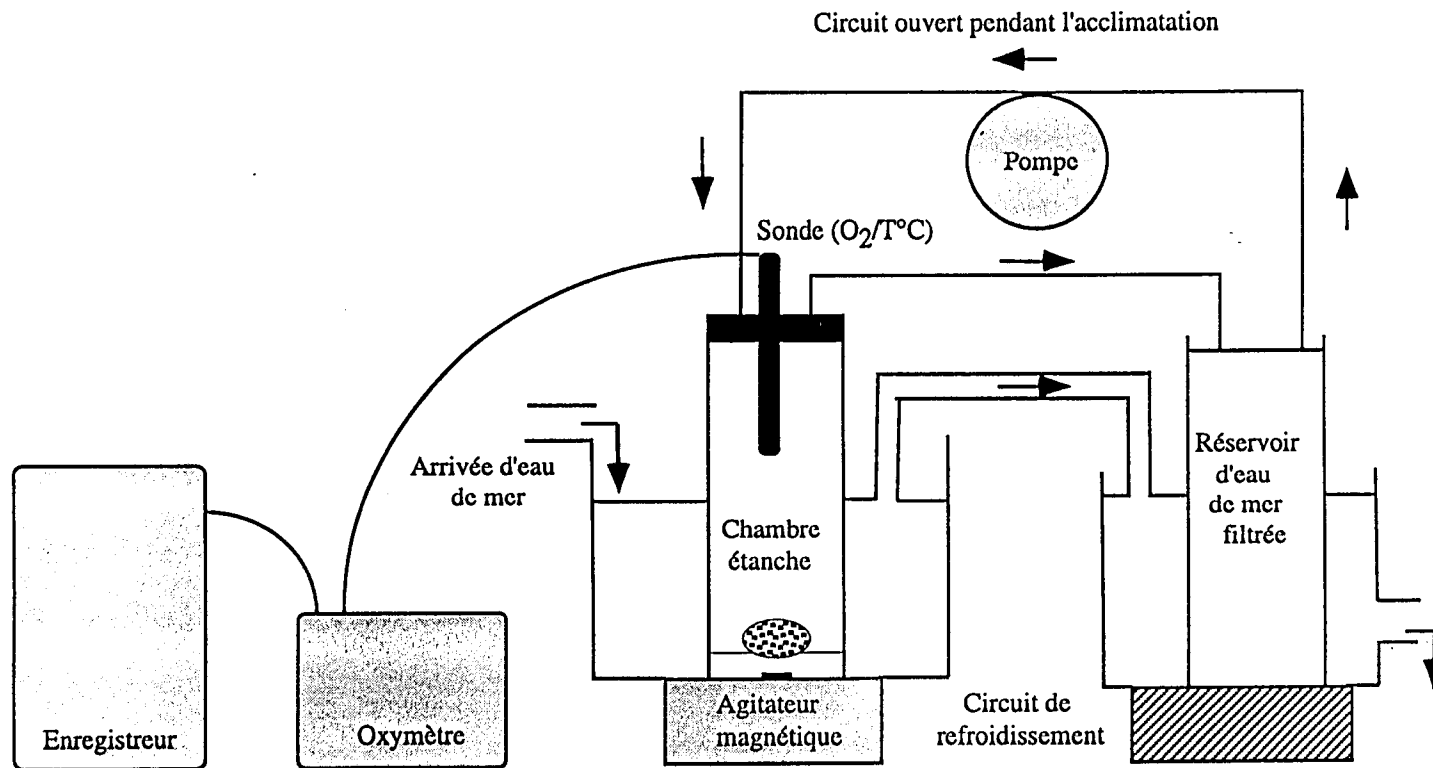


Figure 4 : Dispositif expérimental des mesures de consommation d'oxygène.

borates sont généralement admis comme non négligeables) et compenser l'excès d'ions hydroxyles sur les protons :

$$AT = (\text{HCO}_3^-) + 2(\text{CO}_3^{2-}) + (\text{OH}^-) - (\text{H}^+)$$

Elle varie essentiellement en fonction de la précipitation ou de la dissolution du carbonate de calcium (CaCO_3) mais aussi en fonction de la production ou de l'assimilation de sels nutritifs (notamment production ou consommation de nitrite, nitrate et ammoniac) et la production d'ions NH_4^+ entraîne une augmentation de l'alcalinité totale (Gaines & Pilson, 1972). Selon Smith & Key (1975), seules la précipitation ou la dissolution du CaCO_3 provoquent des modifications significatives de l'alcalinité totale, les autres éléments ayant une contribution à l'alcalinité totale suffisamment faible, dans la majorité des eaux oxygénées, pour être négligés. Mais, selon Jacques & Pilson (1980), l'augmentation de la teneur en ammoniac peut entraîner une augmentation significative de l'alcalinité totale dans les systèmes où l'excrétion ammoniacée est intense. Si on peut supposer que le système CaCO_3 n'intervient pas à l'échelle des incubations de cette étude (organisme isolé de son substrat, gardé pendant 6 h dans de l'eau de mer filtrée), il n'en est pas de même pour la production d'ammoniac. Cependant, dans d'autres études utilisant le même type d'incubations (Vink & Atkinson, 1985 ; Hatcher, 1989 et 1991) l'alcalinité totale a été supposée constante. Nous avons donc posé l'hypothèse de la constance de l'alcalinité totale dans nos incubations puis vérifié la validité de cette hypothèse par comparaison des valeurs d'alcalinité totale obtenues en début d'incubations aux valeurs obtenues en fin d'incubation sur les trois espèces confondues.

L'alcalinité totale est estimée par la mesure du pH d'un mélange eau de mer filtrée / acide, selon la méthode de Culberson *et al.* (1970). Un échantillon d'eau de mer (100 ml) est prélevé, de nouveau filtré (porosité $< 0,8 \mu\text{m}$) et placé dans un flacon de 250 ml de capacité. Trente ml d'acide chlorhydrique de normalité 0,01 N sont ajoutés, le flacon est bouché et agité vigoureusement. Deux répliqués sont prélevés en début d'expérience et deux autres en fin d'expérience afin de réaliser quatre mélanges acides. L'alcalinité totale est calculée selon l'équation de Anderson & Robinson (1946) :

$$AT = (1000/V) V_a N - (1000/V) (V_a + V) (a_H/f_H)$$

où V est le volume de l'échantillon d'eau de mer filtrée en ml, V_a le volume d'acide chlorhydrique en ml, N la normalité de l'acide chlorhydrique, $a_H = 10^{-\text{pH}}$ (pH du mélange acide) et f_H , coefficient empirique d'activité de l'ion hydrogène = 0,74.

La teneur en dioxyde de carbone (en mmoles.kg⁻¹) est calculée, à chaque demi-heure, à partir du pH, de l'alcalinité totale, de la température et de la salinité (estimée à 34 ‰) grâce au programme "CO₂ 1.0" réalisé par Frankignoulle (1992) qui utilise les constantes de Mehrbach. Un calcul de régression sur ces valeurs permet d'estimer la production de CO₂, ensuite exprimée en mgC.g⁻¹.h⁻¹.

I.3.3.3. Estimation du quotient respiratoire (RQ)

La mesure simultanée de la production de dioxyde de carbone et de la consommation d'oxygène permet le calcul d'un quotient respiratoire (rapport molaire du taux de production de CO₂ sur le taux de consommation d'O₂). Nous avons cherché à déterminer si un RQ moyen pouvait être utilisé pour chacune des trois espèces. Les mesures de flux d'O₂ et de CO₂ étant soumises à une variabilité (variabilité naturelle et erreurs de mesure) et étant corrélées entre elles, la régression prédictive ($y = ax + b$, où y est le taux de production de CO₂ et x le taux de consommation d'O₂) ne peut pas être utilisée pour estimer le RQ moyen (Ricker, 1973 ; Jacques & Pilson, 1980). L'axe majeur réduit est donc calculé ($y = vx + u$), la pente de cette droite correspond au rapport des écarts types des deux variables ($v = s(y)/s(x)$). Si l'ordonnée à l'origine de l'axe majeur réduit n'est pas significativement différente de 0 (test basé sur la loi de Student ; Scherrer, 1984), la régression peut être forcée à l'origine ($y = px$, où $p = \Sigma y / \Sigma x$). La meilleure estimation d'un RQ moyen correspond à la pente de cette régression. Cette estimation d'un RQ pour chacune des trois espèces permettrait de calculer les flux de carbone à partir des mesures d'oxygène.

Ce quotient peut également être utilisé pour connaître la nature du substrat du métabolisme : hydrates de carbone, lipides ou protéines. En théorie, ce rapport varie de 0,7 quand les lipides sont oxydés à 1,0 quand les hydrates de carbone sont oxydés (Hochachka & Somero, 1973) ; il est égal à 0,8 quand les protéines sont oxydées (Gnaiger, 1983).

I.3.3.4. Estimation du rapport atomique O:N

Des mesures de production d'ammoniaque faites parallèlement aux mesures de consommation d'oxygène permettent une estimation du rapport atomique O:N. Ce rapport est aussi un indicateur du substrat métabolisé (Harris, 1959). Quand un organisme oxyde exclusivement des protéines le rapport O:N est faible (≈ 7), il est important quand les lipides (≈ 415) ou les hydrates de carbone (O:N $\rightarrow \infty$) sont oxydés (Ikeda, 1977).

L'ammoniaque est dosé par spectrophotométrie (méthode de Koroleff, 1970) sur 3 réplicats prélevés en début puis en fin d'incubation. La production d'ammoniaque pendant les 6 h d'incubations est estimée par différence entre concentrations finale et initiale. Le rapport atomique O:N est calculé à chaque expérience, puis un rapport moyen est estimé, pour chaque espèce, selon la méthode décrite pour le calcul du quotient respiratoire moyen.

I.3.3.5. Mesure de l'excrétion ammoniacuée

Les échinodermes et les cnidaires sont considérés comme essentiellement ammonotéliques (Jangoux, 1982 ; Hyman, 1940). L'excrétion ammoniacuée a été étudiée chez *Ophiothrix fragilis* (Davoult *et al.*, 1991) ; le même protocole expérimental est utilisé pour *Alcyonium digitatum* et *Urticina felina*. Immédiatement après leur récolte, trois à quatre colonies d'*A. digitatum* ou trois à quatre spécimens d'*U. felina* sont placés (avec leur support) dans un bac de plastique contenant 8 à 10 litres d'eau de mer, fermé de façon à maintenir les animaux dans une semi-obscurité. Un circuit externe d'eau de mer maintient une température constante, proche de la température *in situ* ($\Delta T < 1 \text{ }^\circ\text{C}$). Un échantillonnage est effectué (trois répliqués de 100 ml) toutes les 30 mn pendant 6 h afin de suivre l'évolution du taux de NH_4^+ dissous. Le dosage est réalisé suivant la méthode de Koroleff (1970), méthode colorimétrique basée sur la formation de bleu d'indophénol (lecture de la densité optique à une longueur d'onde de 630 nm).

La quantité d'ammoniacuée dans le bac est calculée en micromole d'azote (μmolN), en tenant compte des variations de volume. La production d'ammoniacuée est calculée, sur un pas de temps de 30 mn, par différence entre deux échantillonnages consécutifs. Les 12 productions ainsi obtenues sont cumulées, la production totale sur les 6 h d'expérience est calculée par régression (méthode des moindres carrés) des valeurs cumulées sur le temps ($\mu\text{molN}\cdot\text{h}^{-1}$). La production d'ammoniacuée est alors exprimée en microgrammes d'azote puis rapportée à la biomasse, en poids sec libre de cendres, des colonies ou des individus de l'expérience ($\mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$). La réalisation de témoins dans les mêmes conditions permet de vérifier l'absence de contamination.

Afin de vérifier que l'urée représente une forme d'excrétion azotée négligeable, quelques mesures ont été effectuées, parallèlement à des mesures d'excrétion ammoniacuée, selon la technique de dosage de l'urée recommandée par Gentilhomme (1992) : méthode de Aminot & Kerouel (1982) adaptée par Colongue (1990). Cette méthode est basée sur la formation d'un complexe coloré issu de la réaction de l'urée avec du diacétylmonoxime (lecture de la densité optique à une longueur d'onde de 520 nm). Ces dosages ont été réalisés par Valérie Gentilhomme (Station Marine de Wimereux).

I.3.3.6. Mesures *in situ*

Des mesures *in situ* étaient prévues afin de valider les ordres de grandeurs de production d'azote ammoniacuée et de dioxyde de carbone, le stress dû à la remontée des animaux à la surface y étant supprimé. Une chambre benthique d'une capacité de 21 l a ainsi été construite. Une base circulaire de PVC est fixée sur un socle de plomb. Les animaux sont déposés sur la base puis enfermés par une dôme de plexiglass transparent au sommet duquel est placé un dispositif d'agitation magnétique (Figure 5). La chambre

benthique est laissée sur site entre deux étales de courant successifs (6 ± 1 h). Un premier prélèvement d'eau est réalisé dans la chambre après la mise en place à la fin du premier étale, un deuxième prélèvement est réalisé au début du deuxième étale avant la récupération du matériel (Figure 6). L'azote ammoniacal et le dioxyde de carbone sont dosés sur ces deux échantillons suivant les méthodes décrites précédemment (trois réplicats pour les mesures d'ammoniacal, deux réplicats pour les mesures de pH et d'alcalinité totale), la production est estimée par différence entre les valeurs finales et les valeurs initiales.

Un site plus accessible ($50^{\circ}50'238$ N ; $1^{\circ}31'115$ E) a été choisi pour ces mesures *in situ*. Ce site est plus proche de la côte, à une profondeur inférieure (26 m, sonde corrigée) et les courants y sont moins importants. Le sédiment y est également caillouteux et les trois espèces étudiées sont bien représentées.

I.3.3.7. Nutrition expérimentale

La nutrition d'*Ophiothrix fragilis* a été étudiée expérimentalement en fonction du flux de substances nutritives (concentration en substances nutritives x vitesse du courant ; Davoult *et al.*, 1994). Nous avons adapté ce type d'expérience à l'étude de la nutrition d'*Alcyonium digitatum*, qui est également un microphage pouvant se nourrir de façon continue.

Mesures complémentaires réalisées sur Ophiothrix fragilis

Davoult *et al.* (1994) présentent les résultats d'expériences réalisées à une même vitesse de courant et avec des concentrations initiales en substances nutritives différentes. Nous avons complété cette étude en réalisant trois nouvelles expériences à une même concentration en substance nutritive et avec des vitesses de courant différentes.

Les conditions expérimentales sont les mêmes que celles présentées par Davoult *et al.* (1994) : environ 1000 ophiures sont disposées dans un bassin annulaire de 340 l de volume (10 cm de hauteur d'eau) à une température de 17°C . Un courant horizontal est créé dans le bassin par une pompe à palettes. Une culture de la diatomée *Skeletonema costatum* est utilisée comme source nutritive. La souche mère (isolée par J.M. Robert du laboratoire de biologie marine de la faculté des sciences de Nantes et fournie par l'IFREMER de Nantes), diluée dans de l'eau de mer filtrée et stérilisée, est soumise à un éclairage saturant de photopériode 12h/12h, des facteurs de croissance (phosphates, nitrates et silicates de sodium, vitamines et métaux traces) sont ajoutés suivant les recommandations de Le Borgne (1986). La culture est utilisée en phase de croissance exponentielle. Des prélèvements réguliers permettent de suivre l'évolution de la teneur en chlorophylle *a* dans le bassin pendant les 6 h d'expérience (dosage spectrophotométrique selon la méthode Scor-Unesco, 1966).

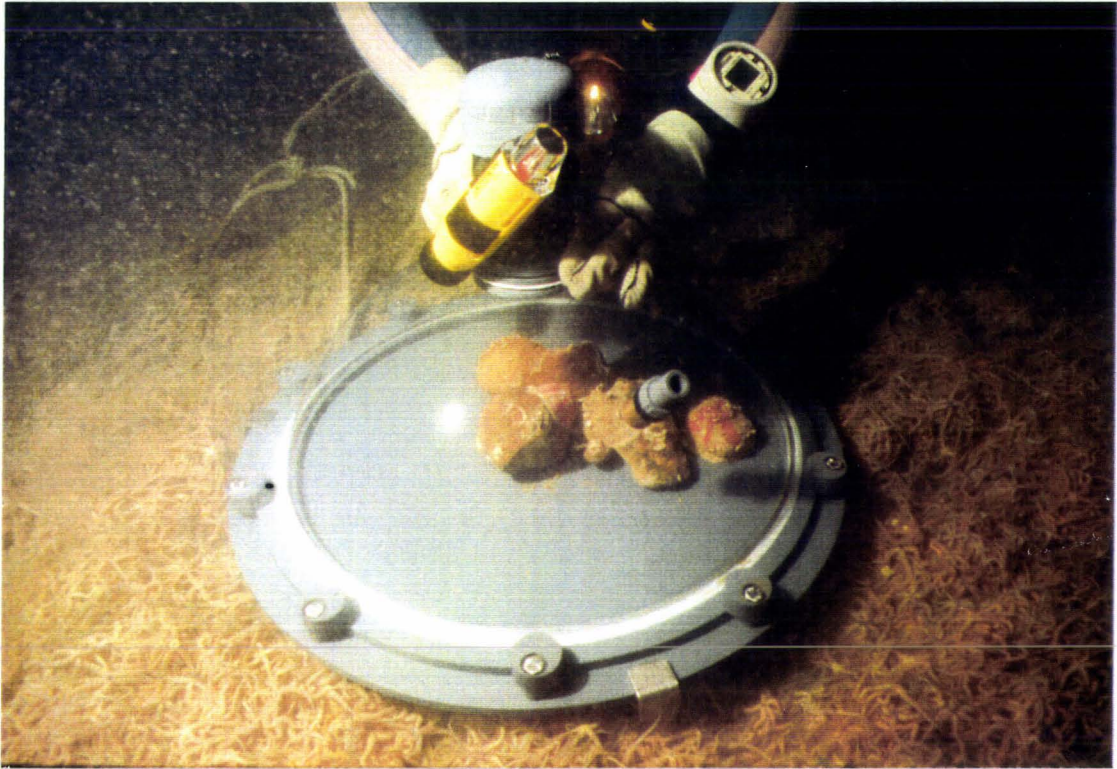


Figure 5 : Mise en place de l'agitateur magnétique sur la chambre benthique.
(Cliché A. Richard)



Figure 6 : Prélèvement à la seringue dans la chambre benthique.
(Cliché A. Richard)

Mesures réalisées sur *Alcyonium digitatum*

Deux types de nourriture, l'une d'origine végétale, l'autre d'origine animale, ont été testés. La diatomée *Skeletonema costatum*, de culture relativement facile et déjà utilisée pour les expériences menées sur *Ophiothrix fragilis*, a été sélectionnée comme substance nutritive d'origine végétale, des expériences de marquage isotopique réalisées par Roushdy et Hansen (1961) ayant montré que cette algue phytoplanctonique est ingérée par *Alcyonium digitatum*. Des nauplii d'*Artemia sp.* ont été utilisées comme substance nutritive d'origine animale. Ces nauplii, déjà utilisées dans des expériences de nutrition sur *A. digitatum* (Pratt, 1905) représentent des proies vivantes, proches de celles du milieu naturel et pouvant être obtenues facilement en grande quantité. Les oeufs enkystés éclosent après 24 h dans une eau chaude (25 °C) et oxygénée. Les nauplii sont utilisées 7 jours après l'éclosion. Des mesures préalables sur un échantillon de nauplii à ce stade de développement ont permis d'estimer leur taille moyenne (0,9 mm) et leur biomasse moyenne (0,07 mg en poids sec). D'autre part, une relation a été établie entre la biomasse totale et la biomasse en carbone organique par analyse CHN : $CO = 0,038 M$. La teneur en diatomées est estimée par dosage de la chlorophylle *a* par spectrophotométrie selon la méthode Scor-Unesco (1966) ; la teneur en nauplii est estimée par comptage. Les premières expériences ont constitué un contrôle de la possibilité d'ingestion des deux types de substances nutritives. Ces expériences sont réalisées en petit volume, sans faire intervenir le courant, un bulleur assurant l'homogénéité du milieu. Un témoin permet de vérifier que la diminution de la teneur en substances nutritives dans le milieu est due à une consommation par la colonie et non à un dépôt sur les parois du bac. Les expériences suivantes, réalisées en plus grand volume, en canal hydrodynamique (Figure 7) faisant intervenir le courant (créé par des disques entraînés par un moteur électrique) ne concernent que l'ingestion de substances d'origine animale. La vitesse (environ 10 cm.s⁻¹), est contrôlée régulièrement au cours de l'expérience. Trois échantillons d'eau sont prélevés toutes les 30 mn pendant 6 h, puis filtrés (filtres Wathman GF/C) ; les nauplii retenues par le filtre sont comptées.

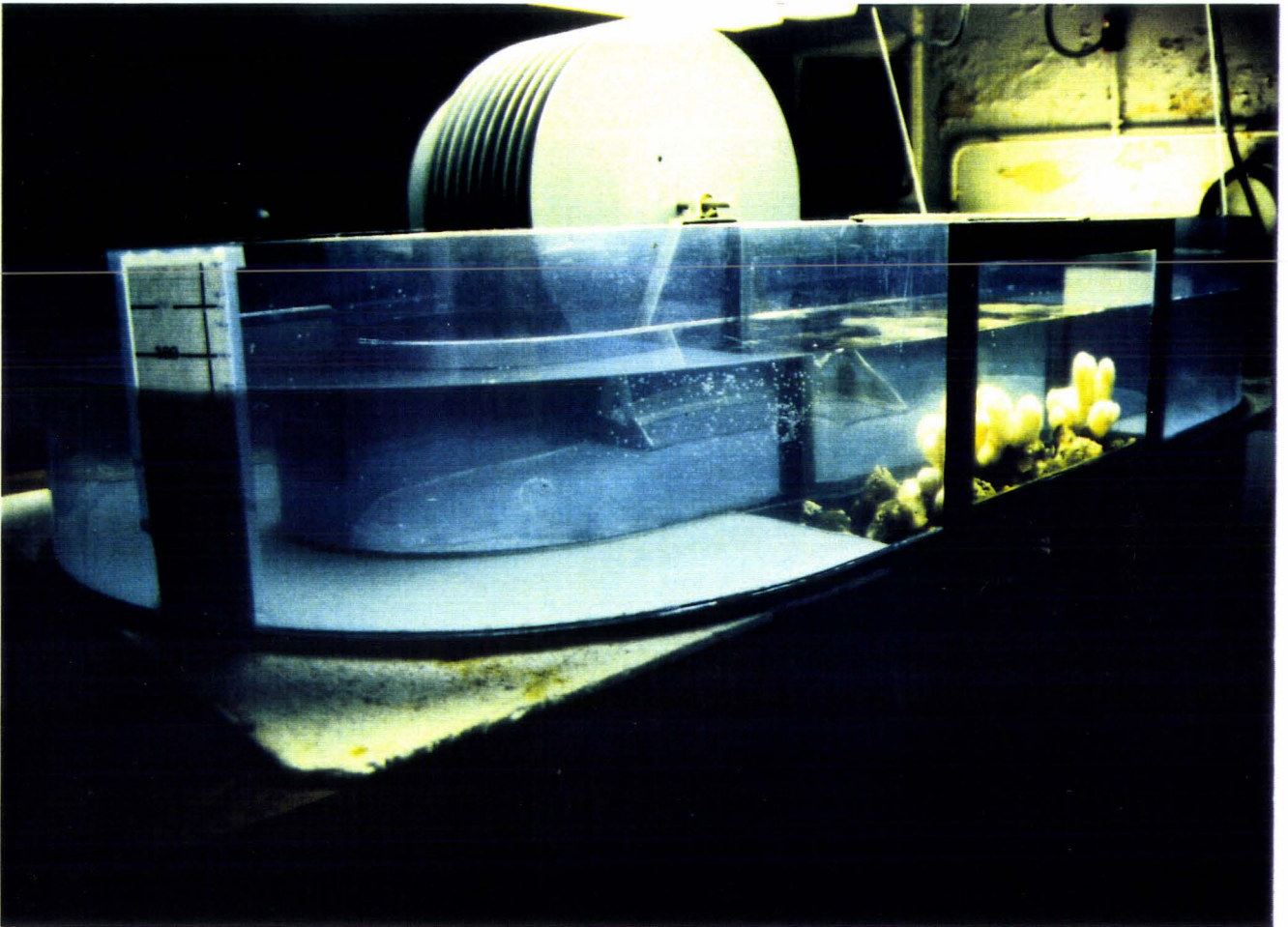


Figure 7 : Canal hydrodynamique utilisé pour les expériences de nutrition réalisées sur *Alcyonium digitatum*. (Cliché D. Davoult)

CHAPITRE II

DISTRIBUTION QUANTITATIVE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DU PEUPELEMENT DES CAILLOUTIS

CHAPITRE II

DISTRIBUTION QUANTITATIVE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DU PEUPEMENT DES CAILLOUTIS

Les données quantitatives sur le peuplement des cailloutis du détroit du Pas de Calais, difficiles à obtenir en raison de la nature du substrat qui rend l'échantillonnage quantitatif impossible avec les moyens classiques de prélèvement, ne concernent, jusqu'ici, que l'espèce dominante du peuplement : l'ophiure *Ophiothrix fragilis* (Davoult, 1989 ; Davoult *et al.*, 1990a). Nous devons compléter cette description quantitative, préalable nécessaire à l'étude fonctionnelle du peuplement, fondée sur la biologie des espèces principales et les échanges de matières à l'interface eau-sédiment. A partir de prélèvements au quadrat effectués en plongée autonome, nous avons pu préciser la richesse de la macrofaune benthique (en termes de diversité et de biomasse) et compléter les données sur l'hétérogénéité du peuplement, à une échelle d'observation restreinte.

Des résultats partiels de cette étude quantitative, présentés au Second Congrès International de Limnologie et Océanographie (Evian, 25-28 mai 1993), ont fait l'objet d'une publication (Migné & Davoult, 1995), présentée en Annexe 1.

II.1. RICHESSE SPECIFIQUE

Le nombre moyen (\pm l'intervalle de confiance à 95 %) d'espèces récoltées sur les 8 prélèvements effectués entre juin 1992 et juin 1993 est 51 ± 5 pour 8 quadrats de 0,1 m². Au total, 101 espèces ont été observées (voir Annexe 2), appartenant à dix embranchements (spongiaires, cnidaires, annélides, mollusques, bryozoaires, entoproctes, crustacés, pycnogonides, échinodermes et tuniciers).

Parmi ces 101 espèces, sept n'avaient pas encore été répertoriées dans le peuplement ni dans la région. Il s'agit d'espèces petites ou fragiles qui échappent aux méthodes habituelles d'échantillonnage ou qui se conservent mal : les bryozoaires *Eurystrotos compacta*, *Scruparia ambigua*, *Amphiblestrum flemingii* et *Plesiothoa gigerium*, l'entoprocte *Pedicellina hispida*, l'amphipode *Cressa dubia* et le décapode *Macropodia linaresi*. Les prélèvements en plongée, d'une part, et la détermination du matériel vivant, d'autre part, ont ainsi permis de compléter la description du cortège spécifique établie précédemment (Davoult, 1988).

En ce qui concerne les régimes alimentaires, 59 espèces ont été définies comme suspensivores, 36 comme carnivores et 6 comme dépositivores.

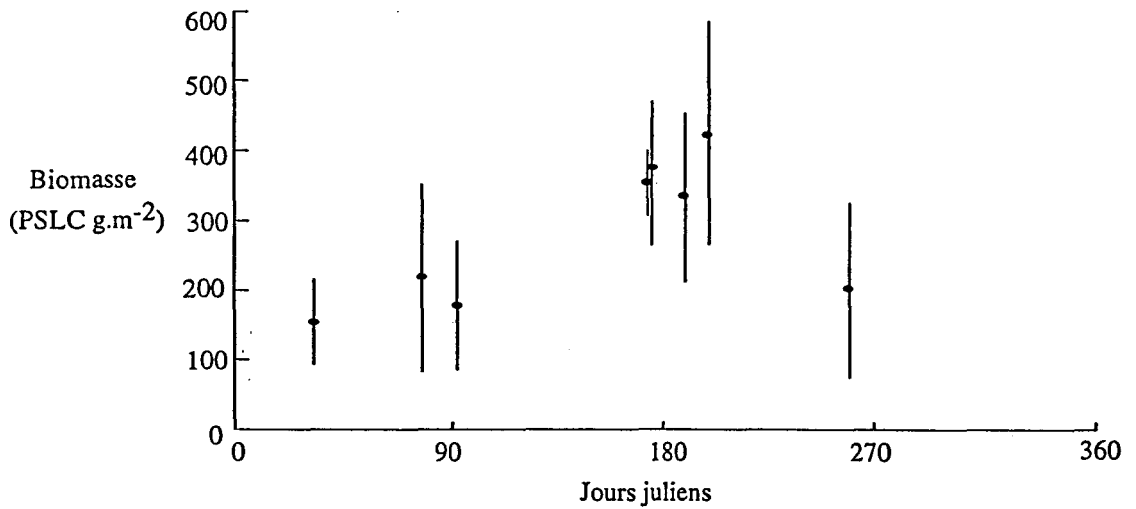


Figure 8 : Evolution temporelle de la biomasse moyenne du peuplement calculée sur les 8 réplicats (poids sec libre de cendre en g.m⁻² ± intervalle de confiance à 95 %) en fonction de la date de prélèvement (en jour julien).

Date	Biomasse			
	globale	<i>O. fragilis</i>	<i>U. felina</i>	<i>A. digitatum</i>
26.06.1992	377,6 ± 89,1	278,7 ± 71,5	84,9 ± 78,6	10,8 ± 12,9
09.07.1992	332,8 ± 99,7	255,1 ± 69,6	63,9 ± 63,2	10,7 ± 12,5
20.07.1992	424,9 ± 131,9	290,7 ± 64,3	127,4 ± 123,4	5,1 ± 12,0
17.09.1992	202,2 ± 103,9	102,5 ± 41,8	79,5 ± 82,5	14,4 ± 17,8
04.02.1993	155,0 ± 51,1	87,2 ± 35,7	56,5 ± 53,0	6,6 ± 8,3
19.03.1993	220,7 ± 110,6	93,9 ± 32,1	115,1 ± 100,9	7,4 ± 6,6
02.04.1993	181,5 ± 75,7	113,9 ± 44,6	47,6 ± 70,6	19,1 ± 12,9
24.06.1993	354,0 ± 39,0	254,3 ± 47,6	75,3 ± 62,6	18,2 ± 26,5

Tableau 1 : Biomasse globale moyenne et biomasse moyenne des trois espèces dominantes du peuplement (poids sec libre de cendre en g.m⁻² ± l'intervalle de confiance à 95 %) mesurées sur les 8 réplicats, à chaque date de prélèvement.

II.2. BIOMASSE

La biomasse globale du peuplement (exprimée en poids sec libre de cendre) calculée sur les 8 réplicats d'un prélèvement et ramenée au mètre carré (\pm l'intervalle de confiance à 95 %), varie de $155,0 \pm 51,1 \text{ g.m}^{-2}$ en février à $424,9 \pm 131,9 \text{ g.m}^{-2}$ en juillet (Figure 8). Trois espèces dominent fortement en terme de biomasse : *Ophiothrix fragilis* ($184,5 \pm 77,0 \text{ g.m}^{-2}$ en moyenne sur les 8 prélèvements)⁽¹⁾ et deux cnidaires, *Urticina felina* ($81,3 \pm 23,2 \text{ g.m}^{-2}$) et *Alcyonium digitatum* ($11,5 \pm 4,4 \text{ g.m}^{-2}$). Ces trois espèces représentent plus de 97 % de la biomasse globale quelle que soit la période de prélèvement (Tableau 1).

La biomasse moyenne (\pm l'intervalle de confiance à 95 %) calculée sur les 8 prélèvements est de $281,1 \pm 85,8 \text{ g.m}^{-2}$, dont $280,4 \pm 85,9 \text{ g}$ représentés par les suspensivores (soit 99,8 % de la biomasse totale), $0,5 \pm 0,4 \text{ g}$ par les carnivores et $0,1 \pm 0,1 \text{ g}$ par les déposivores. Cette répartition de la biomasse en groupes trophiques ne présente aucune tendance saisonnière : les suspensivores dominent et sont toujours représentés par les mêmes espèces, quelle que soit la période de prélèvement. En dehors des trois espèces principales ($98,5 \pm 0,8 \%$ de la biomasse totale), les espèces suspensivores bien représentées dans le peuplement sont les hydraires *Abietinaria abietina*, *Hydrallmania falcata* et *Sertularia cupressina* et les annélides *Chaetopterus variopedatus* et *Thelepus setosus*, mais elles représentent toujours moins de 3 % de la biomasse du peuplement.

II.3. DIVERSITE

L'indice de diversité (H' de Shannon \pm l'intervalle de confiance à 95 %) calculé sur les biomasses est faible ($1,24 \pm 0,17$) en raison de la forte dominance pondérale de trois espèces. Les faibles valeurs de régularité ($E = 0,28 \pm 0,04$) confirment l'irrégularité de la distribution de la biomasse entre les espèces.

L'indice de diversité semble varier peu avec la date de prélèvement. On peut néanmoins noter une tendance saisonnière, avec distinction de deux périodes pour lesquelles l'indice présente une différence significative au seuil 1 % (test t de Student). L'indice est de $1,07 \pm 0,14$ pour les prélèvements de juin et juillet, il est de $1,41 \pm 0,14$ pour les prélèvements de septembre, février, mars et avril. La différence entre les indices de régularité entre ces deux périodes est significative au seuil 1 %.

(1) La densité d'*Ophiothrix fragilis* (\pm l'intervalle de confiance à 95 %) varie de $778 \pm 268 \text{ ind.m}^{-2}$ en mars à $1720 \pm 466 \text{ ind.m}^{-2}$ en juillet. La densité moyenne évaluée sur les 8 prélèvements est de $1300 \pm 281 \text{ ind.m}^{-2}$.

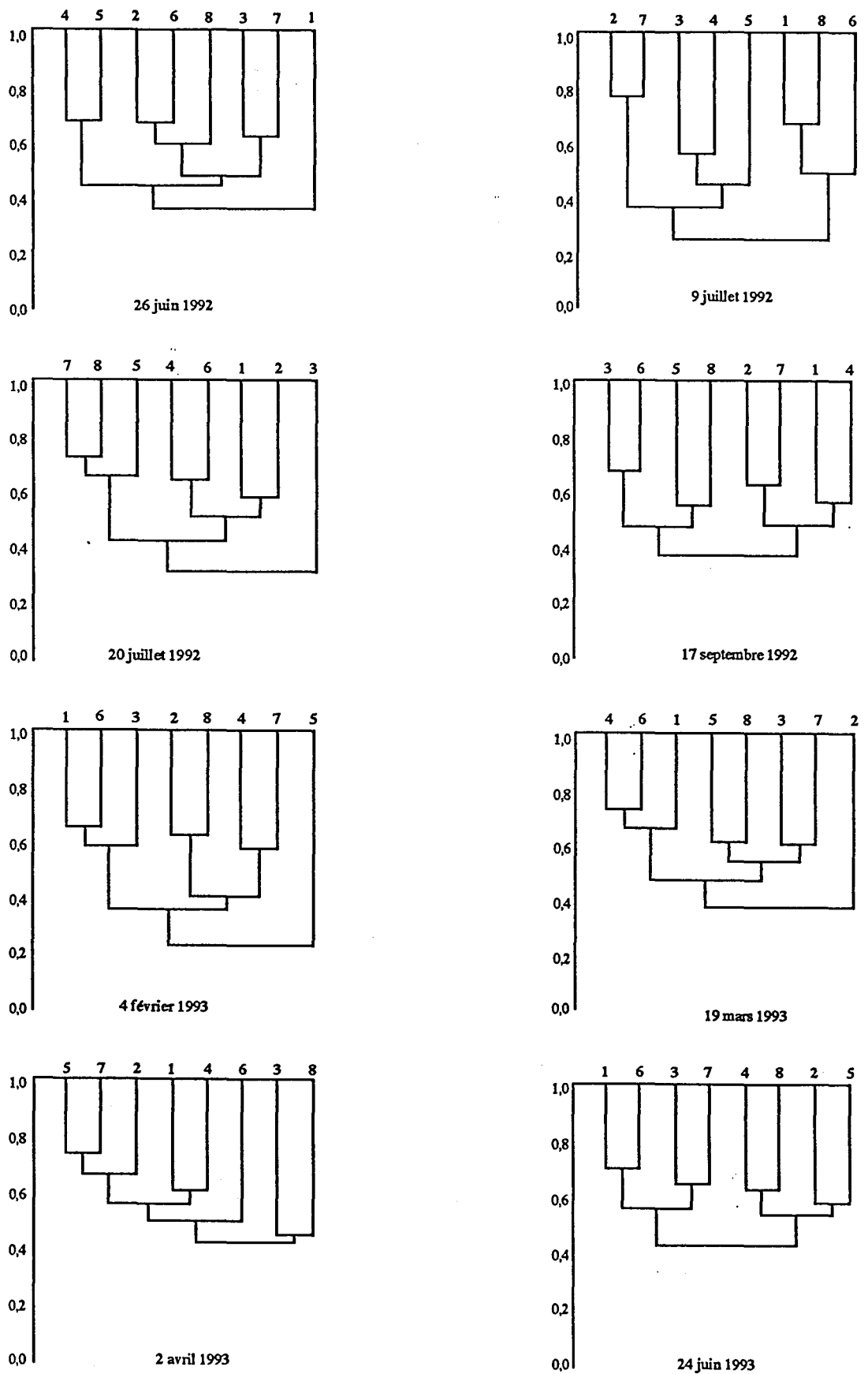


Figure 9 : Dendrogrammes des affinités spécifiques entre répliquats (1 à 8) réalisés à chaque date de prélèvement (indice de similarité de Sørensen, algorithme de Lance & Williams).

II.4. HETEROGENEITE SPATIALE

La classification hiérarchique, réalisée à chaque date de prélèvement à partir de l'indice qualitatif de similarité de Sørensen, montre une forte affinité spécifique entre les réplicats, le dernier lien se trouve à un niveau moyen (le niveau le plus bas est observé en février à 0,212 et le plus haut en juin à 0,420) et les dendrogrammes ne font pas apparaître de réelles discontinuités (Figure 9).

Les réplicats ont été comparés entre eux, à chaque date de prélèvement, par une AFC sur les biomasses. La matrice de données décrit les espèces pour lesquelles une biomasse a pu être déterminée (15 à 32 espèces selon la date de prélèvement, Tableau 2) et les objets correspondent aux réplicats (8 réplicats à chaque date de prélèvement). Dans chacune de ces AFC, les deux axes principaux représentent une part importante de l'inertie (69,9 % à 96,7 % selon l'AFC considérée, Tableau 2). Les trois espèces dominantes du peuplement ont une forte contribution sur les deux axes principaux (Tableau 2), elles apparaissent toujours en opposition sur ces axes (coordonnées de signe opposé sur l'axe I ou sur l'axe II). Les objets (réplicats) apparaissent peu dispersés dans le plan formé par les deux axes principaux, ce qui illustre la relative homogénéité quantitative des réplicats.

L'opposition des trois espèces dominantes sur les deux axes principaux de l'AFC, à chaque date de prélèvement, suggérant une compétition spatiale interspécifique à l'échelle de 0,1 m², une régression linéaire multiple a été testée sur les biomasses des trois espèces pour l'ensemble des 8 prélèvements. Aucune tendance significative n'apparaît à cette échelle. Par contre, la comparaison de la moyenne et de la variance des biomasses de ces trois espèces avec une distribution de Poisson montre une forte surdispersion ($s^2 \gg m$), significative au seuil 1 % (Figure 10), indiquant une tendance au regroupement intraspécifique.

II.5. HETEROGENEITE TEMPORELLE

La classification hiérarchique réalisée sur l'ensemble des prélèvements montre une homogénéité temporelle du peuplement (Figure 11). Même si deux groupes se distinguent (un groupe formé des prélèvements "estivaux" de juin, juillet et septembre 1992 et un groupe formé des prélèvements "hivernaux" de février, mars et avril 1993 et du prélèvement de juin 1993), le dernier lien se fait à un niveau élevé (0,573) et témoigne d'une forte similarité entre les deux groupes. Le rapprochement du prélèvement de juin 1993 aux prélèvements hivernaux de 1993 pouvant s'expliquer par la coprésence ou la coabsence de quelques espèces peu communes du peuplement, il ne traduit pas une évolution qualitative du peuplement entre 1992 et 1993. L'analyse témoigne donc d'une

Date	Nombre de variables	% de l'inertie expliquée par		Contribution relative à l'inertie expliquée		
		axe I	axe II	par l'axe I		par l'axe II
				<i>O. fragilis</i>	<i>U. felina</i>	<i>A. digitatum</i>
26.06.92	32	72,7	19,0	23,4	71,6	87,5
09.07.92	26	68,8	20,6	13,8	73,4	73,5
20.07.92	24	86,0	10,1	30,7	62,9	86,5
17.09.92	27	44,9	25,0	23,1	52,1	17,4
04.02.93	26	72,0	10,8	24,9	58,9	58,6
19.03.93	15	83,7	7,6	53,9	45,5	24,1
02.04.93	18	86,1	10,6	24,4	72,5	80,0
24.06.93	23	52,5	29,4	7,1	61,8	58,1

Tableau 2 : Paramètres des AFC réalisées sur les biomasses (PSLC) à chaque date de prélèvement.

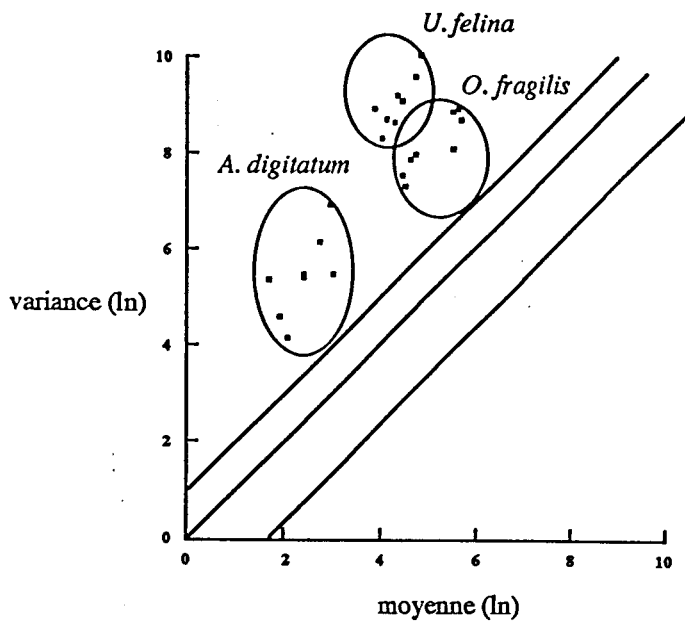


Figure 10 : Dispersion des trois espèces dominantes du peuplement à l'échelle de $0,1 \text{ m}^2$ (moyenne et variance de la biomasse en PSLC) comparée à une dispersion au hasard (loi de Poisson, intervalle de confiance à 95 %).

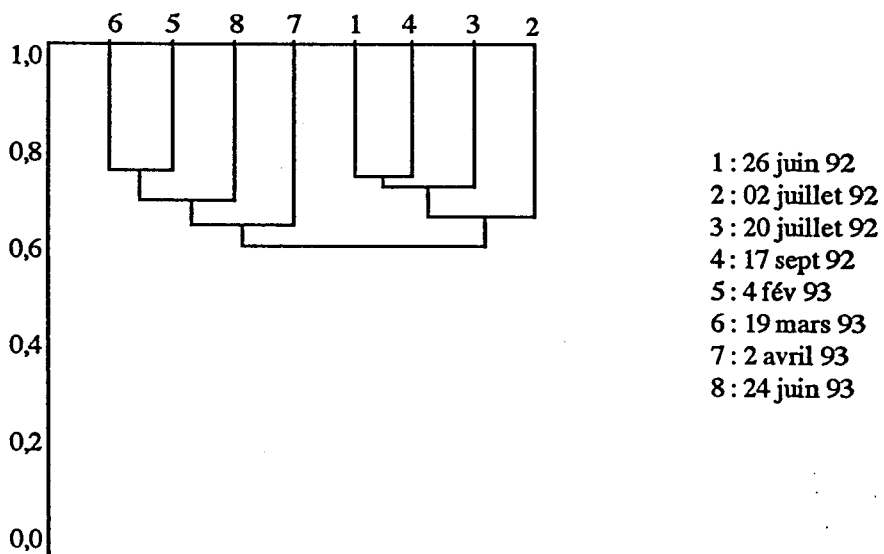


Figure 11 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre périodes de prélèvement (indice de similarité de Sørensen, algorithme de Lance & Williams).

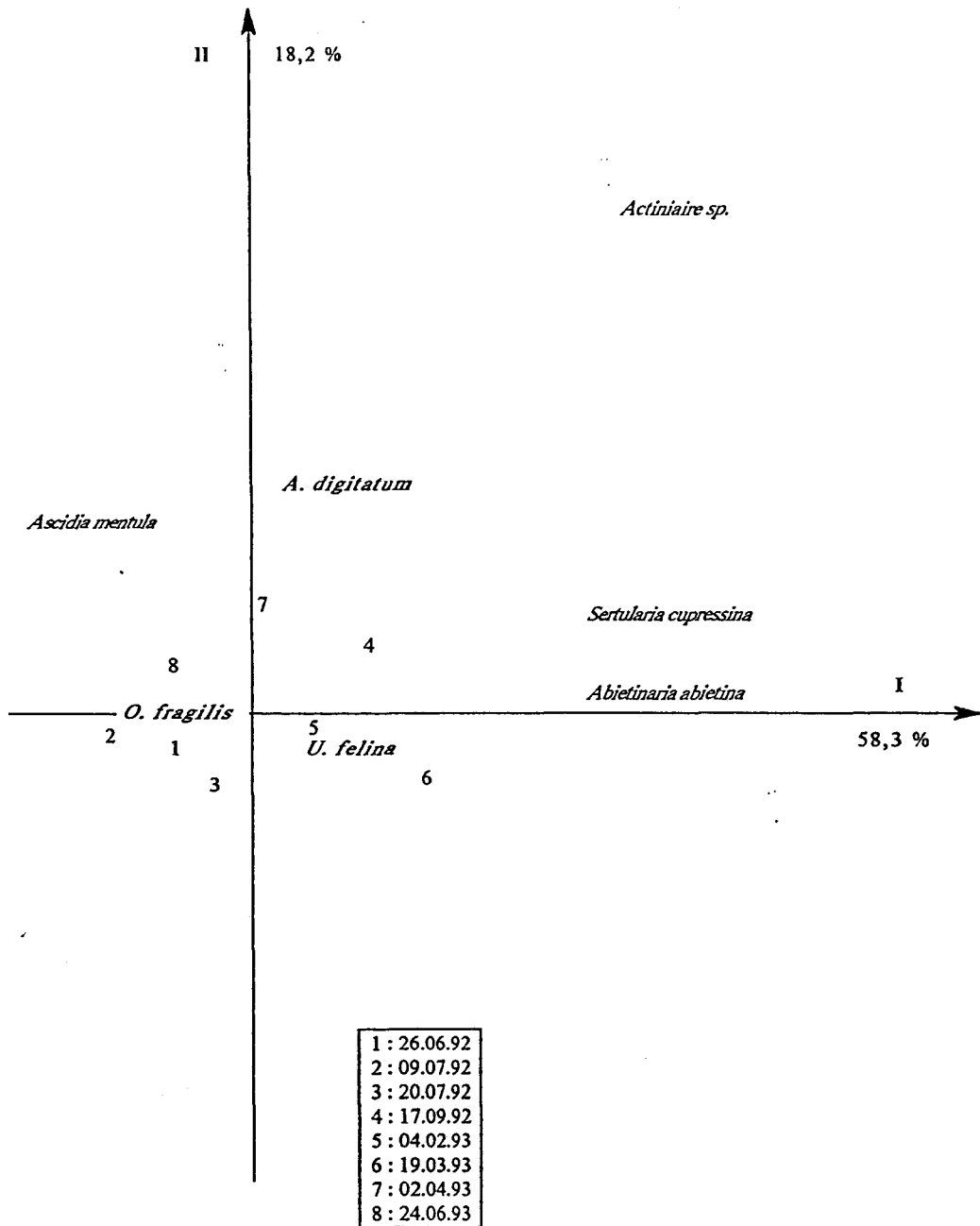


Figure 12 : Ordination des espèces dominantes et des dates de prélèvement sur les deux premiers axes de l'AFC réalisée sur les biomasses (PSLC) de l'ensemble des prélèvements.

invariance globale du peuplement et suggère une variabilité saisonnière modérée entre les prélèvements estivaux et hivernaux.

Les prélèvements ont été comparés entre eux par une AFC sur les biomasses (Figure 12). La matrice de données décrit les espèces pour lesquelles une biomasse a pu être déterminée (60 variables) et les objets correspondent aux dates de prélèvement (8 objets). Les deux axes principaux restituent 76,5 % de l'inertie du nuage de points (58,3 % pour l'axe I et 18,2 % pour l'axe II). *Urticina felina* et *Ophiothrix fragilis* s'opposent sur l'axe I, leurs contributions à l'axe sont respectivement 53,2 % et 28,5 %. Deux autres variables ont une contribution importante sur cet axe (contribution supérieure à 1/60 qui correspond à l'hypothèse d'une contribution égale de chaque variable) : les hydriaires *Abietinaria abietina* (4,7 %) et *Sertularia cupressina* (4,9 %), deux espèces communes (présentes dans 7 des 8 prélèvements) et à assez forte biomasse. *Urticina felina* (contribution 6,1 %) et *Alcyonium digitatum* (contribution 73,2 %) s'opposent sur l'axe II. Deux autres espèces ont une contribution importante sur cet axe : *Actinia sp.* (7,9 %) et *Ascidia mentula* (2,4 %). Ces espèces sont également à forte biomasse, mais sont plus dispersées (présentes dans 5 prélèvements). Les dates de prélèvement apparaissent groupées dans le plan formé par les deux axes principaux, ce qui montre l'invariance du peuplement au cours des différentes périodes de prélèvement ; toutefois, l'axe I sépare les prélèvements de juin et juillet aux autres prélèvements.

II.2.6. DISCUSSION

Le nombre moyen d'espèces récoltées et le nombre total d'espèces identifiées (51 ± 5 espèces sur les 8 prélèvements, 101 espèces au total), proches de ceux obtenus dans l'étude du faciès côtier de fort hydrodynamisme (56 ± 16 espèces sur les 8 stations échantillonnées à la drague, 119 espèces identifiées ; Davoult, 1990), confirment la richesse spécifique du peuplement, même si les indices de diversité sont faibles. Dans l'étude de Davoult (1990), l'indice de diversité, calculé sur les dénombrements, est minimisé par la forte dominance d'*Ophiothrix fragilis* ; ici, l'indice de diversité est minimisé par l'importance, en biomasse, de trois espèces. De telles richesses spécifiques au niveau de bancs denses d'*Ophiothrix fragilis* avaient été montrées en Manche, au nord de Berry Head (Devon, sud ouest de l'Angleterre ; Warner, 1971) et dans le Golfe de Saint-Malo (Allain, 1974), contredisant les travaux précédents selon lesquels la faune était fortement réduite (Vevers, 1952 ; Ancellin, 1957) ou exclue (Allen, 1899) au niveau de ces bancs.

La biomasse estimée au cours de ce suivi (281 g.m^{-2} en poids sec libre de cendre) est forte en comparaison des biomasses relevées dans la littérature pour des peuplements macrobenthiques des mers tempérées : $24,5 \text{ g.m}^{-2}$ en poids sec (communauté de substrat dur, Bristol Channel ; George & Warwick, 1985), 238 g.m^{-2} en poids frais (New-York

Bight ; Steimle, 1985), 370 g.m⁻² en poids frais (communauté à *Ophiothrix-Reniera-Microcosmus* du Golfe de Trieste ; Fedra, 1977), 651 g.m⁻² en poids frais (Bancs d'*Ophiothrix fragilis*, Manche occidentale ; Warner, 1971). Elle est largement supérieure à celle des autres peuplements benthiques de la région : 1 à 3 g.m⁻² pour le peuplement des sables moyens à propres à *Ophelia borealis* et 30 à 50 g.m⁻² pour le peuplement des sables fins envasés à *Abra alba* (Prygiel *et al.*, 1988).

Nous avons mis en évidence la forte dominance pondérale de trois espèces : *Ophiothrix fragilis* représente 62,9 % de la biomasse totale exprimée en poids sec libre de cendre, *Urticina felina* 30,9 % et *Alcyonium digitatum* 4,7 %. Dans l'étude de Warner (1971), les espèces dominantes en terme de biomasse sont les même que dans cette étude : *O. fragilis* représente 52,2 % de la biomasse totale exprimée en poids frais, *U. felina* 14,1 % et *A. digitatum* 4,2 %, bien que le sédiment soit différent (cailloutis envasés au large de Berry Head, cailloutis dans le détroit du Pas de Calais). La présence de ces deux cnidaires est également signalée dans les bancs d'*Ophiothrix fragilis* en Mer d'Irlande au sud ouest de l'île de Man (Brun, 1969) sans que leur contribution à la biomasse globale soit précisée.

La biomasse globale du peuplement reste importante quelle que soit la période de prélèvement et la distribution relative des biomasses ne subit pas de variations temporelles. Les variations saisonnières observées s'expliquent par les variations de biomasse des trois espèces principales qui représentent toujours plus de 97 % de la biomasse totale. Les variations saisonnières de la biomasse d'*Ophiothrix fragilis* sont amplifiées par un problème d'échantillonnage : les prélèvements d'hiver présentent une faible biomasse de cette espèce, certainement sous-estimée en raison de l'utilisation de gants par les plongeurs. Cependant, la densité reste forte toute l'année (de 778 à 1720 ind.m⁻²) et la période hivernale correspond à une faible biomasse individuelle, avant la croissance et la maturation printanière des gonades (Davoult, 1989). En ce qui concerne *Alcyonium digitatum*, on observe, parallèlement à la diminution hivernale de la biomasse, une augmentation du nombre de colonies récoltées. On trouve un grand nombre de petites colonies à partir de février, après le recrutement, la ponte devant avoir lieu de début décembre à fin février suivant les auteurs (Hickson, 1895 ; Matthews, 1917 ; Hartnoll, 1975).

La très forte dominance des espèces suspensivores (99,8 %) est confirmée dans ce contexte hydrodynamique peu propice au dépôt passif de matière (Davoult, 1990). Cette appréciation de la part des suspensivores dans la biomasse globale peut être en partie critiquée : la petite épifaune vagile est mal échantillonnée. Cependant, celle-ci constitue une faible biomasse car ce type d'épifaune présente une dominance relative assez faible (Davoult, 1988) et correspond à des espèces à faible biomasse individuelle. Une autre critique réside dans la définition du terme "suspensivore" (regroupant ici les organismes capturant leur nourriture dans la masse d'eau) : l'anémone *Urticina felina*

peut elle être considérée comme suspensivore au même titre qu'*Ophiothrix fragilis* et *Alcyonium digitatum* ? L'anémone est fixée et se nourrit de façon passive, elle n'est pas prédatrice comme le sont les carnivores et elle ne prélève pas sa nourriture sur ou dans le sédiment comme le font les déposivores. Cependant, elle est macrophage et ne se nourrit pas de façon continue aux dépens de la masse d'eau comme le font les suspensivores microphages. Quoiqu'il en soit, les suspensivores restent fortement dominants même si on ne classe pas *U. felina* dans cette catégorie (68,9 % de la biomasse totale représentés par les suspensivores).

II.7. CONCLUSION

Le peuplement macrobenthique des cailloutis du détroit du Pas de Calais est très diversifié (10 groupes zoologiques, 101 espèces) et sa biomasse est très importante (281 g.m⁻² en poids sec libre de cendre). Toutefois, seules trois espèces ont une importance quantitative : l'ophiure *Ophiothrix fragilis* et les deux cnidaires *Urticina felina* et *Alcyonium digitatum*. représentent au moins 97 % de la biomasse globale quelle que soit la période de l'année, et dans les analyses factorielles des correspondances (réalisées à l'échelle de 0,1 ou de 0,8 m²) elles contribuent pour une très large part à l'inertie du nuage de points-espèces. Ces trois espèces semblent donc constituer un résumé réaliste du peuplement macrobenthique.

CHAPITRE III

PRESENTATION DES TROIS ESPECES DOMINANTES DU PEUPLEMENT : BIOLOGIE, BIOMETRIE

CHAPITRE III
PRESENTATION DES TROIS ESPECES DOMINANTES DU
PEUPLEMENT : BIOLOGIE, BIOMETRIE

III.1. BIOLOGIE (SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE)

L'étude quantitative du peuplement des cailloutis du Déroit du Pas de Calais, présentée dans le chapitre II, a permis d'identifier trois espèces fortement dominantes en terme de biomasse. Nous considérons qu'elles constituent un "résumé" réaliste du peuplement, et l'ensemble du travail est à présent focalisé sur ces trois espèces pour évaluer les transferts de matière entre la masse d'eau et le peuplement.

Dans ce chapitre, nous allons présenter chacune d'entre elles, en rappelant sa place dans la systématique, en résumant les données concernant sa morphologie, sa distribution ou son habitat, et en rassemblant les données de la littérature concernant ses fonctions physiologiques faisant intervenir les échanges avec la masse d'eau. Cette synthèse bibliographique n'est pas exhaustive, elle ne rassemble que les données pouvant être intégrées à notre problématique.

III.1.1. *Ophiothrix fragilis*

III.1.1.1. Systématique

Ophiothrix fragilis (Abildgaard, 1789)

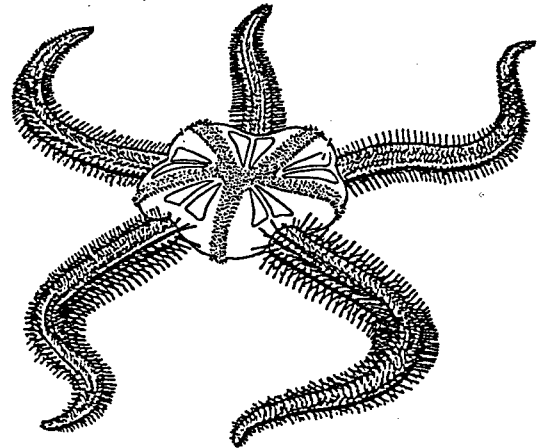
Embranchement : Echinodermes

Classe : Ophiurides

Ordre : Ophiures

Famille : Ophiothrichidés

Nom usuel : ophiure singe



III.1.1.2. Distribution

L'espèce est répertoriée en Atlantique Est, du cap de Bonne Espérance au Nord de la Norvège (Moysse & Tyler, 1990), elle est signalée sur toutes les côtes françaises : Méditerranée (Guille, 1971) ; Atlantique (Glémarec, 1969) ; Manche occidentale (Cabioch, 1961 et 1968) ; Manche orientale (Cabioch & Glaçon, 1975 ; Gentil, 1976).

III.1.1.3. Morphologie et biométrie

Les caractères de l'espèce varient avec les localités et les profondeurs. Kœhler (1921) groupe ces différentes formes en quatre variétés principales, la population du détroit du Pas de Calais correspond à la variété *pentaphyllum*.

L'espèce présente une grande variabilité de couleurs. Elle est formée d'un disque central, aplati dorso-ventralement, d'où rayonnent cinq bras non ramifiés, minces et articulés. Le diamètre du disque est de 0,2 mm à la métamorphose (Mac Bride, 1907 ; Davoult *et al.*, 1990b) et atteint environ 15 mm (Kœhler, 1921 ; Davoult *et al.*, 1990b). La croissance des adultes benthiques est de 1,1 mm par mois en moyenne (Davoult *et al.*, 1990b).

Des relations "taille-poids" ont été établies :

$$P = 0,22 D^{2,80} \text{ (George \& Warwick, 1985)}$$

$$P = 0,32 D^{2,72} \text{ (Davoult, 1989)}$$

$$P = 0,42 D^{2,74} \text{ (Davoult et al., 1992)}$$

avec P : poids sec libre de cendre en mg, D : diamètre du disque en mm.

Les contenus en carbone et azote ont été mesurés (Davoult *et al.*, 1992) : le carbone total représente environ 24 % du poids sec et l'azote environ 3 %. La part de carbone organique varie avec la taille : environ 8 % pour les individus de taille inférieure à 8 mm (diamètre du disque) et environ 13 % pour les individus de taille supérieure à 8 mm.

III.1.1.4. Habitat

Ophiothrix fragilis est présente dans les zones intertidales et subtidales, où l'hydrodynamisme est important, jusqu'à environ 85 m de profondeur (Kœhler, 1921 ; Cabioch, 1968), sur fonds caillouteux (Vevers, 1952 ; Holme, 1966 ; Cabioch, 1968 ; Allain, 1974 ; Davoult *et al.*, 1990a), graveleux (Gentil, 1976) ou hétérogènes envasés (Warner, 1971). L'espèce semble donc s'adapter à des conditions de milieu souvent sélectives.

Les plus petits individus (diamètre de 0,2 à 4 mm) sont d'abord abrités dans les bourses des adultes, puis s'accrochent entre les épines des bras ou sur la partie aborale du disque des plus grands individus (Smith, 1938 ; Warner, 1969 ; Davoult *et al.*, 1990a ; Gounin, 1993) ; ce comportement représente une transition entre la phase larvaire pélagique et la phase adulte benthique.

L'espèce a un comportement grégaire et forme des bancs dont la densité est évaluée à plusieurs centaines d'individus par mètre carré (Vevers, 1952 ; Cabioch, 1968 ; Gentil, 1976) et quelquefois plusieurs milliers (Brun, 1969 ; Warner, 1971 ; Broom, 1975 ; Keegan *et al.*, 1985 ; Davoult, 1988). La plupart des auteurs estime que le réseau

dense formé par la forte agrégation des ophiures leur permet de mieux résister au courant (Warner, 1969 et 1971 ; Broom, 1975 ; Keegan *et al.*, 1985). Ces fortes agrégations peuvent également favoriser la sédimentation des particules en suspension, la posture suspensivore des individus (bras dressés verticalement dans le courant) entraînant un affaiblissement du courant (Warner, 1969 et 1971). Enfin, cette concentration assure une fertilisation rapide des gamètes durant la saison de reproduction (Warner, 1969 et 1971). En Manche orientale, les bancs d'ophiures sont monospécifiques (Gentil, 1976 ; Davoult, 1988), alors qu'ils sont composés à la fois d'*Ophiothrix fragilis* et d'*Ophiocomina nigra* en Manche occidentale (Gruvel & Fischer-Piette, 1939 ; Cabioch, 1968) et au large des côtes sud de la Bretagne (Glémarec, 1969).

III.1.1.5. Reproduction et développement

L'espèce est gonochorique, la fécondation est externe. Les dix gonades réniformes sont localisées au niveau du disque et disposées par paires. Leur coloration caractéristique (blanche chez le mâle, rose-orangé chez la femelle) apparaît progressivement au cours de la maturation. Des cas d'hermaphrodisme peuvent être observés, mais la proportion de ces individus ne dépasse pas 1 % (Gostan, 1956 ; Davoult *et al.*, 1990b). Le sex-ratio n'est pas significativement différent de 1 (Davoult *et al.*, 1990b ; Gounin, 1993).

L'évolution gonadique chez *Ophiothrix fragilis*, qui suit le schéma général défini chez les ophiures (Patent, 1969 ; Fenaux, 1972 ; Tyler, 1977), peut être découpée en cinq stades successifs (Gounin & Richard, 1992). Le cycle biologique de l'espèce est mal connu. Smith (1940) décrit une saison de ponte s'étendant de mars à octobre. Davoult *et al.* (1990b) montrent une tendance saisonnière générale dans le développement des gonades : maturation printanière et ponte estivale, avec toutefois la présence en toute saison d'individus matures. Pedrotti (1993) observe plusieurs pontes dans l'année. Les plus petits individus mâles et femelles ayant des gamètes matures, mesurent respectivement 3 et 5 mm (Smith, 1940 ; Davoult *et al.*, 1990b).

Les gamètes sont libérées dans le milieu par l'intermédiaire de gonoductes ciliés débouchant au niveau des fentes génitales (Smith, 1940). L'attitude caractéristique de l'ophiure pour l'émission des gamètes a été observée en laboratoire : elle soulève son disque en se dressant sur ses cinq bras, expulsant les produits génitaux par les dix fentes génitales grâce à la contraction des muscles enveloppant les gonades et des muscles du disque (Gounin, 1993).

Les principales étapes du développement larvaire ont été décrites par Mac Bride (1907), la vie larvaire pélagique (ophiopluteus) a été évaluée à 26 jours. A la métamorphose, la larve mesure environ 0,2 mm, possède cinq bras et est prête à se sédentariser.

III.1.1.6. Nutrition

Ophiothrix fragilis est microphage, suspensivore passif. L'attitude de l'espèce captant sa nourriture, en levant les bras du côté d'où vient le courant, a été décrite grâce à des observations en milieu naturel ou en laboratoire (Vevers, 1956 ; Cabioch, 1967 ; Brun, 1969 ; Warner, 1971 ; Broom, 1975 ; Warner & Woodley, 1975 ; Warner, 1982 ; Davoult, 1988 ; Hily *et al.*, 1988) ; les mécanismes de transport et d'agrégation des particules alimentaires des bras vers la bouche sont décrits par Warner (1971) et Warner & Woodley (1975). L'efficacité de la filtration a été démontrée en laboratoire par Roushdy et Hansen (1960). L'espèce se nourrit essentiellement de phytoplancton (diatomées et dinoflagellés, Brun, 1969) mais aussi de matière organique détritique (Warner & Woodley, 1975 ; Gounin, 1993).

L'activité suspensivore est étroitement liée aux conditions courantologiques (Cabioch, 1967 ; Brun, 1969 ; Warner, 1969 et 1971 ; Warner & Woodley, 1975 ; Broom, 1975 ; Davoult, 1988 ; Davoult & Gounin, 1995b). L'attitude suspensivore est maintenue pour des courants n'excédant pas 15-25 cm.s⁻¹. Pour des courants plus forts, l'attitude suspensivore est abandonnée au profit d'une posture permettant aux ophiures de rester plaquées sur le substrat.

Ölscher & Fedra (1977) montrent, par des mesures faites en laboratoire, que le taux de filtration chez *Ophiothrix quinquemaculata* est fonction de la nature et de la densité des substances nutritives en suspension et de la vitesse du courant.

Davoult *et al.* (1994) ont étudié l'efficacité de la nutrition de l'espèce, sous conditions hydrodynamiques contrôlées, et ont établi un modèle logistique pour exprimer la nutrition individuelle en fonction du flux de chlorophylle *a* :

$$N = 1,45 / (1 + 26,18 e^{-4,80 F})$$

N = nutrition individuelle en $\mu\text{gChl}a \cdot \text{h}^{-1}$ et F = flux de chlorophylle *a* en $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

III.1.1.7. Respiration

Peu d'informations sont disponibles sur la respiration des échinodermes. Etant donné leur faible activité locomotrice et leur faible développement musculaire, ils sont supposés avoir un taux respiratoire relativement bas (Lawrence & Lane, 1982). Selon Boolootian (1966), ce taux doit être fonction de la taille, de l'état nutritionnel, du cycle de reproduction de l'animal et de facteurs environnementaux tels que la teneur en oxygène et la température. Le taux de consommation d'oxygène en fonction de la température a été mesuré chez *Ophiothrix quinquemaculata* (Ott & Fedra, 1977), exprimé en $\text{mgO}_2 \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, il est 5 fois plus fort à 25°C qu'à 10°C. La consommation d'oxygène par *Ophiothrix fragilis* est estimée à 1,5 ml par gramme de poids frais et par jour (Ursin, 1960 in Lawrence & Lane, 1982).

III.1.1.8. Excrétion et égestion

Les échinodermes sont considérés comme étant essentiellement ammonotéliques (Jangoux, 1982). L'excrétion ammoniacuée a été mesurée sur des individus provenant de la population d'*Ophiothrix fragilis* du détroit du Pas de Calais (Davoult *et al.*, 1991). Des variations saisonnières ont été mises en évidence : de $0,72 \mu\text{gN}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ en novembre à $1,92 \mu\text{gN}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ en juin . Des variations significatives au cours d'un cycle de marée sont également notées, probablement liées au comportement suspensivore discontinu de l'espèce.

L'égestion a également été mesurée (Davoult & Gounin, 1995a) : des variations saisonnières quantitatives et qualitatives des fèces, sans doute liées à la disponibilité de nourriture dans le milieu, sont mises en évidence. La quantité de fèces récoltée est maximale en mai ($54,0 \text{ mg}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$, quantité mesurée en poids sec) et minimale en novembre ($9,2 \text{ mg}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$) et la proportion d'azote dans ces fèces varie de 1,35 % du poids sec en mai à 0,12 % en novembre.

III.1.1.9. Prédation, commensalisme et parasitisme

La morue *Gadus morhua* semble être un prédateur de l'espèce (Lefranc, 1970), bien que l'ophiure ne soit pas réputée pour être sa nourriture de prédilection. Warner (1971) observe la prédation d'*Ophiothrix fragilis* par l'anémone *Urticina felina* (également signalée par Brun, 1969), l'étoile de mer *Asterias rubens* et les crabes *Macropipus puber* et *Cancer pagurus*. Cependant, l'analyse des contenus stomacaux de ces espèces montre que l'ophiure ne constitue pas leur régime principal. En effet, il ne trouve que des épines et des morceaux de bras toujours en très faible quantité et exceptionnellement des morceaux de disque. Les étoiles de mer *Luidia ciliaris* et *Luidia sarsi* sont également considérées comme prédatrices d'*O. fragilis* (Holme, 1983 et 1984). En fait, *O. fragilis* ne subit pas une grande prédation sans doute en raison de sa faible valeur nutritive (Holme, 1953).

L'annélide *Scalisetosus pellucidus*, espèce commensale des échinodermes (Hartmann-Schröder, 1971) est régulièrement trouvée sur *Ophiothrix fragilis* (Davoult *et al.*, 1990a).

Le parasite *Rhopalura ophiocomae* (Orthonectidé) peut être trouvé dans les gonades d' *Ophiothrix fragilis* (Fontaine, 1968 ; Bender, 1972).

III.1.2. *Urticina felina*

Bien que très commune, *Urticina felina* n'a fait l'objet que de peu d'études. Celles-ci portent sur les mécanismes de contrôle de l'expansion et de la contraction du

disque oral (Mac Farlane, 1970 ; Mac Farlane & Lawn, 1972 ; Lawn, 1975 ; Boothby & Mac Farlane, 1986). Sa distribution, sa morphologie et son habitat sont décrits dans les ouvrages de systématique (Manuel, 1981 ; Cornelius *et al.*, 1990). Les données concernant la reproduction et la nutrition présentées ici sont tirées d'ouvrages généraux sur les anémones de mer (Stephenson, 1928 ; Doumenc & Van Praët, 1987), ou de travaux réalisés sur des espèces proches : *Urticina coriacea*, *Urticina crassicornis* et *Urticina lofotensis*, qui étaient considérées comme variétés de l'espèce *Urticina felina* jusqu'à ce que Hand (1955) leur donne le rang d'espèce. Aucune donnée concernant l'excrétion et la respiration n'est disponible.

III.1.2.1. Systématique

Urticina felina (Linné, 1767)

Embranchement : Cnidaires

Classe : Anthozoaires

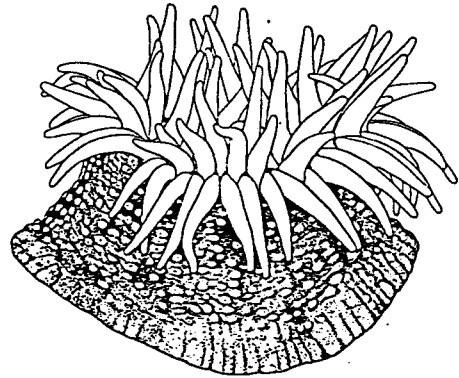
Sous classe : Hexacoralliaires

Ordre : Actiniaires

Famille : Actinidés

Nom usuel : dahlia de mer

Synonyme : *Tealia felina*



Les formes du genre *Urticina* ont d'abord été considérées comme variétés de la seule espèce *felina* (Elmhirst & Sharpe, 1923 ; Stephenson, 1935 ; Carlgren, 1949). Puis, Hand (1955) regroupe ces variétés en différentes espèces, conception maintenue par Manuel (1981) qui reconnaît deux espèces européennes : *Urticina felina* et *Urticina eques*, et confirmée par Solé-Cava *et al.* (1985) qui effectuent une comparaison des populations de ces deux formes par électrophorèse enzymatique et analyse des nématocystes.

III.1.2.2. Distribution

L'espèce est répertoriée du Golfe de Gascogne jusqu'à l'Arctique (Cornelius *et al.*, 1990). Cette distribution est certainement incomplète en raison d'erreurs d'identification (Manuel, 1981).

III.1.2.3. Morphologie

Cette anémone, à base large et très adhérente, a une colonne courte présentant de nombreuses verrues sans arrangement régulier. Les tentacules courts et forts ont un arrangement décamerique et atteignent le nombre de 160. Le diamètre de la base peut atteindre 120 mm. La coloration est très variable, la forme commune a une colonne rouge irrégulièrement tachée de vert et avec des verrues grises ; les tentacules sont grisâtres avec des bandes rouges et blanches.

III.1.2.4. Habitat

C'est une espèce typique des bas niveaux de la zone intertidale, abondante dans la zone des laminaires, particulièrement dans les zones fortement soumises à l'action des vagues. Sédentaire, elle s'accroche sur les rochers et cailloux. Dans la zone sublittorale, elle est présente jusqu'à une profondeur d'environ 100 m.

III.1.2.5. Reproduction et développement

La multiplication asexuée n'est pas connue dans le genre *Urticina* (Stephensen, 1935 ; Chia, 1976). L'examen des génotypes sur une population d'*Urticina felina* (Solé-Cava *et al.*, 1985) indique que la reproduction sexuée prédomine, si ce n'est la seule. L'arrangement régulier des mésentères chez *Urticina lofotensis* implique l'absence de reproduction asexuée (Wedi & Dunn, 1983).

Chia (1976) classe les anémones en fonction de leur comportement reproductif. Sa classification de la reproduction sexuée est basée sur trois critères : le mode de fertilisation (interne ou externe), le comportement larvaire (pélagique ou benthique) et la nutrition des larves (parasites, lécithotrophiques, détritotrophiques ou planctotrophiques). *Tealia felina* est répertoriée comme : "ovipare, pélagique, planctotrophique ou lécithotrophique".

La reproduction a été étudiée sur des spécimens subtidaux de l'espèce californienne *Urticina lofotensis* (Wedi & Dunn, 1983). L'espèce est gonochorique mais ne présente pas de caractères sexuels externes. Les gonades, logées entre les mésentères, sont indifférenciées à l'état immature. Elles se distinguent ensuite par leur forme et leur couleur. Les gonades femelles deviennent jaune-brun et sont moins convolutées que les gonades mâles de couleur rouge. Aucun cas d'hermaphrodisme n'est noté dans cette étude, le sex-ratio y est significativement différent de 1:1.

La gamétogénèse peut être suivie par microscopie optique. L'ovogénèse est asynchrone dans un même mésentère chez *Urticina crassicornis* (Loseva, 1971) et chez *Urticina lofotensis* (Wedi & Dunn, 1983). Avant la ponte, les oeufs d'*U. lofotensis*

mesurent 600 à 650 μm de diamètre (Sebens & Laakso, 1977) ou 700 à 800 μm (Wedi & Dunn, 1983), ceux d'*Urticinacoriacea* 600 μm (Gemmil, 1921) et ceux d'*U. crassicornis* 700 μm (Gemmil, 1921 ; Chia & Spaulding, 1972). La surface de ces oeufs présente des épines (Chia & Spaulding, 1972 ; Wedi & Dunn, 1983) qui peuvent avoir un rôle dans l'absorption de nutriment (Loseva, 1971). La spermatogénèse est synchrone chez *U. lofotensis* (Wedi & Dunn, 1983).

L'étude réalisée sur *Urticina lofotensis* (Wedi & Dunn, 1983) suggère un cycle de reproduction annuel avec un pic de ponte, apparemment lié aux variations de température, mais une possibilité d'émission d'ovocytes tout au long de l'année. Chia & Spaulding (1972) observent la ponte, en laboratoire, d'avril à juin, chez *Urticina crassicornis*. Pendant la ponte, la colonne et les tentacules sont en complète expansion, les gamètes sont émises par la bouche de la même manière que des particules alimentaires non digérées.

La larve planctonique lécithotrophique de *Urticina crassicornis*, capable de nager, est à courte durée de vie (Chia & Spaulding, 1972) ; au bout de 9 jours, elle est prête à sédentariser et à se métamorphoser et commence à prendre contact avec le substrat.

III.1.2.6. Nutrition

Les Actinies sont en général considérées comme des carnivores macrophages, mais la matière particulaire (microzoo- et phytoplancton, bactéries, débris et molécules organiques) intervient également dans leur alimentation (Doumenc & Van Praët, 1987). Les proies volumineuses sont capturées grâce aux mouvements de préhension des tentacules et à leur spirocystes et nématocystes. Elles sont ensuite entraînées dans la cavité entérique grâce à des mouvements péristaltiques du pharynx. Dans le cas de petites proies, le rôle essentiel revient au courants ciliaires des tentacules, du disque oral et du pharynx. Carlgren (1905, *in* Doumenc & Van Praët, 1987) détermine trois types de régime alimentaire en relation avec la répartition des épithéliums flagellés et les courants qu'ils créent. Le type de ciliature dans le genre *Tealia* caractérise les espèces dont la capture des proies est assurée par les tentacules et dont le régime alimentaire est macrophage.

La présence de nourriture induit une réponse comportementale chez *Urticina felina* (Mac Farlane, 1970). Ce comportement se fait en deux phases : la réponse pré-alimentaire ("pre-feeding response"), qui accroît la probabilité de capture des proies ou particules situées à proximité, et le comportement de prise de proies au sens strict ("feeding response"), qui assure la capture effective des proies ou des particules. La réponse pré-alimentaire est induite par chimioréception et la réponse alimentaire nécessite la combinaison de stimuli chimiques et mécaniques.

La nourriture des anémones n'est pas sélective (Stephenson, 1928). Cependant, une espèce peut présenter un régime régulier avec quelques proies dominantes, mais peu d'informations sont disponibles sur ce sujet. Sebens & Laakso (1977) identifient les proies de plusieurs espèces du genre *Tealia* du Pacifique nord-est par examen des contenus de la cavité entérique. Chez *Urticina crassicornis* et *Urticina coriacea*, deux espèces intertidales, les proies correspondent à du matériel d'origine intertidale (bivalves, gastéropodes, cirripèdes) ; chez *Urticina lofotensis*, espèce subtidale, les proies sont de larges organismes vagiles de la communauté benthique (astéroïdes, décapodes, caprelles). Indépendamment du régime de l'espèce, l'absorption par l'ectoderme des substances dissoutes peut constituer un apport nutritif important (Chia & Spaulding, 1972 ; Doumenc & Van Praët, 1987).

Les anémones sont capables de survivre à de longues périodes de jeûne (Stephenson, 1928). Chia & Spaulding (1972) observent, en laboratoire, l'effet du jeûne sur le développement de jeunes *Tealia crassicornis*. La croissance en taille est d'abord stoppée, puis la taille diminue, la coloration adulte n'apparaît pas, le nombre de tentacules n'augmente pas. Dans la nature, l'apport de nourriture doit être erratique, et les individus peuvent être amenés à subir des périodes de jeûne prolongé. La taille d'une anémone ne peut donc pas être directement reliée à son âge, le taux de croissance étant directement dépendant de l'apport en nourriture (Stephenson, 1928).

III.1.2.7. Prédation

Le prédateur le plus connu de *Tealia felina* est le gastéropode *Aeolidia papillosa* (Doumenc & Van Praët, 1987). Face à leurs prédateurs, les Actinies ont des comportements de fuite généralement suivis du détachement de l'individu de son substrat.

III.1.3. *Alcyonium digitatum*

III.1.3.1. Systématique

Alcyonium digitatum (Linné, 1758)

Embranchement : Cnidaires

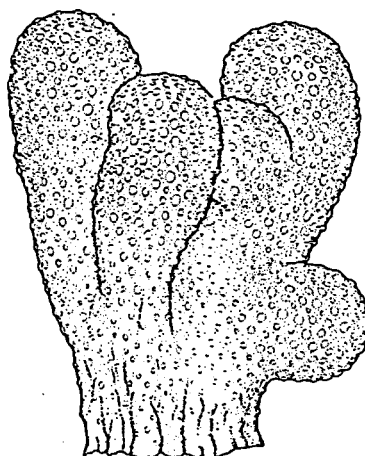
Classe : Anthozoaires

Sous classe : Octocoralliaires

Ordre : Alcyonaires

Famille : Alcyonidés

Nom usuel : mains ou doigts de mort



III.1.3.2. Distribution

L'espèce est répertoriée en Atlantique Nord-Est, du Portugal (41°N) à la Norvège (70°N) (Hartnoll, 1975). Elle est également signalée en Islande (Robins, 1968 ; Manuel, 1981) et sur les côtes atlantiques nord américaines (Robins, 1968), mais la conspécificité des populations américaines et européennes est mise en doute par Hartnoll (1976). D'autre part, d'Hondt & d'Hondt (1992) suggèrent un isolement génétique parmi les populations européennes, en se fondant sur l'étude des protéinogrammes et des zymogrammes de colonies issues de quatre populations européennes : Morgat (Mer d'Iroise), Roscoff (Manche occidentale), Wimereux (Manche orientale) et Gullmar Fjord (Suède).

III.1.3.3. Morphologie

L'espèce présente un dimorphisme de couleur : une forme est blanche, l'autre orange. Molander (1916) décrit les spécimens blancs et oranges comme appartenant à deux variétés distinctes, conception rejetée par Madsen (1944). Selon Hartnoll (1975), il n'y a pas de différences écologiques nettes justifiant une séparation taxonomique, mais il existe des variations d'incidence géographique et quelques différences physiologiques en ce qui concerne le sex-ratio, le développement des gamètes mâles et la période de ponte. La distribution de ces formes ne semble se conformer à aucun modèle : dans certaines zones une couleur domine, dans d'autres zones les deux formes sont mélangées (Manuel, 1981).

Cet alcyonaire constitue des colonies massives sessiles qui peuvent atteindre 200 mm de hauteur et 150 mm de largeur (Leloup, 1952). Les plus grandes colonies récoltées par Hartnoll (1975) atteignent, complètement rétractées, une hauteur de 100 mm et une largeur de 200 mm. La colonie est composée de polypes qui fusionnent sur la majeure partie de leur longueur et possèdent une portion libre, extensible et contractile qui portent la bouche et les tentacules, lesquels portent les pinnules dont la surface possède d'innombrables excroissances dues à la présence de cnidoblastes. Les huit tentacules sont de taille égale, et forment, en pleine expansion, un angle droit avec l'axe d'allongement du polype (Hickson, 1895). Les polypes, répartis presque uniformément à la surface de la colonie, s'étendent sur une hauteur de 10 à 15 mm (Cornelius *et al.*, 1990). Les tentacules mesurent 3 à 6 mm et les pinnules 0,5 mm (Pratt, 1905).

III.1.3.4. Habitat

Alcyonium digitatum peut être présent dans les bas niveaux de la zone intertidale, mais il est plus commun en zone sublittorale jusqu'à environ 50 m et exceptionnellement

à de plus grandes profondeurs (Manuel, 1981). Il est généralement rencontré sur des fonds soumis à un fort hydrodynamisme (courants ou turbulences) ; de telles conditions de milieu favorisent sa croissance (Hartnoll, 1975). Les spicules et le squelette hydrostatique de cet alcyonaire semblent adaptés à un hydrodynamisme actif (Robins, 1968). Selon Roushdy (1962), les mouvements d'eau importants assurent les apports en oxygène et en nourriture. Mais Allen (1899) note la présence de larges colonies à Plymouth sur des fonds soumis à de légers mouvements d'eau, et selon Madsen (1943), l'espèce peut être présente en des zones tellement stagnantes que la plupart des autres animaux sessiles sont pratiquement ou totalement absents.

III.1.3.5. Reproduction et développement

L'espèce est gonochorique, la fécondation est externe. Il n'y a pas de dimorphisme sexuel externe, le sexe peut être déterminé par l'examen à la loupe binoculaire de coupes fines de matériel frais, même lorsque les gonades sont immatures (Hartnoll, 1975). Des cas exceptionnels d'hermaphrodisme sont observés (moins de 1 %, Matthews, 1917 ; Hartnoll, 1975), ceux-ci sont apparemment fonctionnels et des gonades des deux sexes peuvent même être présentes dans le même polype. Hartnoll (1975) note une différence de sex-ratio entre les deux formes de l'espèce : les colonies blanches présentent un excès de femelles (significatif au seuil 1 %) et les colonies orange un excès de mâles (mais non significatif au seuil 5 %).

Le développement des gamètes se fait sur 12 mois. Le degré de maturité des gamètes peut être indiqué par leur diamètre (Hartnoll, 1975). Le diamètre maximum est atteint en hiver, entre octobre et décembre : 0,98 mm pour les gamètes mâles des colonies blanches, 0,87 mm pour celles des colonies orange et 0,60 mm pour les gamètes femelles des colonies des deux formes. Les plus petites colonies femelles matures récoltées par Hartnoll (1975) mesurent 16 mm de haut et 12 mm de large, les plus petites colonies mâles 8 mm de haut et 20 mm de large.

Chez *Alcyonium digitatum*, la ponte est hivernale contrairement à la ponte estivale des autres alcyonaires. Hickson (1895) observe la ponte durant les mois de décembre et janvier, Matthews (1917) de début décembre à début février et Hartnoll (1975) de la mi-décembre à fin janvier avec un décalage entre les deux formes blanches et orange, ce qui tendrait à favoriser un isolement de ces formes. La ponte peut être plus précoce puisque des larves d'*A. digitatum* sont communément présentes dans les eaux de surface sur les côtes norvégiennes pendant les mois d'octobre et novembre (Widersten, 1965). Mâles et femelles émettent simultanément leur gamètes par la bouche (Hickson, 1895). Aucune périodicité journalière de la ponte n'a été mise en évidence, toutefois il apparaît essentiel que l'eau soit calme dans la mesure où cela favorise l'expansion des polypes très sensibles (Matthews, 1917).

Le zygote se développe en une larve planula, capable de nager activement, en une période de 5 à 7 jours selon la température (Hartnoll, 1975). La durée de vie larvaire pélagique est généralement de 4 jours (Matthews, 1917). Selon Robins (1968), la larve planula semble douée d'un pouvoir de discrimination dans la sélection du site de sédentarisation. Grâce à la ponte hivernale, les larves ont largement le temps de se disperser, de sédentariser et de se métamorphoser avant le bloom planctonique printanier, celui-ci commençant lorsque les jeunes individus sont capables d'en tirer les meilleurs avantages. Les larves lécithotrophiques n'ont pas besoin de nourriture planctonique, d'où l'avantage de l'émission des embryons et larves pélagiques à la saison où la prédation par le zooplancton ainsi que la compétition pour la sédentarisation sont minimales. Chez les autres alcyonaires, la ponte est estivale mais le stade larvaire pélagique n'existe pas (Hartnoll, 1975).

III.1.3.6. Nutrition

Alcyonium digitatum n'abrite pas de zooxanthelles. L'espèce est décrite comme carnivore dont la nourriture consiste principalement en des organismes zooplanctoniques, qu'elle paralyse grâce à ses nématocytes (Pratt, 1905 ; Matthews, 1917). Roushdy et Hansen (1961) montrent que l'espèce est également capable d'ingérer des organismes phytoplanctoniques. Etant fixée et microphage, nous la considérons comme suspensivore.

Les polypes d'*Alcyonium digitatum* présentent des mouvements ciliaires qui ne semblent jouer aucun rôle dans la prise de nourriture (Pax, 1936), mais serviraient, selon Hickson (1901), à l'apport d'oxygène. L'espèce présente, selon un rythme plus ou moins régulier, un épanouissement avec une extension des polypes, qui semble important dans la capture de nourriture. Du repos à l'état actif, les colonies d'*A. digitatum* augmentent leur volume d'un facteur 1,75 et multiplient leur surface par 16. 98 % de cette augmentation de surface est due à l'extension des polypes (Roushdy, 1962). Ces augmentations de volume et de surface associées à une répartition aléatoire des hauteurs des polypes représentent un mécanisme de capture efficace. La périodicité journalière de ce phénomène est étudiée par de Ceccatty *et al.* (1963) et par Hickson (1892, 1895). Hartnoll (1975) met en évidence un cycle annuel avec une saison d'inactivité prolongée, pendant laquelle les colonies ne se nourrissent pas. Cette saison coïncide avec les derniers mois de la maturation gonadique et la reprise de la périodicité journalière précède l'émission des gamètes.

III.1.3.7. Respiration

Le besoin minimum d'*Alcyonium digitatum* en oxygène n'est pas connu ; cependant, Cary (1918) met en évidence, chez douze espèces d'alcyonaires, une étroite relation entre le rapport de la surface au poids et le taux respiratoire : les espèces ayant la plus grande surface par unité de poids ont le métabolisme le plus rapide. Ceci indiquerait qu'*A. digitatum*, qui est une espèce relativement compacte, aurait un métabolisme relativement bas (Roushdy, 1962).

III.1.3.8. Relation parasite/hôte

Tritonia hombergi, le plus grand nudibranche des eaux britanniques, est toujours trouvé en association avec *Alcyonium digitatum* (Thompson, 1962). En laboratoire, les larves de ce nudibranche ne se métamorphosent que si une colonie d'*A. digitatum* en bon état est présente. Après la métamorphose, les post-larves broutent les tissus du cnidaire (forme blanche), dont elles se nourrissent exclusivement, que ce soit en laboratoire ou dans la nature.

III.2. BIOMETRIE

Les résultats concernant les deux cnidaires ont fait l'objet d'une publication (Migné *et al.*, 1996), présentée en Annexe 3.

III.2.1. Relations taille-poids

Ophiothrix fragilis

La recherche d'une corrélation entre la longueur et le poids à partir d'un nombre limité d'individus, appliquée ensuite à un ensemble plus important, est une démarche couramment utilisée pour les animaux solitaires (Crisp, 1984). Ainsi, comme nous l'avons indiqué dans le paragraphe 1.1.3. de ce chapitre, des relations ont été établies entre le diamètre du disque et la biomasse de l'espèce *Ophiothrix fragilis*. Pour les calculs ultérieurs, nous retiendrons la dernière relation établie sur des individus de la population du détroit du Pas de Calais (Davoult *et al.*, 1992) :

$$P_{slc} = 0,42 D^{2,74} \quad (n = 198 ; r^2 = 0,964) \quad (1)$$

où D est le diamètre du disque en mm et P_{slc} le poids sec libre de cendre en mg.

Alcyonium digitatum

La détermination indirecte de la biomasse par la mesure de la taille semble pouvoir être étendue à certains animaux coloniaux (Boero *et al.*, 1986 ; Migné & Davoult, 1993).

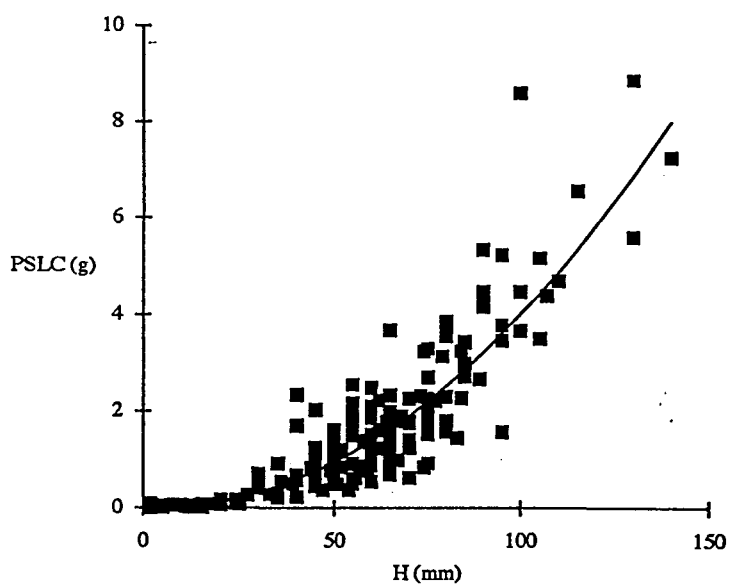


Figure 13 : Relation entre la biomasse (poids sec libre de cendre en g) et la hauteur (en mm) chez *Alcyonium digitatum*.

L'erreur commise dans cette estimation reste faible et le gain de temps et d'énergie apporté par la méthode justifie son utilisation (Migné & Davoult, 1993). Une relation a donc été recherchée entre le poids (exprimé en grammes de poids sec libre de cendre : P_{slc}) et la taille (H : plus grande hauteur en mm) chez *Alcyonium digitatum* après avoir mesuré et pesé 187 colonies, allant de 2 à 140 mm de hauteur, récoltées à différentes périodes de l'année. La relation établie est de type puissance :

$$P_{slc} = 0,0003 H^{2,062} \quad (n = 187, r^2 = 0,901, \text{ Figure 13}) \quad (2)$$

Urticina felina

Aucune relation entre taille et poids n'a été recherchée chez *Urticina felina* en raison de la difficulté à déterminer une dimension constante chez cet animal. Le diamètre du disque basal (Chia & Spaulding, 1972 ; Sebens & Laakso, 1977 ; Wedi & Dunn, 1983), ou celui du disque oral en état d'expansion (Mac Farlane, 1970 ; Mac Farlane & Lawn, 1972 ; Lawn, 1975 ; Solé-Cava *et al.*, 1985) sont parfois utilisés pour définir une taille chez cette espèce ou chez des espèces proches. Cependant, aucune de ces mesures ne semble assez précise pour qu'une relation puisse être établie ; le poids de l'animal étant grossièrement proportionnel au cube de sa longueur (loi d'isométrie), l'erreur commise sur la mesure de la longueur serait accentuée dans la transformation en poids.

III.2.2. Expression de la biomasse en carbone et azote

Afin d'estimer l'importance relative des processus benthiques dans les flux de carbone et d'azote à l'interface eau-sédiment, la biomasse des trois espèces dominantes devra être exprimée en terme de carbone et d'azote. Les contenus en carbone et azote peuvent être déterminés par analyse élémentaire, mais cette technique est trop lourde et trop coûteuse pour être utilisée en routine. Il est donc intéressant de disposer de relations entre des mesures plus accessibles, telles que la taille ou le poids d'un organisme, et ses contenus en carbone et azote. Une étude préliminaire était nécessaire afin d'établir, pour chacune des trois espèces, des relations fiables entre une mesure simple et les contenus en carbone et azote.

En ce qui concerne *Ophiothrix fragilis*, l'étude de Davoult *et al.* (1992) nous fournit les relations de conversion entre la taille (diamètre du disque : D en mm) et les contenus en carbone (carbone total : C_t et carbone organique : C_{org} ; en mg) et azote (N en mg) :

$$C_t = 0,258 D^{2,78} \quad (n = 76 ; r^2 = 0,986) \quad (3)$$

$$N = 0,032 D^{2,83} \quad (n = 71 ; r^2 = 0,982) \quad (4)$$

$$C_{org} = 0,066 D^{3,07} \quad (n = 74 ; r^2 = 0,982). \quad (5)$$

Nous avons cherché à établir de telles relations pour les deux autres espèces dominantes. Les spécimens d'*Urticina felina* et les colonies d'*Alcyonium digitatum* ont

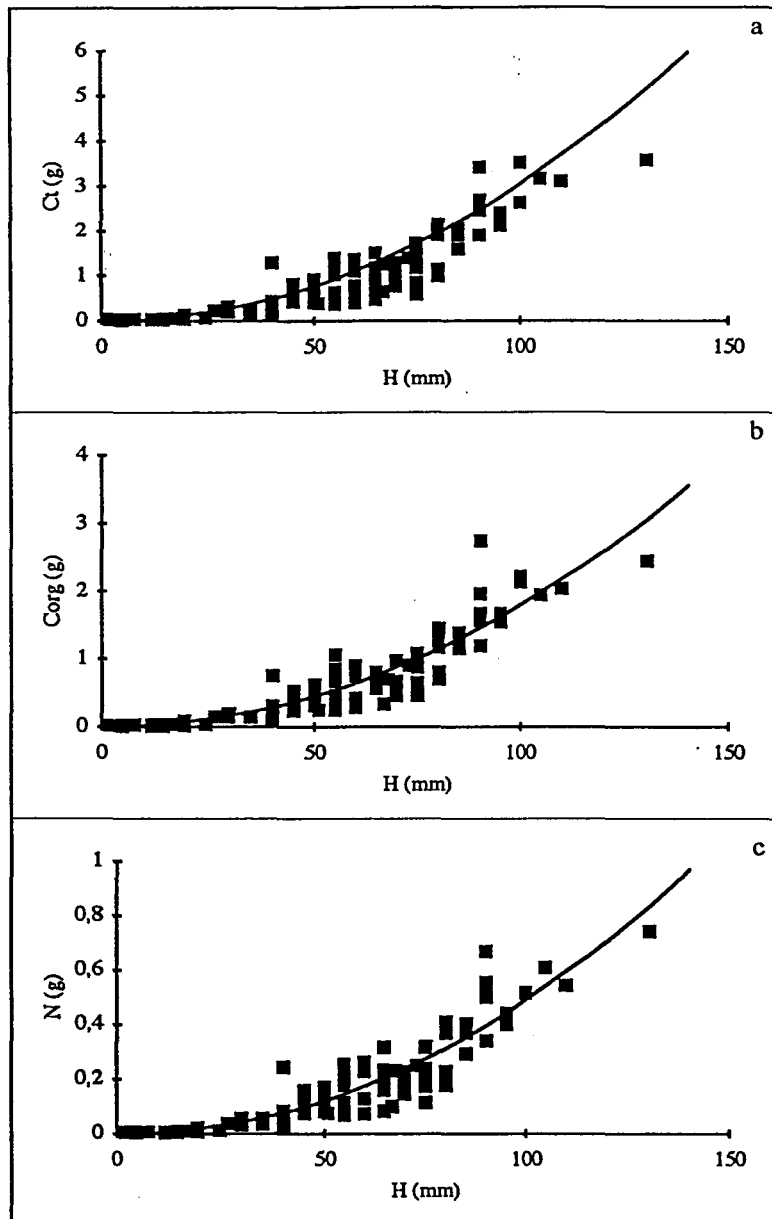


Figure 14: Relations entre le contenu (g) en carbone (a), carbone organique (b) ou azote (c) et la hauteur (mm) chez *Alcyonium digitatum*.

été prélevés, en plongée, dans le peuplement des cailloutis du détroit du Pas de Calais entre février 1993 et septembre 1994 (11 périodes de prélèvement pour *A. digitatum*, 10 pour *U. felina*). Au total, 111 colonies d'*A. digitatum* et 65 spécimens d'*U. felina* ont été utilisés, deux réplicats par colonie ou par spécimen ont été analysés, la moyenne des deux réplicats est utilisée dans les calculs. Des relations de type puissance ($y = a x^b$) ont été établies entre le contenu en carbone ou azote (C ou N en g) et la hauteur (H en mm) chez *A. digitatum*. Deux types de modèle ont été testés pour établir une relation entre le contenu en carbone ou azote (C ou N en g) et le poids (poids sec, P_s , ou poids sec libre de cendre, P_{slc} , en g) chez les deux espèces : relation de type puissance ($y = a x^b$) et relation linéaire forcée à l'origine ($y = a x$). Dans tous les cas, les relations linéaires (hautement significatives : $p < 0,1 \%$) présentent un meilleur ajustement.

Alcyonium digitatum :

$$C_t = 0,0003 H^{2,003} \quad (n = 104 ; r^2 = 0,928 ; \text{Figure 14}) \quad (6)$$

$$C_{org} = 0,0002 H^{2,025} \quad (n = 104 ; r^2 = 0,923 ; \text{Figure 14}) \quad (7)$$

$$N = 0,00004 H^{2,028} \quad (n = 104 ; r^2 = 0,928 ; \text{Figure 14}) \quad (8)$$

$$C_t = 0,232 P_s \quad (n = 111 ; r^2 = 0,988 ; \text{Figure 15}) \quad (9)$$

$$C_{org} = 0,158 P_s \quad (n = 109 ; r^2 = 0,968 ; \text{Figure 15}) \quad (10)$$

$$N = 0,044 P_s \quad (n = 111 ; r^2 = 0,984 ; \text{Figure 15}) \quad (11)$$

$$C_t = 0,605 P_{slc} \quad (n = 111 ; r^2 = 0,986 ; \text{Figure 16}) \quad (12)$$

$$C_{org} = 0,412 P_{slc} \quad (n = 109 ; r^2 = 0,970 ; \text{Figure 16}) \quad (13)$$

$$N = 0,115 P_{slc} \quad (n = 111 ; r^2 = 0,980 ; \text{Figure 16}) \quad (14)$$

Urticina felina :

$$C_{org} = 0,419 P_s \quad (n = 65 ; r^2 = 0,990 ; \text{Figure 17}) \quad (15)$$

$$N = 0,095 P_s \quad (n = 65 ; r^2 = 0,994 ; \text{Figure 17}) \quad (16)$$

$$C_{org} = 0,508 P_{slc} \quad (n = 65 ; r^2 = 0,962 ; \text{Figure 18}) \quad (17)$$

$$N = 0,113 P_{slc} \quad (n = 65 ; r^2 = 0,992 ; \text{Figure 18}) \quad (18)$$

Les valeurs de carbone organique chez *Alcyonium digitatum* ont été obtenues sur des échantillons décarbonatés à l'acide chlorhydrique. Le carbone minéral ainsi éliminé correspond à du carbonate de calcium (CaCO_3), et sa quantité dans un échantillon est obtenue par différence entre la valeur avant acidification et la valeur après acidification.

$$\text{CaCO}_3 = 0,0009 H^{1,935} \quad (n = 102 ; r^2 = 0,871) \quad (19)$$

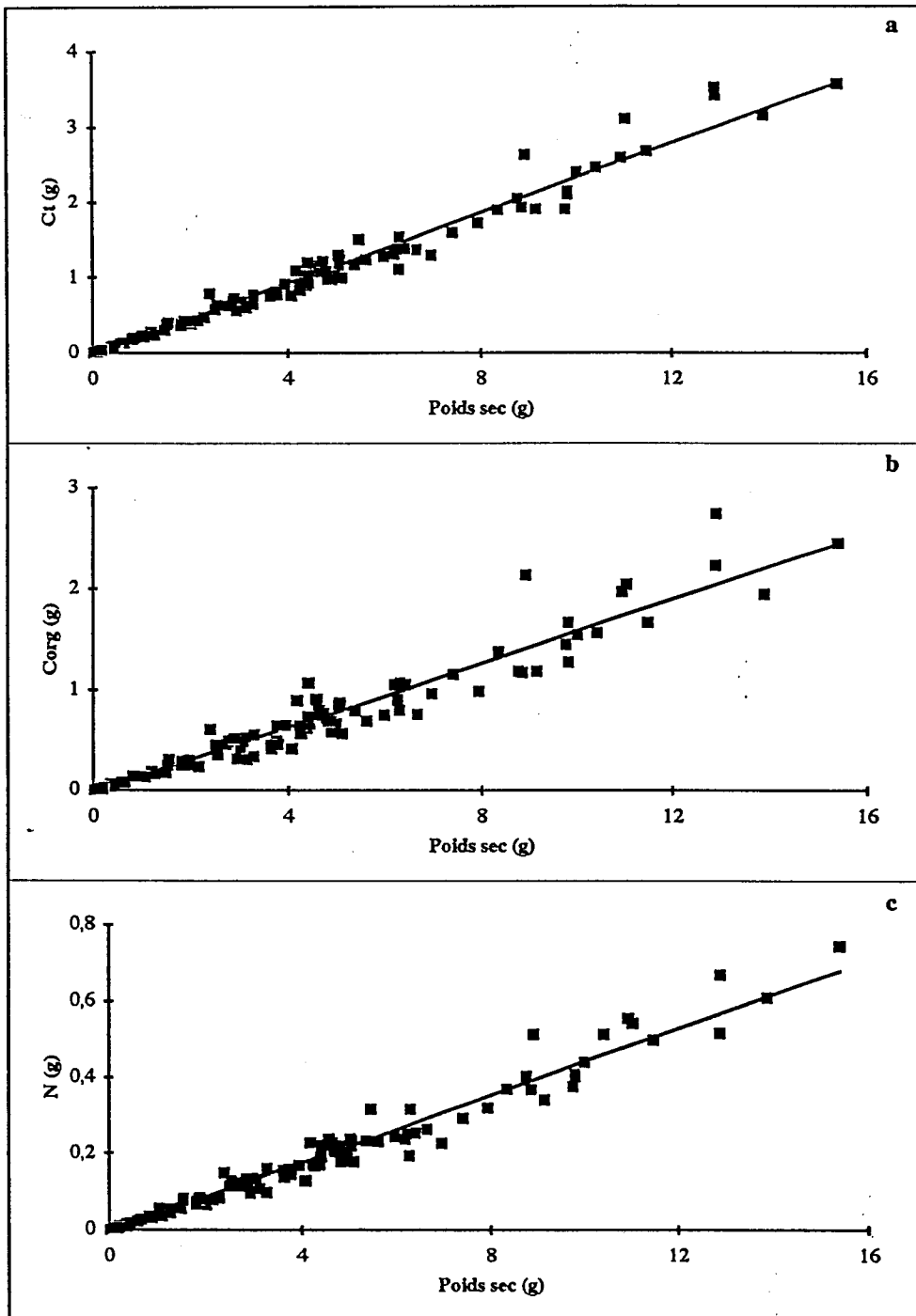


Figure 15 : Relations entre le contenu (g) en carbone (a), carbone organique (b) ou azote (c) et le poids sec (g) chez *Alcyonium digitatum*.

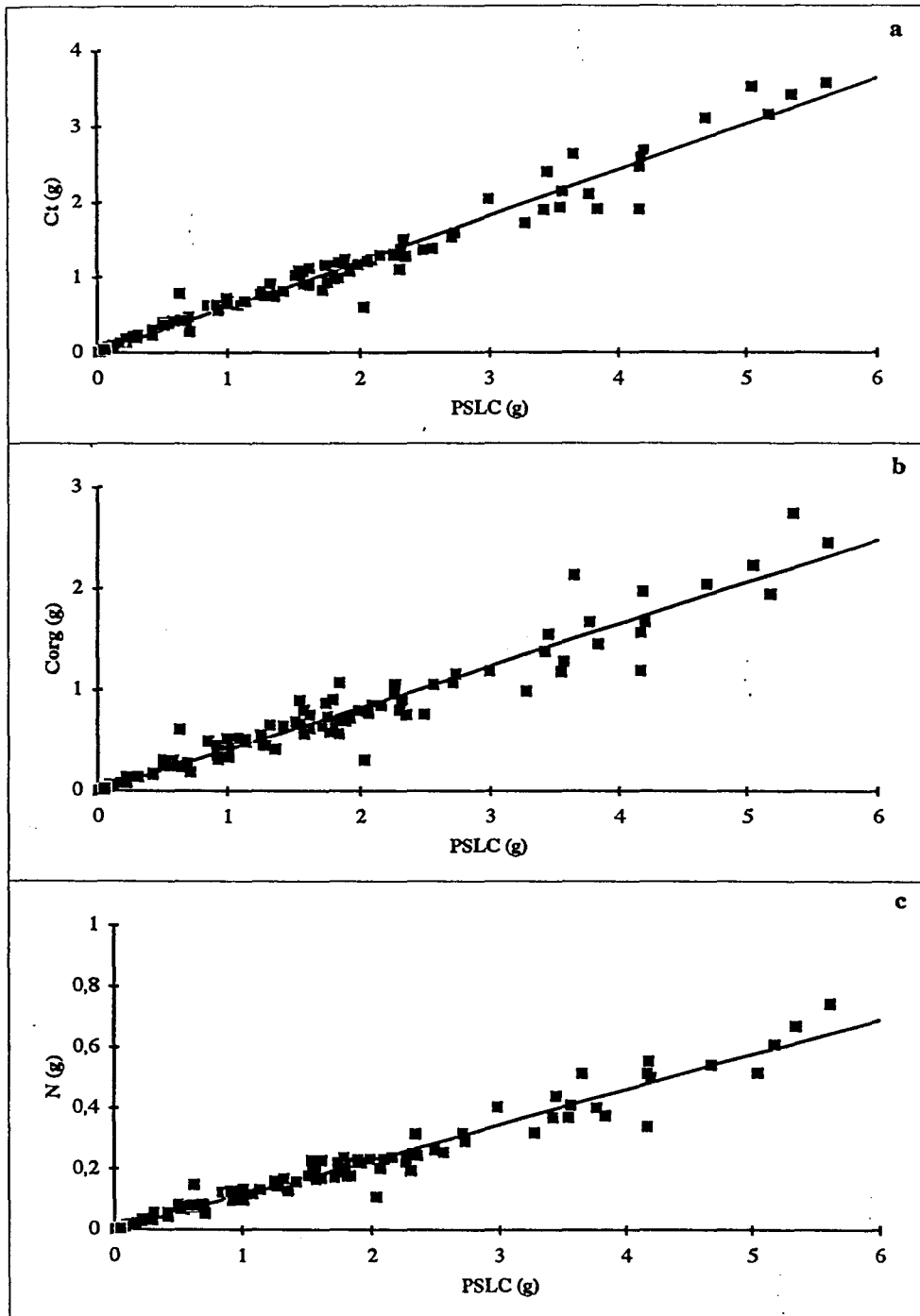


Figure 16 : Relations entre le contenu (g) en carbone (a), carbone organique (b) ou azote (c) et le poids sec libre de cendre (g) chez *Alcyonium digitatum*.

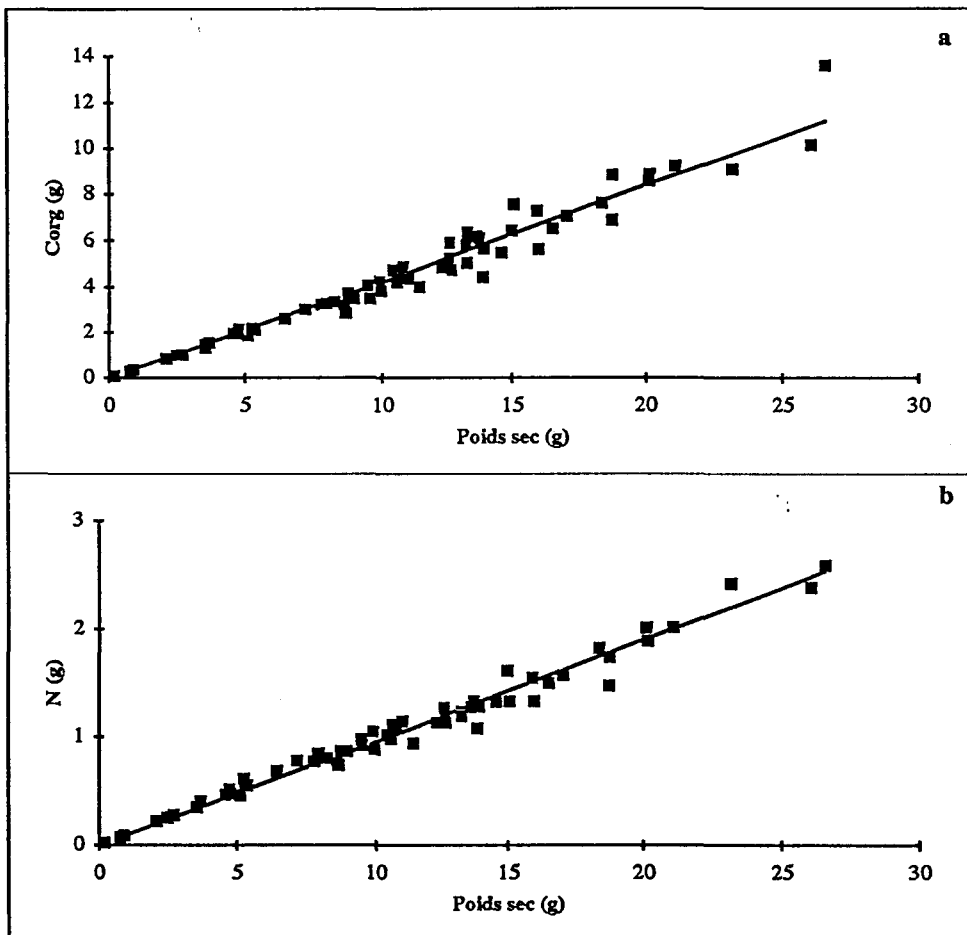


Figure 17 : Relations entre le contenu (g) en carbone organique (a) ou azote (b) et le poids sec chez *Urticina felina*.

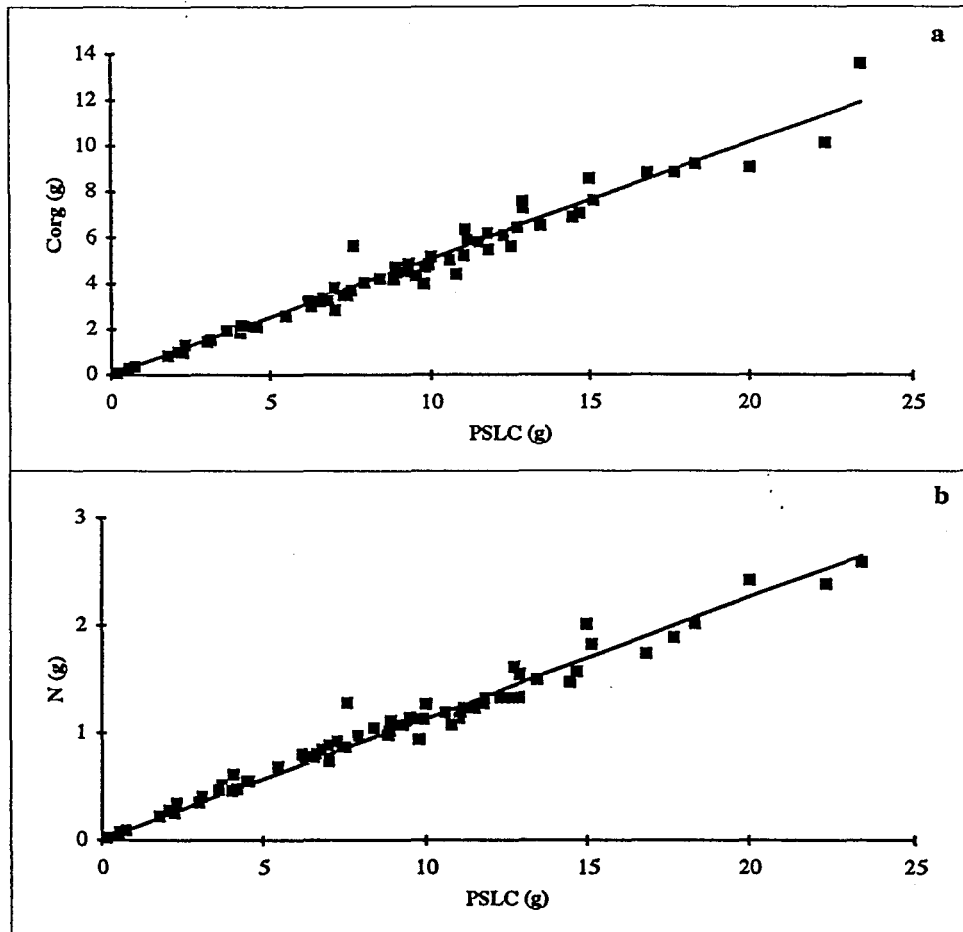


Figure 18 : Relations entre le contenu (g) en carbone organique (a) ou azote (b) et le poids sec libre de cendre (g) chez *Urticina felina*.

	ETE			HIVER		
	moy	écart type	n	moy	écartype	n
<i>A. digitatum</i>						
N	4,24	0,66	23	3,88	0,75	64
C	23,49	2,97	23	21,20	2,26	64
Corg	16,76	3,66	23	12,93	3,44	64
<i>U. felina</i>						
N	9,69	0,82	25	9,73	0,74	37
C	42,84	3,91	25	39,68	3,02	37

Tableau 3 : Contenus en carbone et azote (exprimés en % du poids sec) en été et en hiver chez *Alcyonium digitatum* et *Urticina felina*.

$$\text{CaCO}_3 = 0,617 P_s \quad (n = 109 ; r^2 = 0,945) \quad (20)$$

$$\text{CaCO}_3 = 1,604 P_{\text{slc}} \quad (n = 109 ; r^2 = 0,937) \quad (21)$$

Les relations présentées dans ce chapitre ont été établies à partir de valeurs obtenues sur des échantillons prélevés à différentes périodes de l'année. Elles intègrent donc les variations saisonnières et à ce titre ne représentent des équations de conversion valides qu'à l'échelle annuelle. Les facteurs environnementaux variant avec la saison (comme la température ou la disponibilité en nourriture) peuvent induire une saisonnalité dans le métabolisme des organismes benthiques (Brey *et al.*, 1988 ; Kristensen, 1993) et donc dans leur contenus (absolus ou relatifs) en carbone et azote. Le nombre d'échantillons à chaque période de prélèvement est insuffisant pour affirmer la tendance saisonnière au moyen d'une analyse de variance. Nous avons donc regroupé les prélèvements par saison et nous avons comparé entre elles (test de comparaison de moyennes) les deux saisons extrêmes. Les résultats (exprimés en % de carbone total, % de carbone organique ou % d'azote du poids sec) obtenus à partir des échantillons prélevés en hiver (de novembre à mars) ont été comparés aux résultats obtenus à partir des échantillons prélevés en été (de juin à septembre ; Tableau 3). Chez *Alcyonium digitatum*, la différence entre prélèvements hivernaux et estivaux est significative (test t de Student), au seuil 0,05 pour le pourcentage d'azote, au seuil 0,01 pour le pourcentage de carbone total et au seuil 0,001 pour le carbone organique. Chez *Urticina felina*, la différence est significative au seuil 0,01 pour le carbone mais n'est pas significative pour l'azote.

A partir des relations (1) et (5) d'une part et des relations (1) et (4) d'autre part, nous obtenons des relations directes entre le poids en carbone organique, ou en azote, et le poids sec libre de cendre (en mg) pour *Ophiothrix fragilis* :

$$C_{\text{org}} = 0,175 P_{\text{slc}}^{1,12} \quad (22)$$

$$N = 0,078 P_{\text{slc}}^{1,03} \quad (23)$$

La biomasse moyenne en poids sec libre de cendre de la population d'*O. fragilis* a été estimée à 184,5 g.m⁻² et la densité moyenne à 1300 ind.m⁻² (cf chapitre II), soit une biomasse moyenne individuelle de 142 mg. Cette biomasse individuelle moyenne utilisée dans les relations (22) et (23) permet d'évaluer la biomasse de l'espèce dans le peuplement en terme de carbone et d'azote, à savoir 58,6 g C.m⁻² et 16,7 g N.m⁻².

La biomasse moyenne d'*Urticina felina* en poids sec libre de cendre a été estimée à 81,3 g.m⁻² (cf chapitre II). La biomasse en carbone et azote est évaluée à 41,3 g C.m⁻² (relation 17) et 9,2 g N.m⁻² (relation 18).

La biomasse moyenne d'*Alcyonium digitatum* en poids sec libre de cendre a été estimée à 11,5 g.m⁻² (cf chapitre II). A partir des relations (13) et (14), la biomasse d'*A. digitatum* dans le peuplement est estimée à 4,7 g C.m⁻² et 1,3 g N.m⁻².

L'ensemble des trois espèces représente donc un stock moyen de $104,6 \text{ g C.m}^{-2}$ et de $27,2 \text{ g N.m}^{-2}$.

CHAPITRE IV

METABOLISME : MESURES EXPERIMENTALES

CHAPITRE IV

METABOLISME : MESURES EXPERIMENTALES

Les divers compartiments d'une communauté benthique (bactéries, meio- et macrofaune, endo- et épifaune) interviennent dans les échanges à l'interface eau-sédiment et la contribution de la macrofaune au métabolisme total varie fortement d'un système benthique à un autre. En l'absence de sédiments fins, la méiofaune et l'activité microhétérotrophe sont certainement limitées dans le peuplement des cailloutis du détroit du Pas de Calais, et l'activité du macrobenthos est certainement responsable de l'essentiel des flux d'énergie et de matière à l'interface eau-sédiment. Ces échanges doivent être quantitativement très importants étant donné la richesse en biomasse du peuplement (281 g.m⁻² en moyenne, cf chapitre II), et la forte production de la masse d'eau (production primaire pélagique estimée à 336 gC.m⁻².an⁻¹ ; Quisthoudt, 1987). Malgré des comportements alimentaires différents, les trois espèces dominantes du peuplement (en terme de biomasse) se nourrissent aux dépens des apports directement liés à la dynamique de la masse d'eau. Par leur nutrition, les trois espèces dominantes représentent donc *a priori* la principale part de transfert de matière organique de la masse d'eau vers le compartiment benthique, et le retour de matière du compartiment benthique vers la masse d'eau est essentiellement assuré par leur excrétion et leur respiration.

La respiration, l'excrétion et la nutrition de ces trois espèces sont donc étudiées dans le but d'une estimation simplifiée des flux de carbone et d'azote transitant à l'interface eau-sédiment, entre la masse d'eau et le peuplement. La nutrition dépend principalement de la disponibilité de substances nutritives. L'excrétion, qui traduit l'élimination des produits dégradés non utilisables par l'organisme, est directement liée à la nutrition. La respiration traduit la dépense énergétique liée au métabolisme de l'organisme, elle est dépendante de l'activité de l'organisme. Ainsi, on distingue le métabolisme de base et le métabolisme d'activité nécessitant une dépense énergétique plus importante. Cette augmentation de la dépense énergétique peut résulter de conditions environnementales particulières, de l'activité motrice, de l'activité de nutrition ou de facteurs intrinsèques tels que la gamétogénèse. Dans les expériences présentées dans ce chapitre, les conditions environnementales (température, salinité) sont les plus proches possibles des conditions naturelles, l'activité motrice est limitée mais l'état nutritionnel des organismes n'est pas contrôlé.

IV.1. RESPIRATION

Peu de données quantitatives sont disponibles sur la respiration des échinodermes ou des cnidaires. Les trois espèces étudiées sont supposées avoir un taux respiratoire faible en raison de leur activité locomotrice restreinte et de leur faible développement

musculaire (Lawrence & Lane, 1982). Cependant, étant donné la forte biomasse que représentent ces trois espèces dans le peuplement, leur respiration doit contribuer à un flux de dioxyde de carbone non négligeable vers la masse d'eau.

Ce chapitre présente les résultats des mesures de consommation d'oxygène et de production de dioxyde de carbone en chambre expérimentale, réalisées sur chacune des trois espèces à différentes périodes de l'année. Les variations saisonnières sont prises en compte dans les mesures ; l'influence d'autres facteurs de régulation du taux de respiration est discutée. Les mesures simultanées de consommation d'oxygène et de production de dioxyde de carbone permettent d'estimer un quotient respiratoire moyen pour chacune des trois espèces ("Respiratory Quotient", RQ : rapport molaire du CO₂ produit sur l'O₂ consommé).

L'étude de la respiration d'*Ophiothrix fragilis* a fait l'objet d'une publication, actuellement sous presse (Migné & Davoult, 1996), présentée en annexe 4.

Les résultats concernant la consommation d'oxygène des deux cnidaires ont été présentés à la Sixième Conférence Internationale sur la Biologie des Coelentérés (Noordwijkerhout, 16-21 juillet 1995) puis ont fait l'objet d'une publication, actuellement sous presse (Migné & Davoult, 1997a), présentée en annexe 5.

IV.1.1. Variations saisonnières de la respiration

Des mesures de respiration réparties à différentes périodes de l'année permettent de prendre en compte les aspects saisonniers de facteurs susceptibles d'influencer la respiration (tels que la température, la disponibilité de nourriture ou le cycle de reproduction) dans la mesure où elles sont réalisées dans les mêmes conditions. Ce type de mesures ne peut être réalisé ni immédiatement après le prélèvement, ni simultanément pour les trois espèces. Nous avons donc essayé de respecter, pour chacune des trois espèces, un même intervalle de temps entre prélèvement et mesure : aussi souvent que possible, l'expérience sur *Alcyonium digitatum* est faite le lendemain de la récolte, celle sur *Ophiothrix fragilis* le deuxième jour suivant la récolte et celle sur *Urticina felina* le troisième jour.

IV.1.1.1. Variations saisonnières de la consommation d'oxygène

Au total, 24 mesures de consommation d'oxygène ont été faites sur *Ophiothrix fragilis*, 20 sur *Alcyonium digitatum* et 23 sur *Urticina felina*, à différentes périodes de l'année. A l'échelle des 6 heures d'expérience, la consommation d'O₂ apparaît comme un processus linéaire dans le temps pour les trois espèces. Le taux de consommation d'O₂, résultat de chaque expérimentation, sera donc estimé à partir de la pente d'une droite de

régression de la quantité d'oxygène mesurée dans la chambre expérimentale en fonction du temps.

Ophiothrix fragilis :

Les conditions expérimentales et les résultats des 24 mesures effectuées sur *O. fragilis* sont présentés dans le tableau 4.

Une tendance saisonnière apparaît : les taux les plus faibles sont observés en période hivernale et les plus forts en période estivale (Figure 19). Nous avons cherché à caractériser cette tendance par l'ajustement d'une sinusoïde, de période 365 jours sur chacune des deux années :

$$1993 : y = 0,32 - 0,136 \sin[(2\pi/365) x + 1,684] \quad (n = 10 ; r^2 = 0,990) \quad (24)$$

$$1994 : y = 0,32 - 0,122 \sin[(2\pi/365) x + 0,759] \quad (n = 11 ; r^2 = 0,981) \quad (25)$$

où y est le taux de consommation d'O₂ exprimé en mg.g⁻¹.h⁻¹ et x la date de la mesure en jour julien (Figure 20), méthode d'ajustement Simplex (O'Neil, 1971).

La sinusoïde ajustée sur les valeurs de 1994 présente une amplitude plus faible que celle ajustée sur les valeurs de 1993 et ces deux sinusoïdes sont d'autre part décalées dans le temps : minimum mi-février et maximum mi-août en 1994, minimum fin décembre et maximum fin juin en 1993. De manière à représenter une tendance moyenne à partir de l'ensemble des mesures, une troisième sinusoïde a été ajustée sur les 24 taux mesurés au cours des trois années (1993, 1994 et 1995). Cette sinusoïde estime un minimum fin janvier et un maximum fin juillet (Figure 19) :

$$y = 0,323 - 0,126 \sin[(2\pi/365) x + 1,094] \quad (n = 24 ; r^2 = 0,978) \quad (26)$$

La tendance saisonnière observée dans la consommation d'oxygène semble suivre les variations annuelles de température qui peuvent être également représentées par une sinusoïde :

$$1993 : T = 11,9 - 4,397 \sin[(2\pi/365) x + 0,938] \quad (n = 10 ; r^2 = 0,991) \quad (27)$$

$$1994 : T = 12,2 - 4,499 \sin[(2\pi/365) x + 0,622] \quad (n = 11 ; r^2 = 0,993) \quad (28)$$

$$T = 12,4 - 4,759 \sin[(2\pi/365) x + 0,806] \quad (n = 24 ; r^2 = 0,992) \quad (29)$$

où T est la température mesurée au cours de l'expérience en °C (Figure 21).

Selon la sinusoïde (29), obtenue avec l'ensemble des mesures réparties sur les trois années, le minimum de température serait observé mi-février et le maximum mi-août. Les différences observées dans les mesures de consommation d'O₂ entre 1993 et 1994 ne traduisent pas les différences de température observées entre 1993 et 1994. En effet, les variations de consommation d'oxygène présentent une amplitude plus forte en 1993 tandis que les variations de température présentent une amplitude plus forte en 1994. D'autre part les maxima et minima sont décalés d'une année à l'autre pour les mesures de consommation d'oxygène tandis que les minima et maxima sont très proches les deux années consécutives pour les températures. Toutefois, une corrélation

	Date de récolte	Date de mesure	T°C	Biomasse (g)	nbre ind	vol (l)	droite de régression	n	r2	NH4 (µgN/g/h)	O:N
1993	02.02	03.02	9,8	1,81	10	1	Y = -0,223 t + 3,967	13	0,993	12,51	7,80
	05.03	08.03	8,3	1,25	10	1,5	Y = -0,228 t + 9,320	12	0,945	11,32	8,81
	13.04	14.04	10,0	2,08	10	1,5	Y = -0,397 t + 5,381	12	0,974	24,17	7,19
	11.05	12.05	12,1	2,86	10	1,5	Y = -0,384 t + 3,595	13	0,995	20,88	8,05
	09.06	10.06	15,7	3,38	10	2	Y = -0,443 t + 3,333	13	0,981	14,32	13,53
	28.06	29.06	16,4	2,81	10	2,5	Y = -0,488 t + 5,050	13	0,997	21,49	9,93
	08.10	11.10	15,5	1,95	10	1,5	Y = -0,367 t + 3,934	13	0,998	17,90	8,97
	04.11	08.11	12,6	2,78	10	1,5	Y = -0,239 t + 3,687	13	0,988	13,82	7,57
	24.11	30.11	9,3	2,19	10	1,5	Y = -0,203 t + 5,320	13	0,991	9,20	9,65
	20.12	22.12	9,1	1,80	10	1,5	Y = -0,227 t + 6,686	13	0,945	11,91	8,34
1994	31.01	02.02	8,9	1,94	10	1,5	Y = -0,171 t + 6,412	13	0,898	7,88	9,49
	24.02	01.03	7,7	1,75	10	1,5	Y = -0,204 t + 7,454	13	0,980	10,75	8,30
	10.03	15.03	8,8	1,37	10	1,5	Y = -0,254 t + 9,050	13	0,972	14,45	7,69
	15.04	18.04	9,6	1,90	10	1,5	Y = -0,303 t + 6,578	13	0,993	20,21	5,56
	15.04	20.04	9,4	1,83	10	1,5	Y = -0,271 t + 6,541	13	0,997	16,73	7,09
	07.05	09.05	11,9	2,35	10	1,5	Y = -0,353 t + 4,894	13	0,998	23,85	6,48
	10.06	13.06	13,8	1,89	5	1,5	Y = -0,350 t + 5,572	13	0,996	14,84	10,32
	04.07	06.07	17,0	1,58	5	1,5	Y = -0,395 t + 6,338	13	0,995	21,26	8,13
	14.09	16.09	17,1	1,01	5	1,5	Y = -0,428 t + 10,215	13	0,996	15,22	12,30
	13.10	17.10	15,4	1,51	10	1,5	Y = -0,504 t + 7,315	13	0,983	21,01	10,50
28.11	30.11	14,0	1,57	10	1,5	Y = -0,282 t + 9,014	13	0,992	15,83	7,79	
1995	24.02	28.02	9,7	1,93	10	1,5	Y = -0,205 t + 6,197	12	0,984	11,36	7,90
	30.06	04.07	16,7	1,96	10	2	Y = -0,391 t + 6,348	12	0,961	16,51	10,36
	24.07	25.07	19,0	1,14	10	2	Y = -0,443 t + 10,987	13	0,990	18,20	10,65

Tableau 4 : Suivi saisonnier de la consommation d'oxygène chez *Ophiothrix fragilis*, paramètres et résultats des mesures.

(Droite de régression : Y = quantité d'O₂ disponible par unité de biomasse en mg.g⁻¹, t = temps en h)

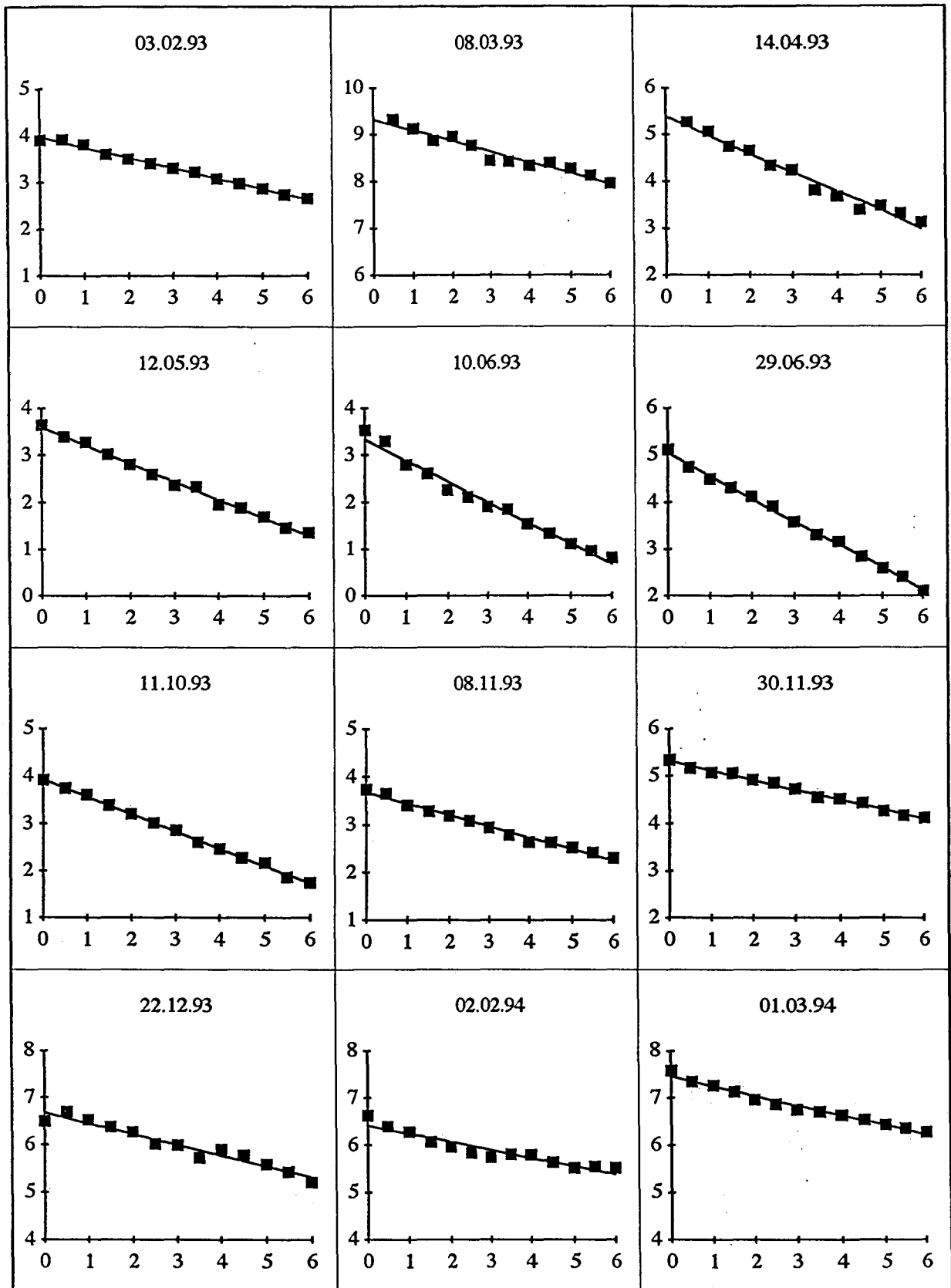


Figure 19 (1/2) : Mesure de la consommation d'oxygène chez *Ophiothrix fragilis* entre février 1993 et mars 1994. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d' O_2 disponible par unité de biomasse (PSLC) en mg.g^{-1} .

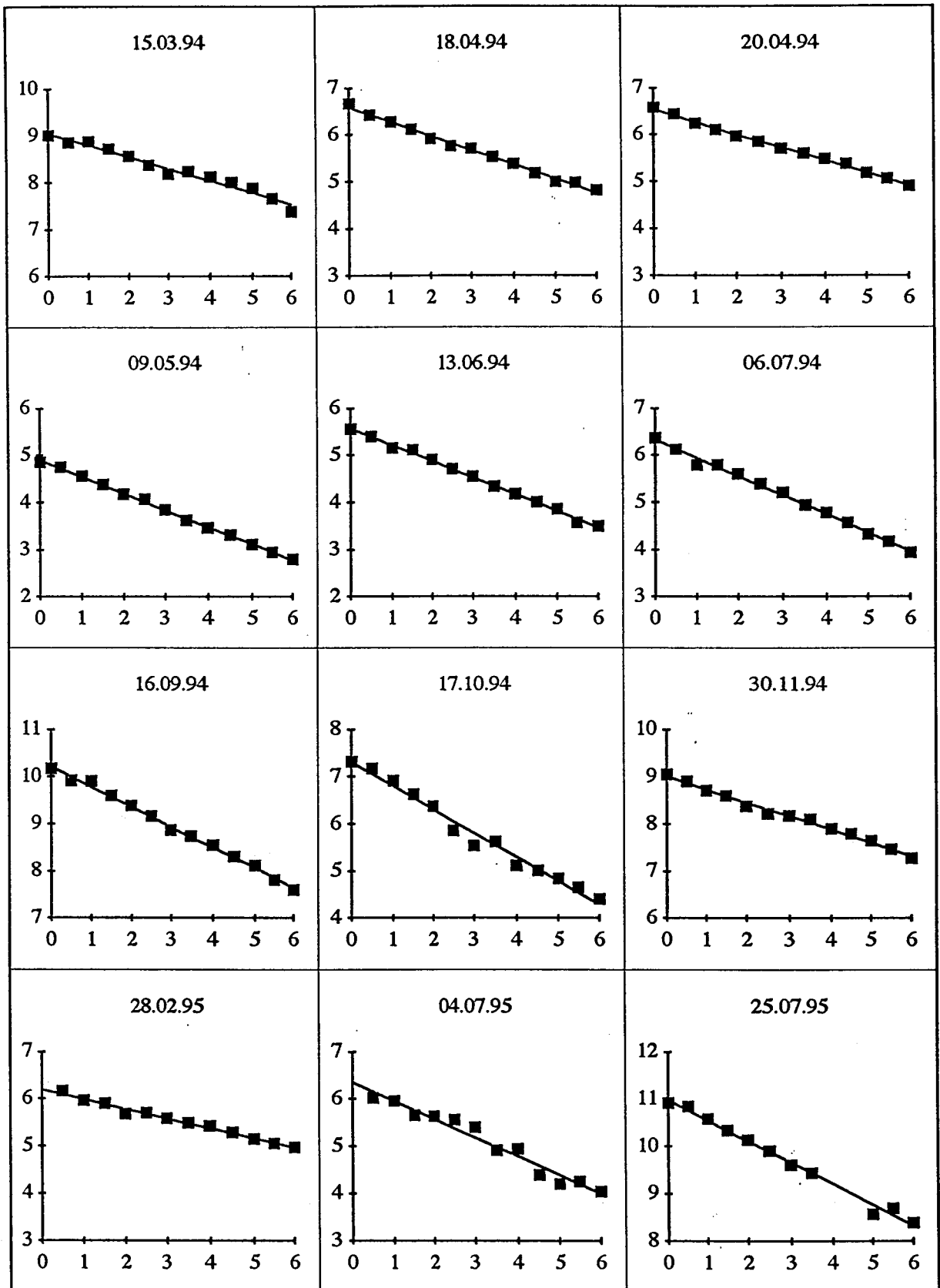


Figure 19 (2/2) : Mesure de la consommation d'oxygène chez *Ophiothrix fragilis* entre mars 1994 et juillet 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'O₂ disponible par unité de biomasse (PSLC) en mg.g⁻¹.

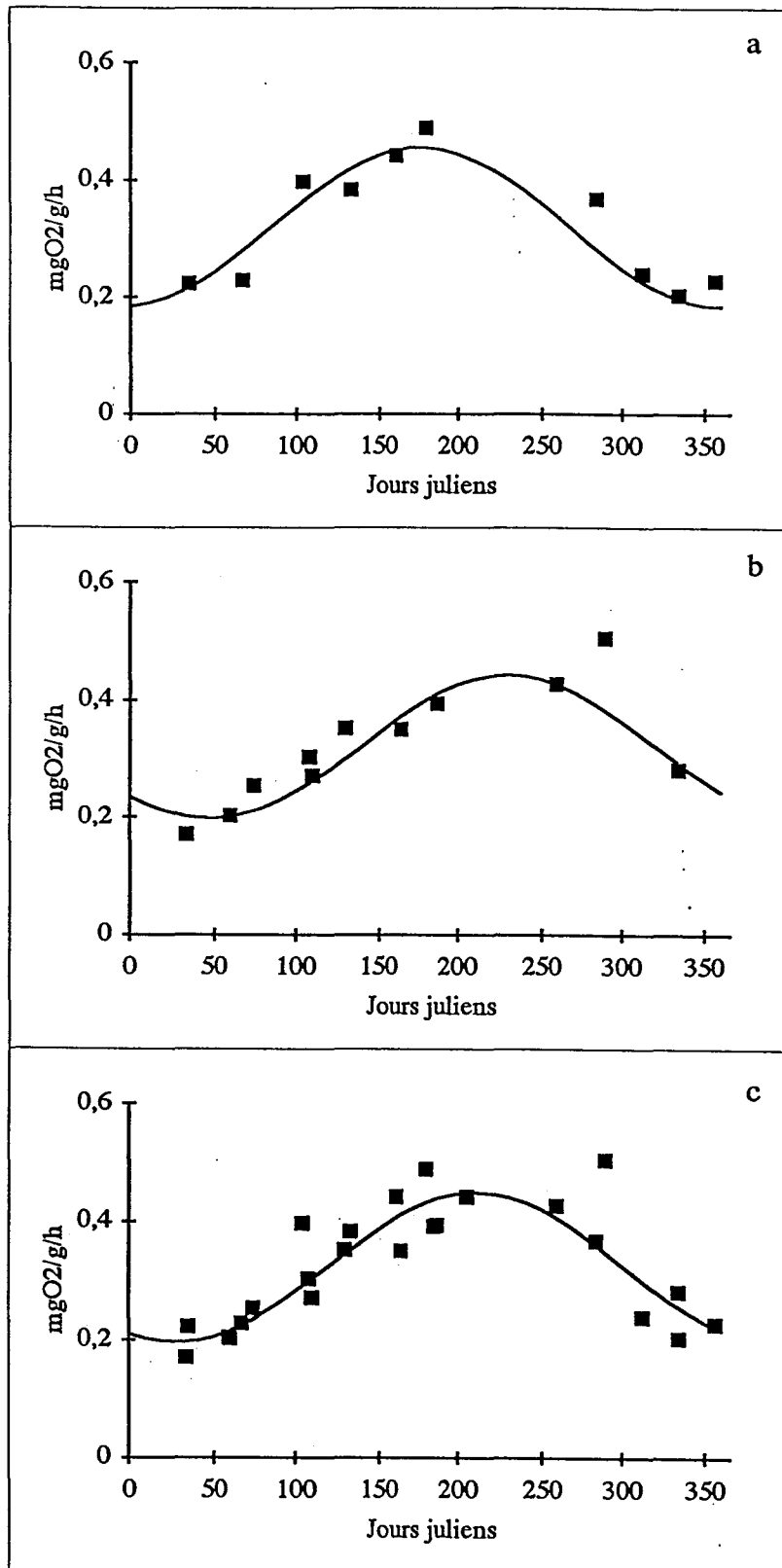


Figure 20 : Taux de consommation d'oxygène (en $\text{mg.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) par *Ophiothrix fragilis* mesurés à différentes périodes de l'année (exprimées en jour julien) et sinusoides ajustées en 1993 (a), 1994 (b) et entre février 1993 et juillet 1995 (c).

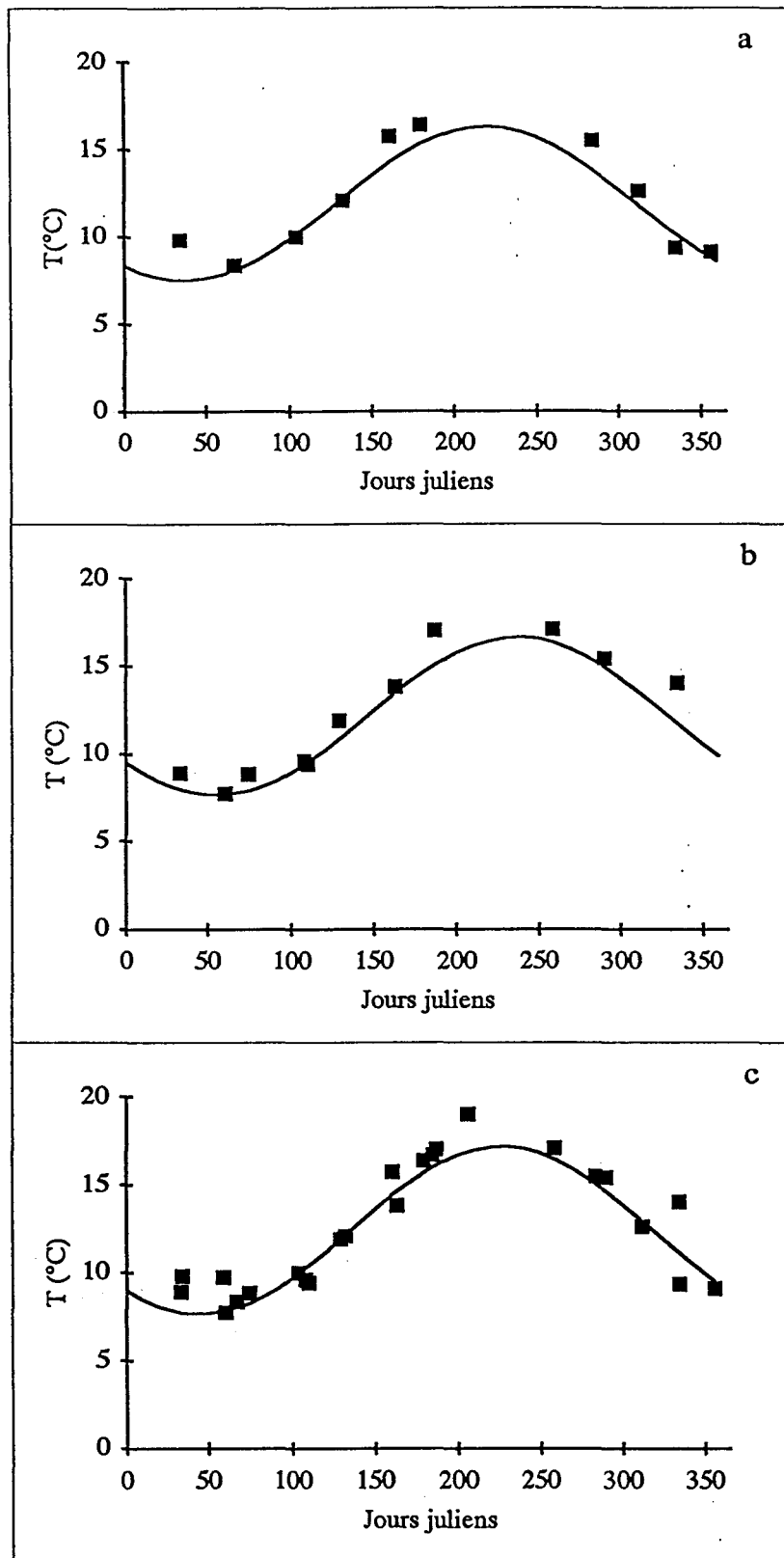


Figure 21 : Températures (°C) d'incubation des mesures de consommation d'oxygène par *Ophiothrix fragilis* à différentes périodes de l'année (jours juliens) et sinusoïdes ajustées en 1993 (a), 1994 (b) et entre février 1993 et juillet 1995 (c).

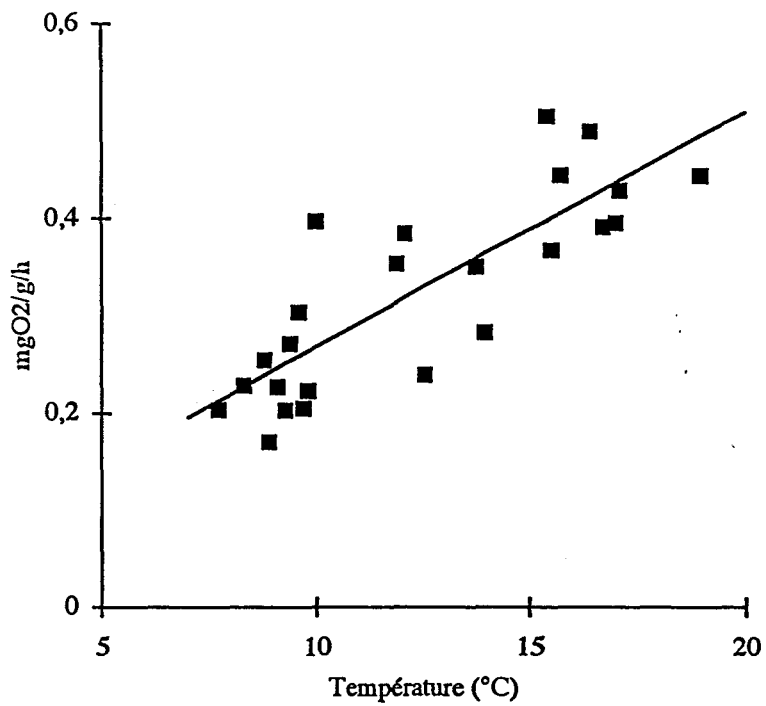


Figure 22 : Régression linéaire entre le taux de consommation d'oxygène ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) mesuré chez *Ophiothrix fragilis* et la température d'incubation ($^{\circ}\text{C}$).

	Date de récolte	Date de mesure	T°C	Biomasse (g)	vol (l)	droite de régression	n	r2	NH4 μgN/g/h	O/N
1993	19.03	22.03	9,0	1,11	1,0	Y = -0,230 t + 7,207	12	0,997	9,57	10,56
	02.04	05.04	9,5	1,71	1,0	Y = -0,135 t + 4,173	12	0,978	9,08	6,50
	24.06	25.06	16,0	1,83	1,0	Y = -0,355 t + 3,125	13	0,996	15,43	10,07
	24.11	25.11	10,5	1,76	1,0	Y = -0,173 t + 4,570	13	0,997	8,30	9,12
1994	31.01	01.02	9,0	2,70	1,0	Y = -0,105 t + 2,810	13	0,930	3,72	12,35
	31.01	04.02	9,0	2,54	1,0	Y = -0,110 t + 3,002	13	0,984	4,40	10,94
	24.02	25.02	7,7	1,83	1,0	Y = -0,091 t + 4,491	13	0,913	3,65	10,91
	24.02	02.03	8,0	1,54	1,0	Y = -0,223 t + 5,097	13	0,997	10,36	9,42
	10.03	11.03	8,7	2,09	1,0	Y = -0,187 t + 3,863	13	0,979	9,03	9,06
	07.05	08.05	12,2	3,42	1,5	Y = -0,217 t + 2,929	12	0,998	22,27	4,26
	08.06	09.06	13,7	1,57	1,6	Y = -0,309 t + 6,334	13	0,986	24,96	5,42
	04.07	05.07	16,9	1,80	1,5	Y = -0,333 t + 5,456	13	0,997	31,86	4,57
	14.09	15.09	17,4	2,06	1,5	Y = -0,195 t + 4,617	13	0,996	8,16	10,45
	13.10	14.10	15,1	1,66	1,5	Y = -0,262 t + 5,864	13	0,998	18,76	6,11
28.11	29.11	14,0	1,11	1,5	Y = -0,162 t + 8,798	13	0,968	8,60	8,29	
1995	24.02	27.02	9,8	1,35	1,5	Y = -0,262 t + 7,950	12	0,964	11,18	10,96
	07.04	10.04	11,6	1,82	2,0	Y = -0,227 t + 8,072	13	0,989	14,22	6,98
	23.05	24.05	13,3	1,49	1,5	Y = -0,406 t + 6,144	11	0,991	27,36	6,80
	30.06	03.07	16,4	2,22	1,5	Y = -0,251 t + 4,743	13	0,962	9,44	11,26
	20.07	24.07	19,1	1,52	1,7	Y = -0,289 t + 6,622	12	0,964	9,59	11,23

Tableau 5 : Suivi saisonnier de la consommation d'oxygène chez *Alcyonium digitatum*, paramètres et résultats des mesures.

(Droite de régression : Y = quantité d'O₂ disponible par unité de biomasse en mg.g⁻¹, t = temps en h)

significative entre le taux de consommation d'O₂ et la température mesurée au cours de l'expérience est observée (Figure 22) :

$$y = 0,024 T + 0,028 \quad (n = 24 ; r^2 = 0,676 ; p < 0,001) \quad (30)$$

Alcyonium digitatum :

Les conditions expérimentales et les résultats des 20 mesures effectuées sur *A. digitatum* sont présentés dans le tableau 5. Pendant les 6 heures d'expérience, la colonie passe par les différents stades d'expansion ou de contraction sans aucune répercussion sur la consommation d'oxygène.

Comme pour *Ophiothrix fragilis*, une tendance saisonnière apparaît dans les mesures de consommation d'oxygène par *Alcyonium digitatum* : les taux les plus faibles sont observés en période hivernale et les plus forts en période estivale (Figure 23). Une sinusoïde a été ajustée sur l'ensemble des 20 mesures réparties sur les années 1993, 1994 et 1995 et ramenées à 365 jours (Figure 24) :

$$y = 0,226 - 0,091 \sin[(2\pi/365) x + 1,412] \quad (n = 20 ; r^2 = 0,950) \quad (31)$$

Cette sinusoïde donne un minimum début janvier et un maximum début juillet.

Une relation linéaire significative a également été établie entre le taux de consommation d'oxygène et la température de l'expérience (Figure 25) :

$$y = 0,014 T + 0,050 \quad (n = 20 ; r^2 = 0,353 ; p = 0,006) \quad (32)$$

Urticina felina :

Les conditions expérimentales et les résultats des 23 mesures effectuées sur *Urticina felina* sont présentés dans le tableau 6.

Contrairement aux deux espèces précédentes, aucune tendance saisonnière n'apparaît dans ces mesures : les taux les plus faibles ou les plus forts sont observés aussi bien en période hivernale qu'en période estivale (Figure 26). L'ajustement d'une sinusoïde sur les taux mesurés à différentes périodes de l'année exprimées en jour julien ne donne pas un résultat aussi satisfaisant que dans le cas des deux espèces précédentes (Figure 27) :

$$y = 0,127 - 0,047 \sin[(2\pi/365) x - 0,160] \quad (n = 23 ; r^2 = 0,836) \quad (33)$$

Cette sinusoïde, de faible amplitude, donne un maximum en octobre et un minimum en avril, ce qui ne correspond ni aux extrêmes thermiques, ni à ceux de disponibilité de nourriture dans le milieu.

La recherche de corrélation entre le taux de consommation d'oxygène et la température de l'expérience ne donne pas de résultat significatif ($n = 23 ; r^2 = 0,013 ; p = 0,602$; Figure 28).

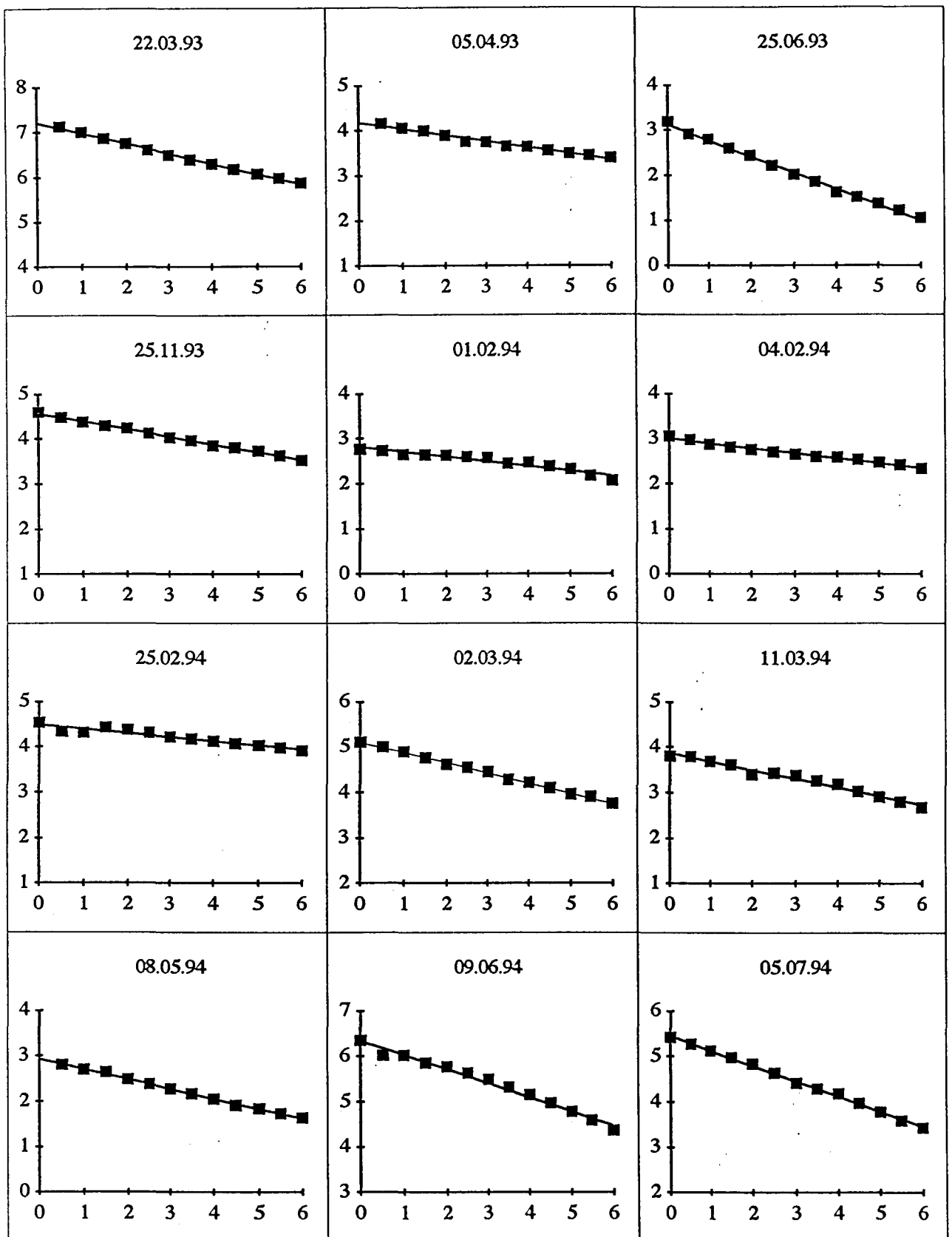


Figure 23 (1/2) : Mesure de la consommation d'oxygène chez *Alcyonium digitatum* entre mars 1993 et juillet 1994. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'O₂ disponible par unité de biomasse (PSLC) en mg.g⁻¹.

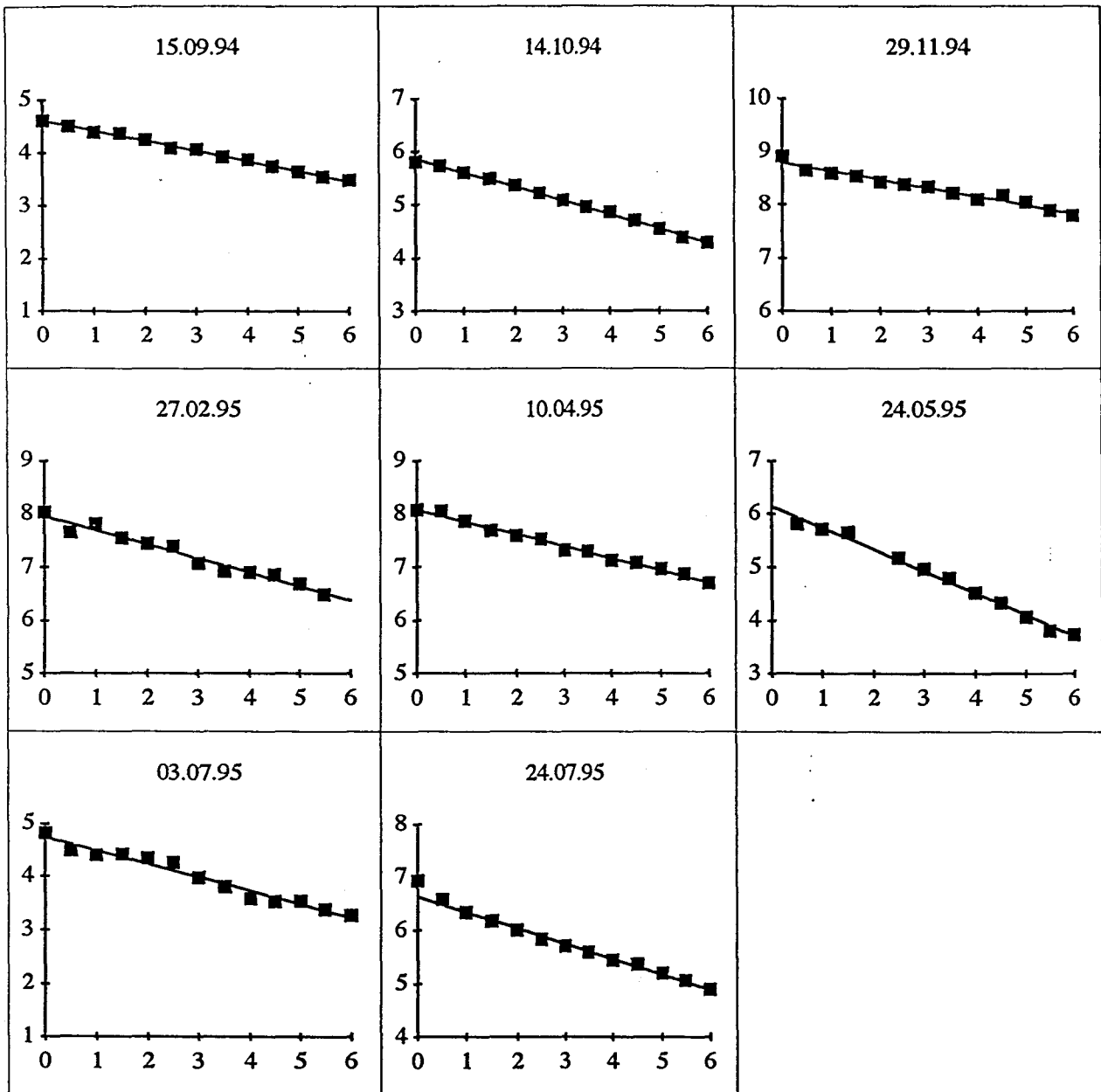


Figure 23 (2/2) : Mesure de la consommation d'oxygène chez *Alcyonium digitatum* entre septembre 1994 et juillet 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'O₂ disponible par unité de biomasse (PSLC) en mg.g⁻¹.

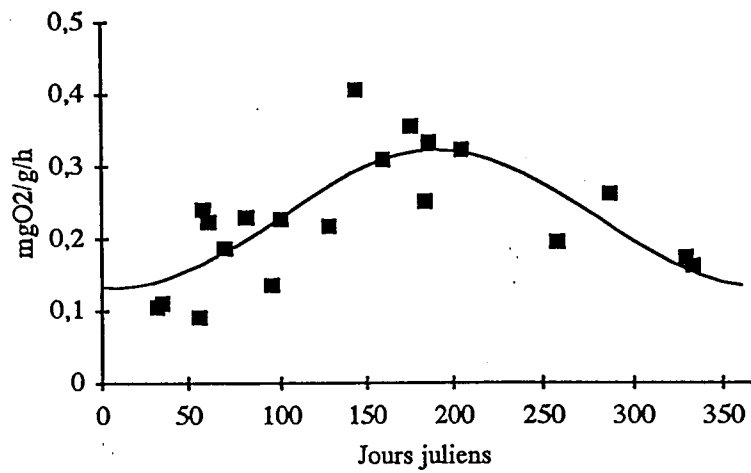


Figure 24 : Taux de consommation d'oxygène ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) par *Alcyonium digitatum* mesurés entre mars 1993 et juillet 1995 (dates exprimées en jours juliens) et sinusoïde ajustée.

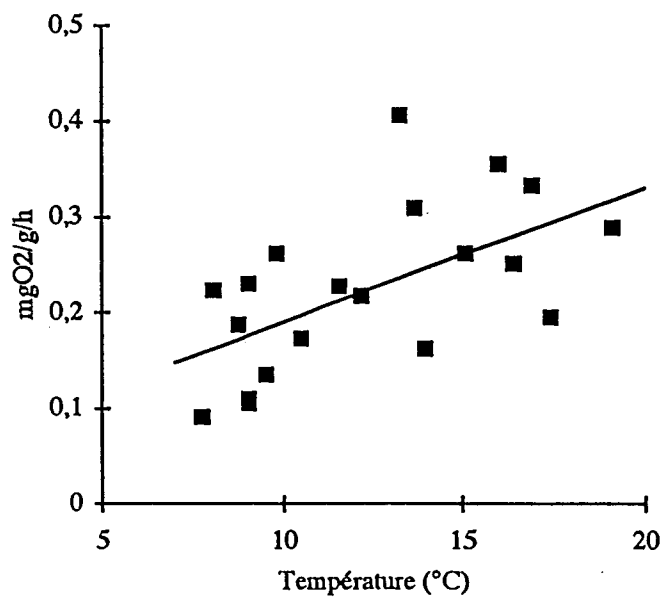


Figure 25 : Régression linéaire entre le taux de consommation d'oxygène ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) mesuré chez *Alcyonium digitatum* et la température d'incubation ($^{\circ}\text{C}$).

	Date de récolte	Date de mesure	T°C	Biomasse (g)	vol (l)	droite de régression	n	r2	NH4 µgN/g/h	O/N
1993	04.02	09.02	9,5	7,68	1,0	Y = -0,072 t + 0,930	13	0,996	8,18	3,85
	19.03	23.03	9,1	2,78	1,0	Y = -0,078 t + 2,721	12	0,991	12,52	2,73
	19.03	24.03	9,5	9,85	2,0	Y = -0,089 t + 1,399	12	0,974	7,89	4,55
	02.04	06.04	9,8	5,10	2,0	Y = -0,055 t + 2,453	12	0,996	6,69	3,79
	02.04	07.04	9,6	1,15	1,0	Y = -0,175 t + 5,881	13	0,986	26,49	2,89
	24.06	28.06	16,6	5,38	2,0	Y = -0,133 t + 2,230	13	0,995	7,84	7,42
	24.06	01.07	17,0	5,12	2,5	Y = -0,098 t + 2,846	12	0,987	6,99	5,76
	24.11	26.11	9,8	0,77	1,5	Y = -0,213 t + 15,361	13	0,949	13,41	6,95
	24.11	29.11	9,4	0,77	1,0	Y = -0,192 t + 11,270	12	0,982	12,46	6,74
1994	10.03	14.03	9,0	9,92	2,0	Y = -0,045 t + 1,579	13	0,974	5,29	3,72
	04.07	07.07	17,0	5,00	1,5	Y = -0,107 t + 1,654	13	0,996	12,90	3,63
	04.07	08.07	17,2	9,24	2,0	Y = -0,090 t + 1,260	13	0,992	8,70	4,53
	14.09	19.09	16,3	5,67	2,0	Y = -0,093 t + 2,134	13	0,992	6,97	5,84
	14.09	20.09	16,2	0,93	1,5	Y = -0,225 t + 8,598	12	0,958	12,75	8,54
	13.10	19.10	14,8	0,71	1,5	Y = -0,337 t + 13,901	13	0,995	35,05	4,21
	28.11	01.12	14,4	6,67	2,0	Y = -0,090 t + 1,919	13	0,984	6,42	6,13
	28.11	02.12	14,4	5,22	2,0	Y = -0,104 t + 2,753	13	0,993	7,97	5,71
1995	07.04	11.04	12,1	3,10	2,3	Y = -0,153 t + 5,029	12	0,975	18,64	3,61
	07.04	12.04	11,4	4,78	2,5	Y = -0,119 t + 3,513	13	0,975	12,45	4,22
	23.05	25.05	13,4	6,82	2,0	Y = -0,093 t + 1,779	13	0,975	8,50	4,79
	23.05	26.05	13,8	9,36	2,0	Y = -0,059 t + 1,249	12	0,966	4,28	6,75
	30.06	05.07	16,5	1,53	2,5	Y = -0,208 t + 10,079	12	0,984	10,63	8,52
	20.07	26.07	19,5	10,45	2,2	Y = -0,099 t + 1,214	12	0,997	5,89	7,35

Tableau 6 : Suivi saisonnier de la consommation d'oxygène chez *Urticina felina*, paramètres et résultats des mesures.

(Droite de régression : Y = quantité d'O₂ disponible par unité de biomasse en mg.g⁻¹, t = temps en h)

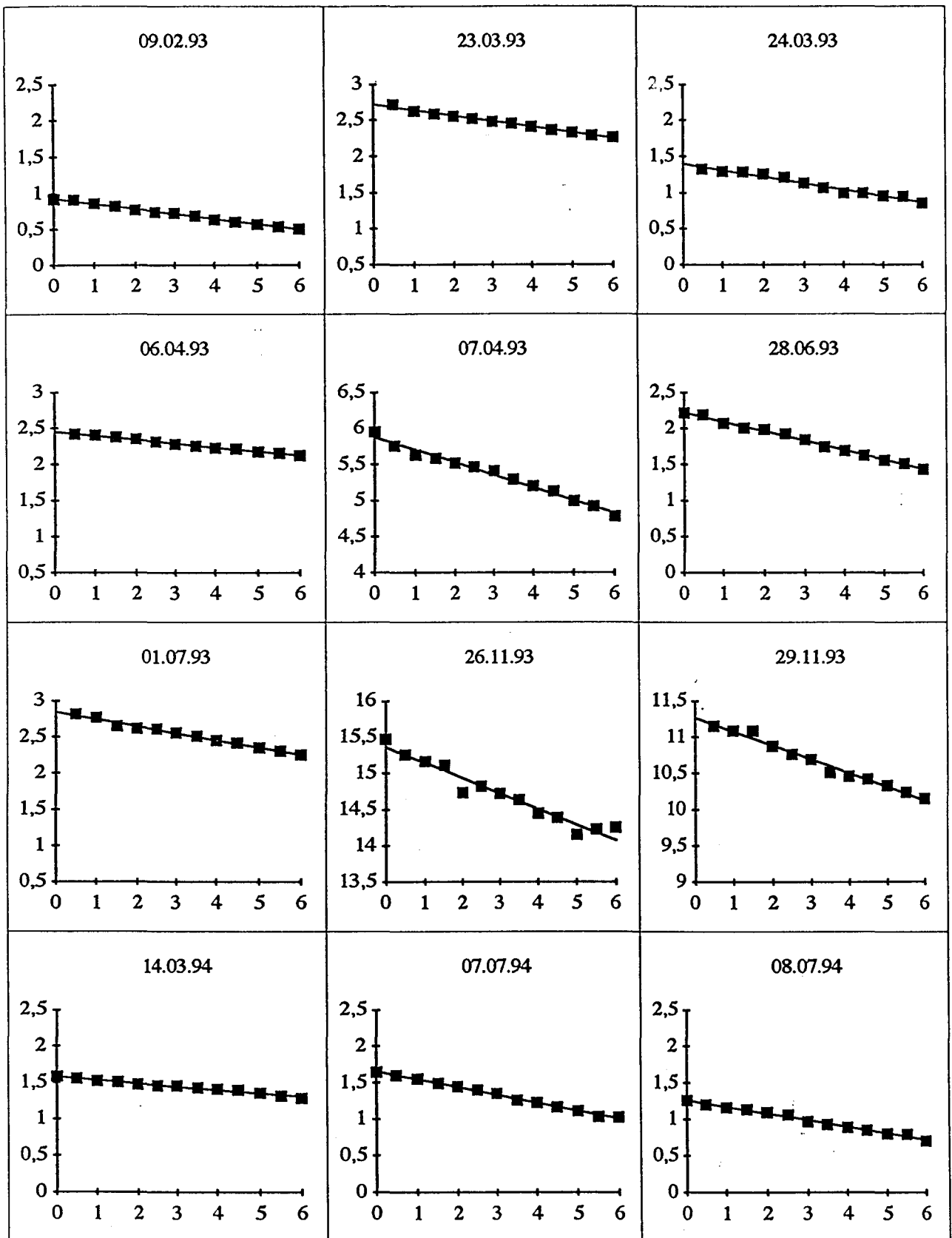


Figure 26 (1/2) : Mesure de la consommation d'oxygène chez *Urticina felina* entre février 1993 et juillet 1994. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'O₂ disponible par unité de biomasse (PSLC) en mg.g⁻¹.

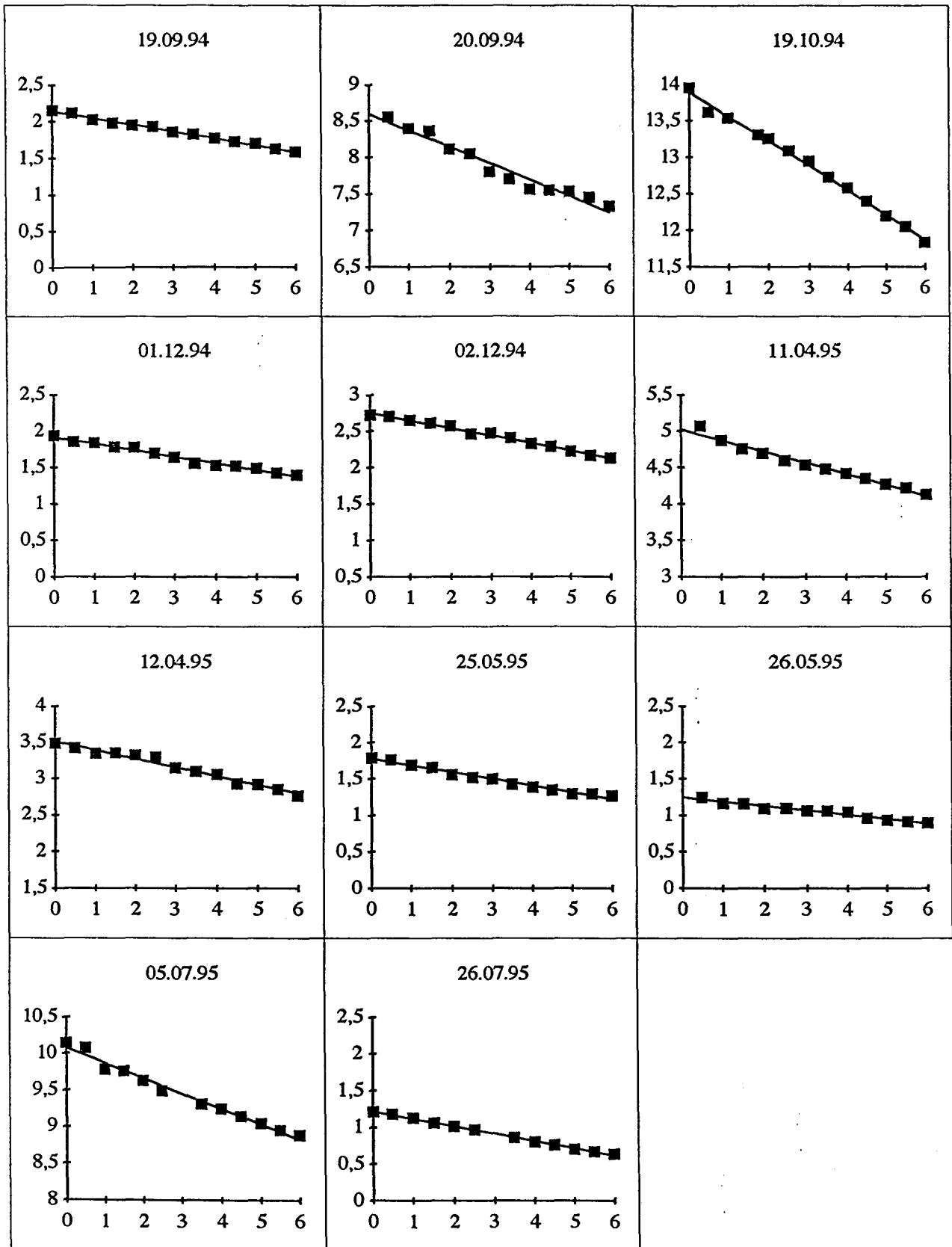


Figure 26 (2/2) : Mesure de la consommation d'oxygène chez *Urticina felina* entre septembre 1994 et juillet 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'O₂ disponible par unité de biomasse (PSLC) en mg.g⁻¹.

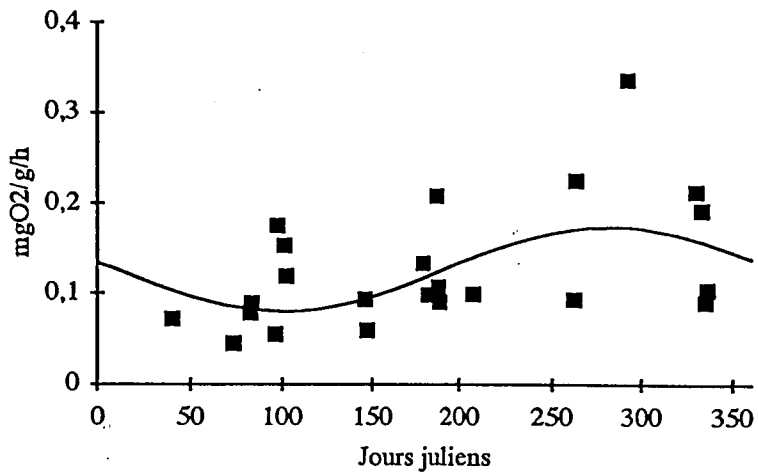


Figure 27 : Taux de consommation d'oxygène ($\text{mg.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) par *Urticina felina* mesurés entre février 1993 et juillet 1995 (dates exprimées en jours juliens) et sinusoïde ajustée.

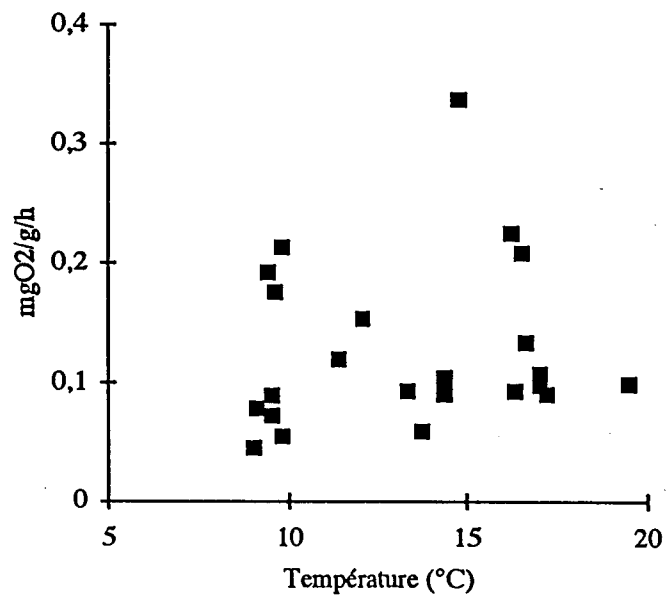


Figure 28 : Taux de consommation d'oxygène ($\text{mg.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) par *Urticina felina* en fonction de la température d'incubation (°C).

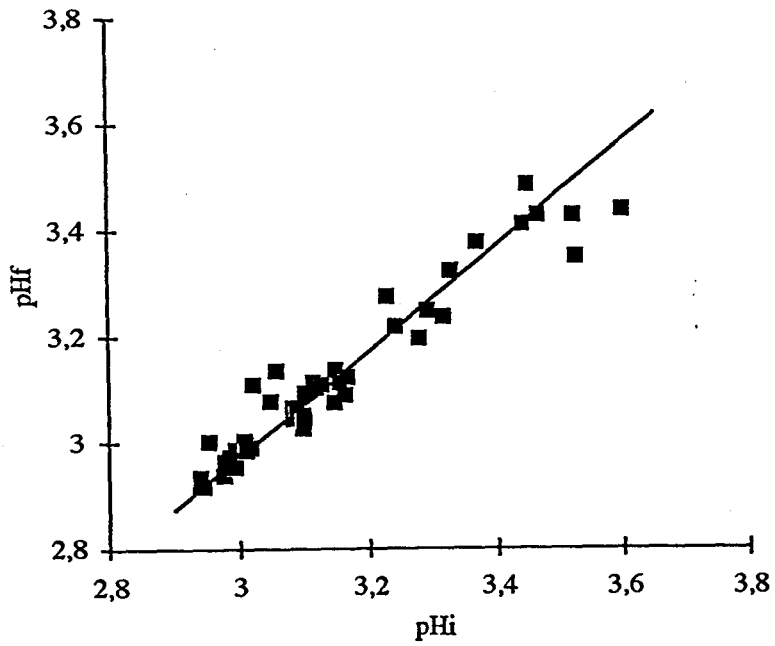


Figure 29 : Mesure de l'alcalinité : régression forcée à l'origine entre les pH des mélanges acides réalisés en début d'incubation (pH_i) et les pH des mélanges acides réalisés en fin d'incubation (pH_f).

IV.1.1.2. Variations saisonnières de la production de dioxyde de carbone

La production de dioxyde de carbone a été estimée par la mesure des variations de pH dans la chambre d'incubation et par une estimation de l'alcalinité totale du milieu d'incubation, à partir de la mesure du pH d'un mélange acide (Culberson *et al.*, 1970).

Nous supposons que l'alcalinité totale est constante durant les 6 heures d'incubation. Nous avons vérifié cette hypothèse en mesurant la corrélation entre les pH des mélanges réalisés à partir des prélèvements de début d'incubation (pH_i) et les pH des mélanges réalisés à partir des prélèvements de fin d'incubation (pH_f). L'axe majeur réduit a été calculé ($pH_f = 0,894 pH_i + 0,306$; $n = 47$; $r^2 = 0,927$). L'ordonnée à l'origine n'étant pas significativement différente de 0 (test t de Student), la régression a été forcée à l'origine. Ce qui permet d'estimer un rapport moyen pH_f/pH_i de 0,991 qui n'est pas significativement différent de 1 (Figure 29). Nous pouvons donc considérer que l'alcalinité totale ne varie pas de façon significative durant les 6 heures d'incubation et estimer la teneur en dioxyde de carbone grâce à une valeur d'alcalinité totale calculée à partir d'une valeur moyenne des pH des mélanges acides (moyenne entre quatre réplicats : deux réalisés en début d'incubation et deux en fin d'incubation).

Le pH varie linéairement dans les 6 heures d'incubation, les autres paramètres nécessaires au calcul de concentration en dioxyde de carbone (alcalinité totale, température et salinité) sont constants. La production de dioxyde de carbone est donc assimilée à un processus linéaire et le taux de production est estimé par un calcul de régression.

Un quotient respiratoire moyen (RQ) est estimé pour chacune des trois espèces par régression des mesures simultanées de consommation d'oxygène et de production de dioxyde de carbone (9 mesures pour *Ophiothrix fragilis*, 10 pour *Alcyonium digitatum* et 14 pour *Urticina felina*). Ce RQ permettra d'exprimer la respiration en terme de production de carbone.

Ophiothrix fragilis :

Les conditions expérimentales et les résultats des 9 mesures de production de dioxyde de carbone sur *Ophiothrix fragilis* sont présentés dans le tableau 7 et la figure 30.

Comme pour la consommation d'oxygène, les résultats suggèrent une tendance saisonnière (les plus faibles taux sont observés en hiver) et une sinusoïde a pu être ajustée sur les 9 valeurs :

$$y = 0,082 - 0,034 \sin [(2\pi/365) x + 0,268] \quad (n = 9 ; r^2 = 0,964) \quad (34)$$

où y est le taux de production de CO₂ exprimé en mgC.g⁻¹.h⁻¹ et x la date d'expérience exprimée en jour julien (Figure 31).

Une relation linéaire est également établie entre le taux de production de dioxyde de carbone et la température mesurée dans la chambre expérimentale (Figure 32) :

	Date de récolte	Date de mesure	T°C	Biomasse (g)	Vol (l)	Alcalinité (meq/l)	Droite de régression	n	r ²	RQ
1994	24.02	01.03	7,7	1,75	1,5	1,636	$Y = 0,043 t + 16,423$	11	0,998	0,57
	10.03	15.03	8,8	1,37	1,5	1,462	$Y = 0,062 t + 18,306$	12	0,999	0,65
	15.04	20.04	9,4	1,83	1,5	1,402	$Y = 0,071 t + 12,991$	12	1,000	0,70
	07.05	09.05	11,9	2,35	1,5	1,202	$Y = 0,080 t + 8,618$	13	0,999	0,61
	10.06	13.06	13,8	1,89	1,5	1,473	$Y = 0,098 t + 12,978$	13	0,999	0,74
	13.10	17.10	15,4	1,51	1,5	1,984	$Y = 0,146 t + 22,185$	13	1,000	0,77
	28.11	30.11	14,0	1,57	1,5	1,988	$Y = 0,080 t + 28,694$	13	0,998	0,75
1995	24.02	28.02	9,7	1,93	1,5	1,527	$Y = 0,062 t + 13,314$	13	1,000	0,75
	30.06	04.07	16,7	1,96	2,0	1,156	$Y = 0,100 t + 12,979$	13	0,982	0,69

Tableau 7 : Suivi saisonnier de la production de dioxyde de carbone chez *Ophiothrix fragilis*, paramètres et résultats des mesures. (Droite de régression : $Y =$ quantité de CO₂ disponible par unité de biomasse en mgC.g⁻¹, $t =$ temps en h)

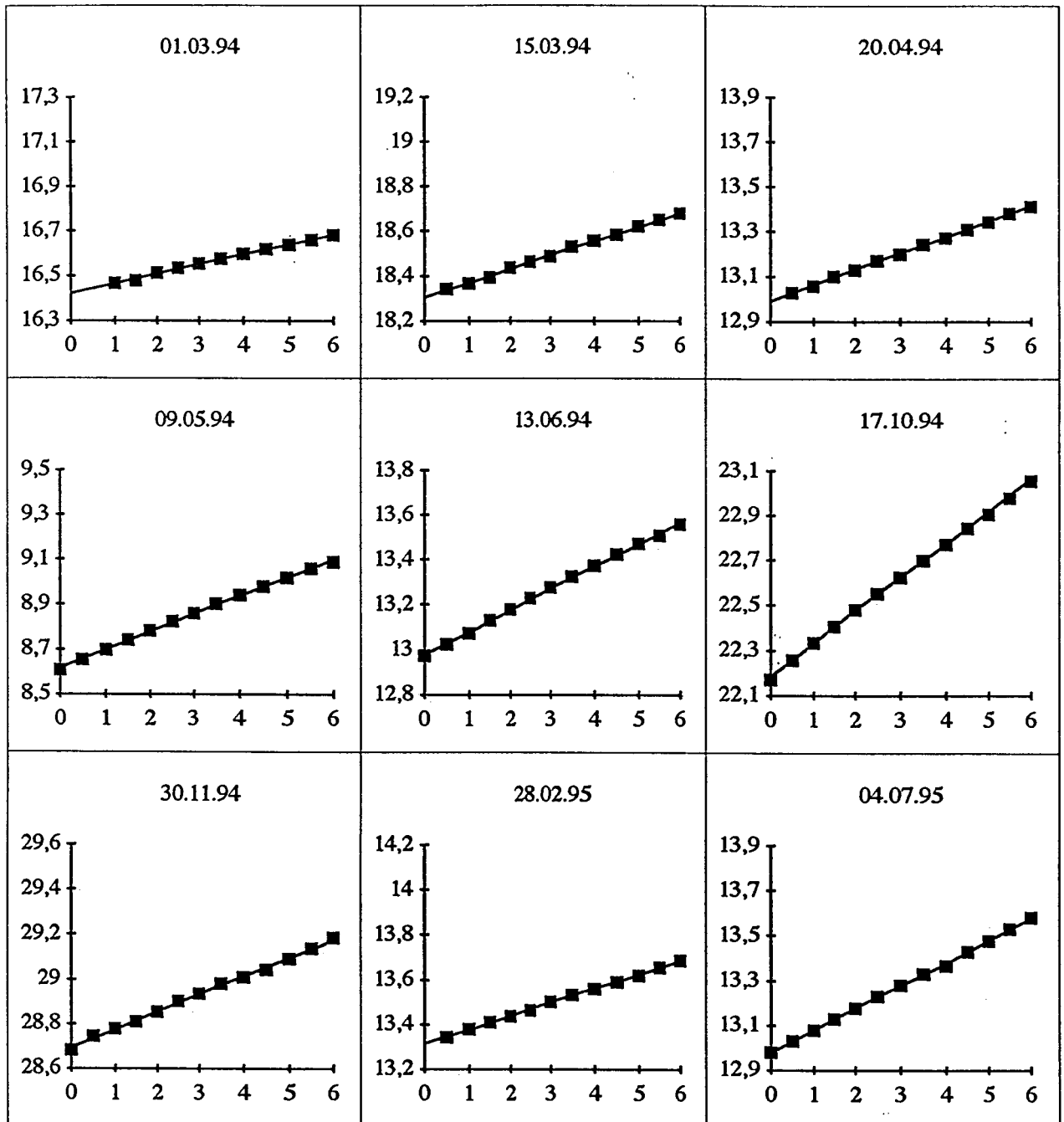


Figure 30 : Mesure de la production de dioxyde de carbone chez *Ophiothrix fragilis* entre mars 1994 et juillet 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité de CO₂ disponible par unité de biomasse (poids sec libre de cendre) en mgC.g⁻¹.

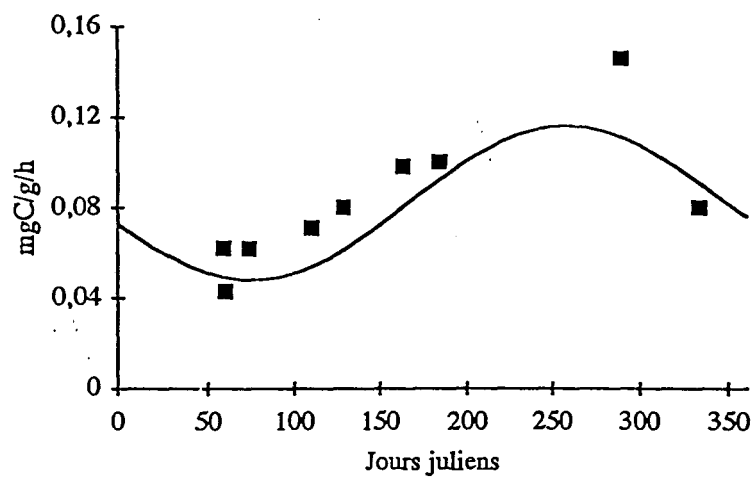


Figure 31 : Taux de production de dioxyde de carbone ($\text{mgC}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) par *Ophiothrix fragilis* mesurés entre mars 1994 et juillet 1995 (dates exprimées en jours juliens) et sinusoïde ajustée.

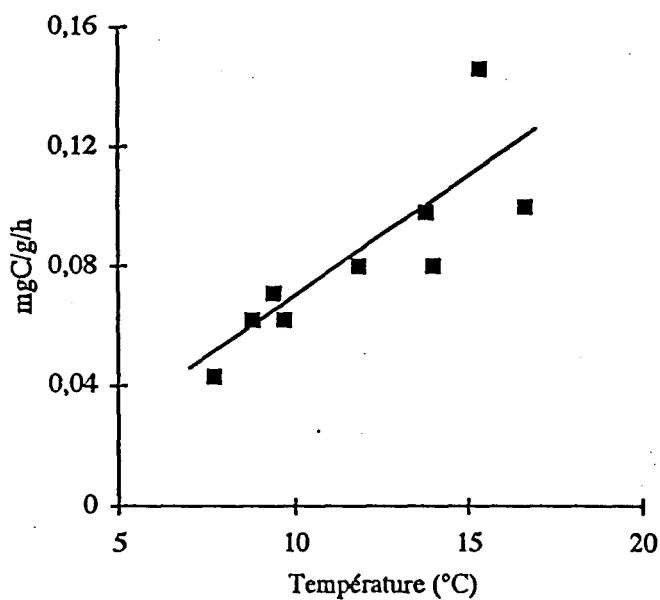


Figure 32 : Régression linéaire entre le taux de production de dioxyde de carbone mesuré chez *Ophiothrix fragilis* ($\text{mgC}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) et la température d'incubation ($^{\circ}\text{C}$).

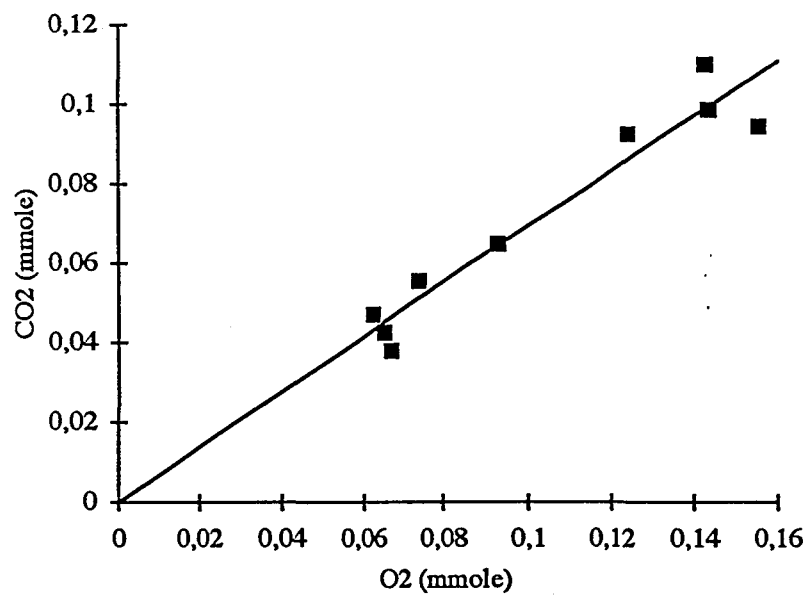


Figure 33 : Estimation d'un RQ moyen pour *Ophiothrix fragilis* (rapport molaire de la quantité de dioxyde de carbone produit sur la quantité d'oxygène consommé).

$$y = 0,008 T - 0,010 \quad (n = 9 ; r^2 = 0,691 ; p = 0,006) \quad (35)$$

Le quotient respiratoire est calculé pour chacune des 9 expériences (Tableau 7). L'axe majeur réduit, calculé entre les valeurs de production de dioxyde de carbone et les valeurs de consommation d'oxygène ($n = 9 ; r = 0,912 ; p < 0,001$), présente une ordonnée à l'origine (-0,0004) proche de 0. La régression peut donc être forcée à l'origine, ce qui permet d'estimer un RQ moyen de 0,69 (Figure 33), à partir duquel la respiration pourra être exprimée en terme de production de carbone pour l'ensemble des mesures réalisées.

Alcyonium digitatum :

Les conditions expérimentales et les résultats des 10 mesures de production de dioxyde de carbone sur *Alcyonium digitatum* sont présentés dans le tableau 8 et la figure 34.

Une tendance saisonnière apparaît (les taux les plus faibles sont observés en hiver) et une sinusoïde a pu être ajustée sur les 10 valeurs (Figure 35) :

$$y = 0,061 - 0,020 \sin [(2\pi/365) x + 1,324] \quad (n = 10 ; r^2 = 0,933) \quad (36)$$

Cependant, la régression linéaire testée entre le taux de production de dioxyde de carbone et la température ne montre pas de tendance significative ($n = 10 ; r^2 = 0,303 ; p = 0,100$; figure 36).

L'axe majeur réduit, calculé entre les valeurs de production de dioxyde de carbone et les valeurs de consommation d'oxygène ($n = 10 ; r^2 = 0,826 ; p < 0,001$) présente une ordonnée à l'origine (-0,0015) proche de 0. Le RQ moyen est estimé, par régression forcée à l'origine, à 0,67 (Figure 37).

Urticina felina :

Les conditions expérimentales et les résultats des 14 mesures de production de dioxyde de carbone sur *Urticina felina* sont présentés dans le tableau 9 et la figure 38.

Aucune tendance saisonnière n'apparaît dans ces résultats (Figure 39) et la régression linéaire testée entre le taux de production de dioxyde de carbone et la température ne montre pas de tendance significative ($n = 14 ; r^2 = 0,004 ; p = 0,819$; figure 40).

L'axe majeur réduit calculé entre les valeurs de production de dioxyde de carbone et les valeurs de consommation d'oxygène ($n = 14 ; r^2 = 0,543 ; p < 0,01$) présente une ordonnée à l'origine (0,0009) proche de 0. Le RQ moyen est estimé, par régression forcée à l'origine, à 0,70 (Figure 41).

	Date de récolte	Date de mesure	T°C	Biomasse (g)	Vol (l)	Alcalinité (meq/l)	Droite de régression	n	r ²	RQ
1994	24.02	25.02	7,7	1,83	1,0	1,152	$Y = 0,015 t + 7,185$	11	0,979	0,43
	24.02	02.03	8,0	1,54	1,0	1,592	$Y = 0,042 t + 12,093$	12	0,994	0,50
	10.03	11.03	8,7	2,09	1,0	1,592	$Y = 0,057 t + 8,829$	11	0,989	0,81
	08.06	09.06	13,7	1,57	1,6	1,473	$Y = 0,073 t + 17,426$	13	0,998	0,63
	13.10	14.10	15,1	1,66	1,5	2,099	$Y = 0,072 t + 22,614$	13	0,993	0,74
	28.11	29.11	14,0	1,11	1,5	1,965	$Y = 0,052 t + 30,080$	13	0,984	0,85
1995	24.02	27.02	9,8	1,35	1,5	1,518	$Y = 0,056 t + 18,957$	13	0,995	0,57
	23.05	24.05	13,3	1,49	1,5	1,235	$Y = 0,107 t + 13,571$	13	0,998	0,70
	30.06	03.07	16,4	2,22	1,5	1,520	$Y = 0,070 t + 11,477$	12	0,998	0,75
	20.07	24.07	19,1	1,52	1,7	1,257	$Y = 0,064 t + 15,505$	12	0,924	0,58

Tableau 8 : Suivi saisonnier de la production de dioxyde de carbone chez *Alcyonium digitatum*, paramètres et résultats des mesures. (Droite de régression : $Y =$ quantité de CO_2 disponible par unité de biomasse en mgC.g^{-1} , $t =$ temps en h)

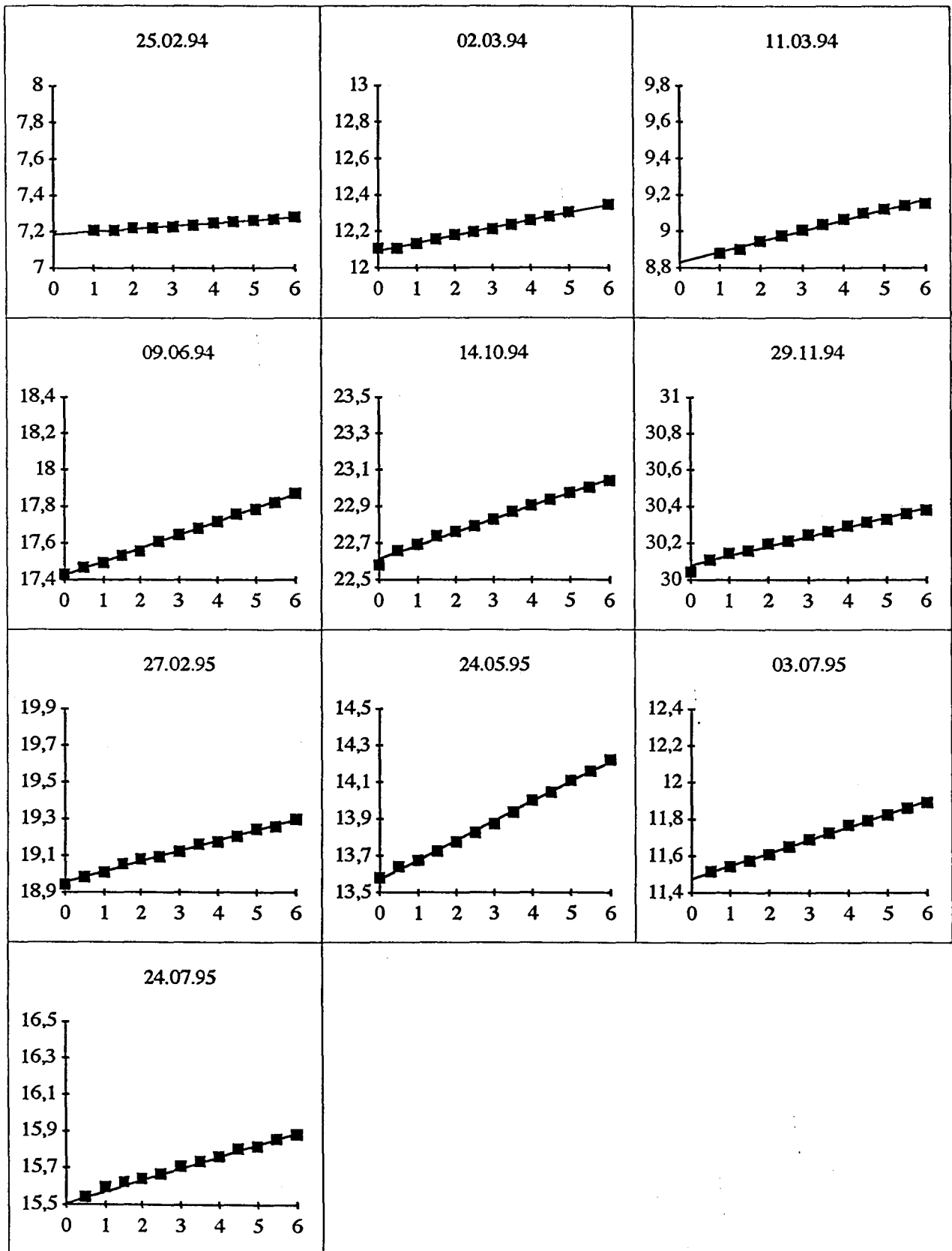


Figure 34 : Mesure de la production de dioxyde de carbone chez *Alcyonium digitatum* entre février 1994 et juillet 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité de CO₂ disponible par unité de biomasse (PSLC) en mgC.g⁻¹.

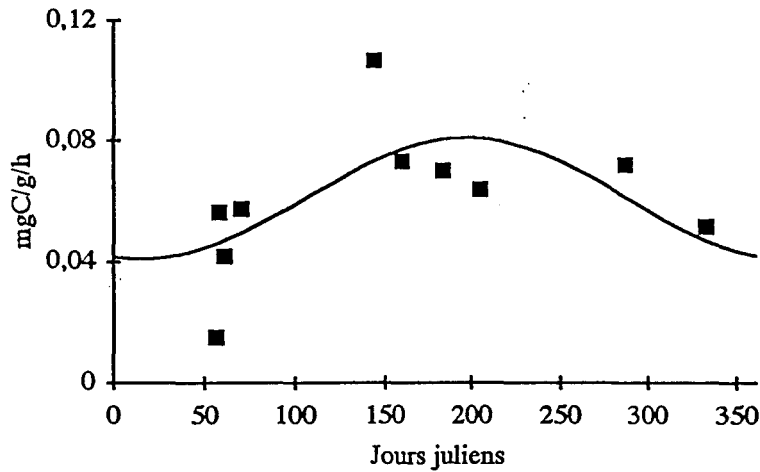


Figure 35 : Taux de production de dioxyde de carbone ($\text{mgC}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) par *Alcyonium digitatum* mesurés entre février 1994 et juillet 1995 (dates exprimées en jours juliens) et sinusoïde ajustée.

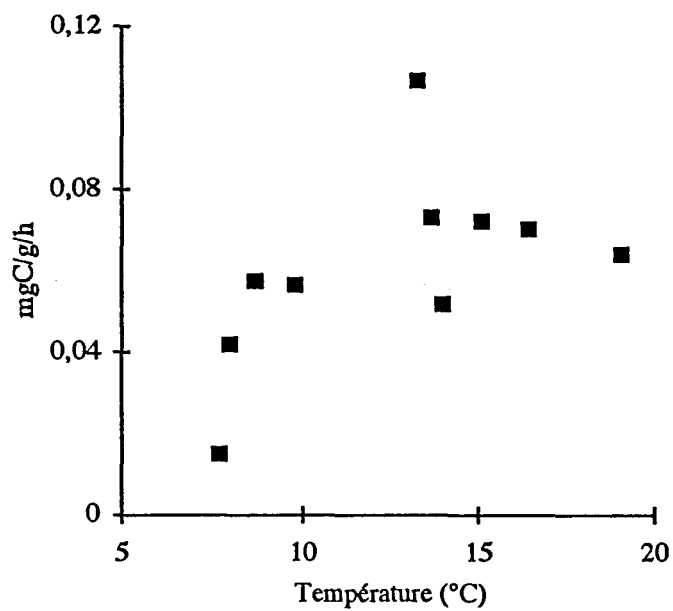


Figure 36 : Taux de production de dioxyde de carbone ($\text{mgC}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) par *Alcyonium digitatum* en fonction de la température d'incubation ($^{\circ}\text{C}$).

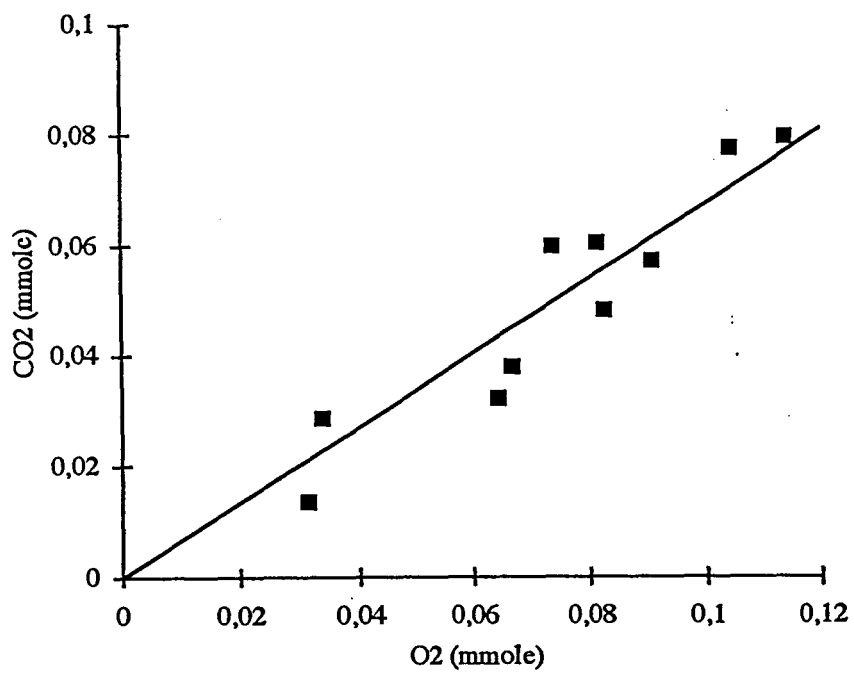


Figure 37 : Estimation d'un RQ moyen pour *Alcyonium digitatum* (rapport molaire de la quantité de dioxyde de carbone produit sur la quantité d'oxygène consommé).

	Date de récolte	Date de mesure	T°C	Biomasse (g)	Vol (l)	Alcalinité (meq/l)	Droite de régression	n	r2	RQ
1994	10.03	14.03	9,0	9,92	2,0	1,450	$Y = 0,009 t + 3,318$	11	0,91	0,56
	04.07	07.07	17,0	5,00	1,5	0,940	$Y = 0,022 t + 3,146$	13	1	0,56
	04.07	08.07	17,2	9,24	2,0	0,931	$Y = 0,019 t + 2,206$	12	0,98	0,56
	14.09	19.09	16,3	5,67	2,0	2,372	$Y = 0,035 t + 9,722$	13	1	0,99
	14.09	20.09	16,2	0,93	1,5	2,341	$Y = 0,084 t + 42,607$	12	1	1,10
	13.10	19.10	14,8	0,71	1,5	2,055	$Y = 0,092 t + 49,563$	12	0,98	0,72
	28.11	01.12	14,4	6,67	2,0	2,017	$Y = 0,025 t + 6,903$	13	1	0,76
	28.11	02.12	14,4	5,22	2,0	2,170	$Y = 0,026 t + 9,432$	12	0,98	0,65
1995	07.04	11.04	12,1	3,10	2,3	2,360	$Y = 0,056 t + 19,998$	13	0,98	0,97
	07.04	12.04	11,4	4,78	2,5	2,256	$Y = 0,053 t + 13,287$	13	0,98	1,18
	23.05	25.05	13,4	6,82	2,0	1,255	$Y = 0,025 t + 4,032$	13	1	0,70
	23.05	26.05	13,8	9,36	2,0	1,060	$Y = 0,014 t + 2,439$	13	0,99	0,63
	30.06	05.07	16,5	1,53	2,5	1,107	$Y = 0,052 t + 19,955$	13	0,98	0,67
	20.07	26.07	19,5	10,45	2,2	1,133	$Y = 0,025 t + 2,592$	13	0,99	0,66

Tableau 9 : Suivi saisonnier de la production de dioxyde de carbone chez *Urticina felina*, paramètres et résultats des mesures. (Droite de régression : Y = quantité de CO_2 disponible par unité de biomasse en $mgC \cdot g^{-1}$, t = temps en h)

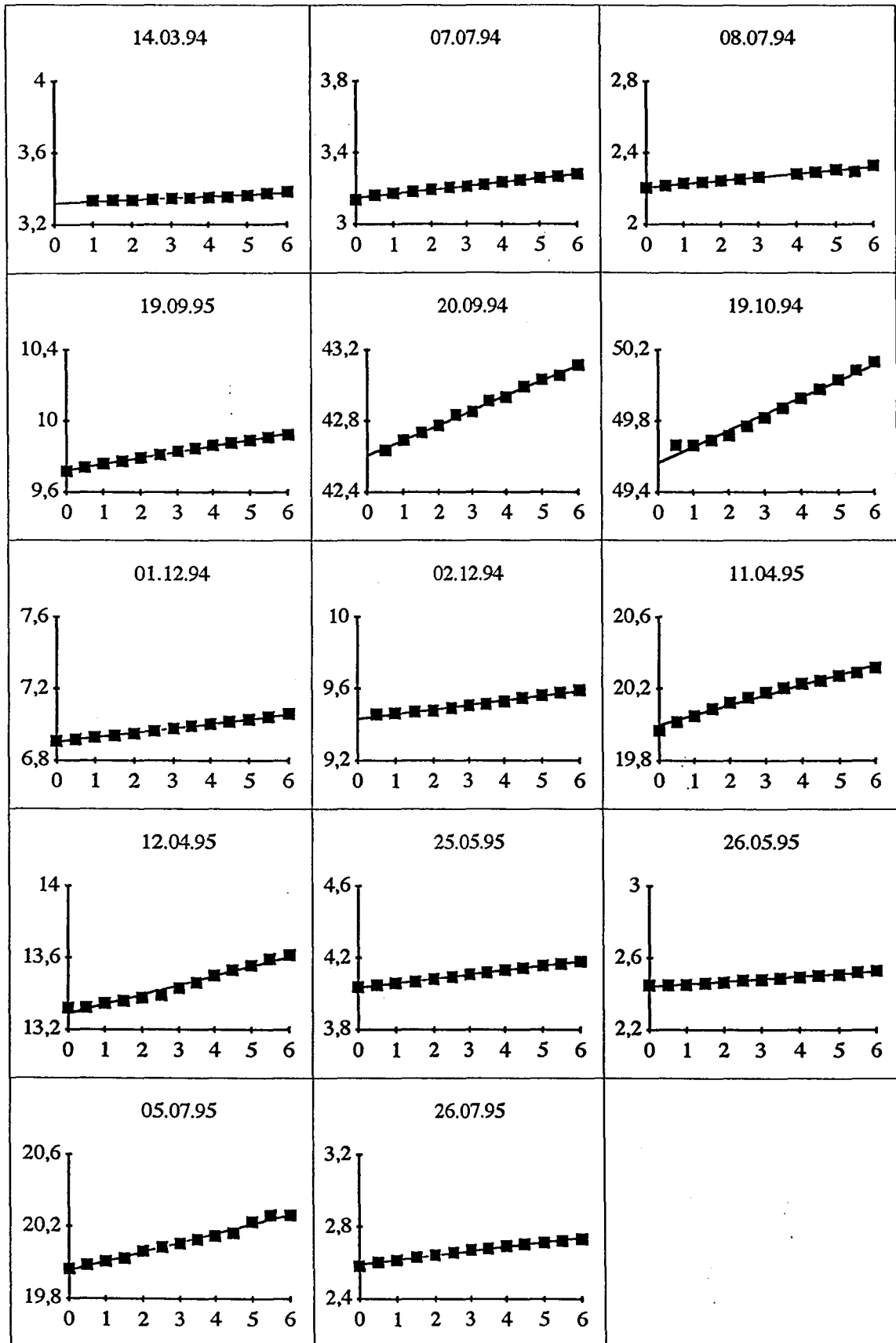


Figure 38 : Mesure de la production de dioxyde de carbone chez *Urticina felina* entre mars 1994 et juillet 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité de CO₂ disponible par unité de biomasse (poids sec libre de cendre) en mgC.g⁻¹.

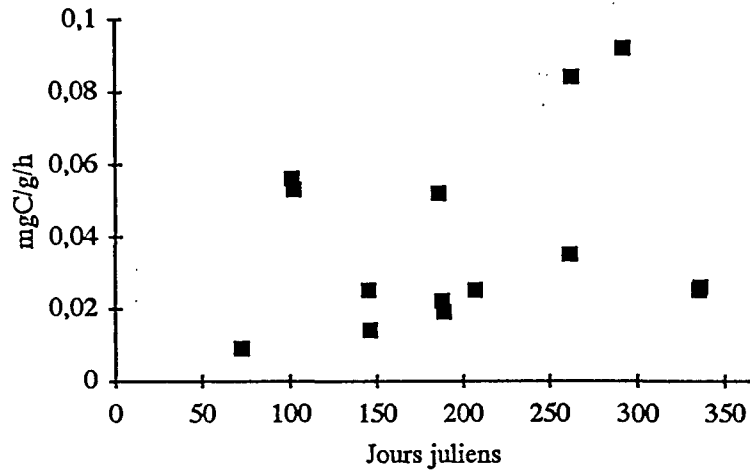


Figure 39 : Taux de production de dioxyde de carbone ($\text{mgC}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) par *Urticinafelina* mesurés entre mars 1994 et juillet 1995 (dates exprimées en jours juliens).

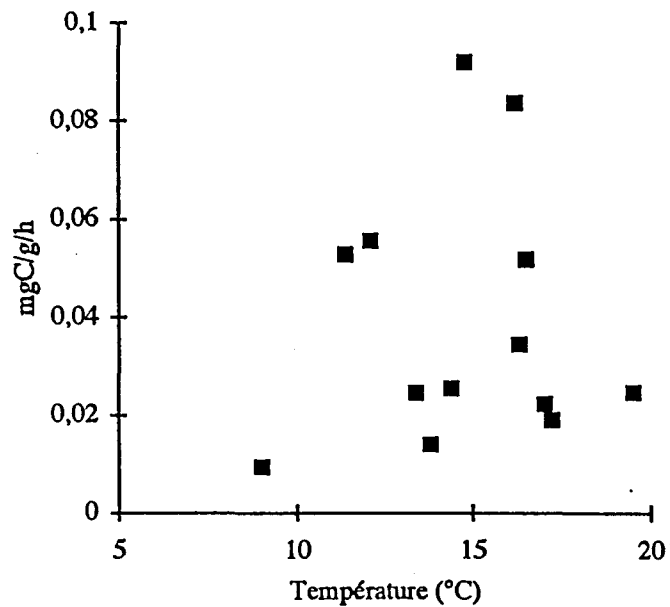


Figure 40 : Taux de production de dioxyde de carbone ($\text{mgC}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) par *Urticinafelina* en fonction de la température d'incubation ($^{\circ}\text{C}$).

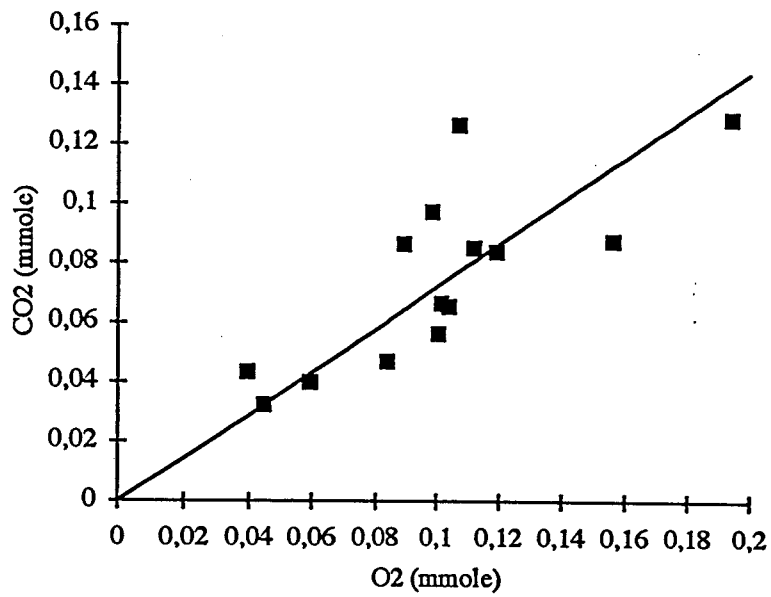


Figure 41 : Estimation d'un RQ moyen pour *Urticina felina* (rapport molaire de la quantité de dioxyde de carbone produit sur la quantité d'oxygène consommé).

	T°C	droite de régression (oxygène)	n	r ²	droite de régression (dioxyde de carbone)	n	r ²
<i>O. fragilis</i>	1 13,6	$Y = -0,326 t + 7,837$	13	0,968	$Y = 0,089 t + 20,124$	13	0,984
	2 13,4	$Y = -0,316 t + 7,278$	13	0,928	$Y = 0,072 t + 18,109$	13	0,991
	3 13	$Y = -0,268 t + 7,991$	13	0,991	$Y = 0,063 t + 19,878$	13	0,994
<i>A. digitatum</i>	1 14,1	$Y = -0,423 t + 6,328$	13	0,990	$Y = 0,093 t + 13,327$	13	0,994
	2 13,9	$Y = -0,398 t + 6,981$	13	0,978	$Y = 0,113 t + 18,362$	13	0,992
	3 14,3	$Y = -0,329 t + 6,773$	13	0,973	$Y = 0,098 t + 17,000$	13	0,984
	4 14,8	$Y = -0,255 t + 6,763$	13	0,992	$Y = 0,083 t + 16,542$	13	0,998
<i>U. felina</i>	1 12,5	$Y = -0,095 t + 2,612$	13	0,975	$Y = 0,034 t + 10,840$	13	0,999
	2 12,8	$Y = -0,152 t + 2,642$	12	0,999	$Y = 0,071 t + 10,721$	12	0,999
	3 12,5	$Y = -0,124 t + 2,577$	13	0,976	$Y = 0,049 t + 10,798$	13	0,999
	4 12,5	$Y = -0,123 t + 2,643$	13	0,987	$Y = 0,040 t + 10,808$	13	0,999
	5 12,7	$Y = -0,119 t + 2,784$	13	0,986	$Y = 0,021 t + 4,243$	13	0,999

Tableau 10 : Mesures de respiration (consommation d'oxygène et production de dioxyde de carbone) en fonction de l'état nutritionnel d'*Ophiothrix fragilis*, *Alcyonium digitatum* et *Urticina felina*. (Droites de régression : Y = quantité d'O₂ disponible par unité de biomasse en mg.g⁻¹ ou quantité de CO₂ en mgC.g⁻¹, t = temps en h)

IV.1.2. Influence de l'état nutritionnel sur la respiration

Une série de mesures a été réalisée, pour chacune des trois espèces, sur des spécimens ou des colonies dont l'état nutritionnel est contrôlé (maintenus en état de jeûne ou nourris en laboratoire) afin de mesurer son influence sur le taux de respiration.

IV.1.2.1. Résultats expérimentaux

Ophiothrix fragilis :

Dix individus récoltés le 28 novembre 1994 ont été maintenus dans un bac d'eau de mer en circuit ouvert et nourris une fois par jour à partir d'une culture de *Skeletonema costatum* jusqu'au 2 décembre. Les taux de consommation d'oxygène et de production de dioxyde de carbone ont été mesurés sur ces dix individus dans les jours suivant la période de nutrition. Entre chaque mesure, les ophiures étaient maintenues dans un bac d'eau de mer filtrée en circuit ouvert, sans apport de nourriture. La première mesure (expérience 1, tableau 10) a été effectuée le 3 décembre, le lendemain de la dernière prise de nourriture, la deuxième (expérience 2) le 5 décembre, 3 jours après la dernière prise de nourriture, et la dernière (expérience 3) le 12 décembre, 10 jours après la dernière prise de nourriture. La biomasse de l'ensemble des dix individus était de 1,40 g ; le volume d'incubation était de 1,5 l.

Les taux de consommation d'oxygène et de production de dioxyde de carbone mesurés immédiatement après la période de nutrition (expérience 1 : 0,326 mgO₂.g⁻¹.h⁻¹ et 0,089 mgC.g⁻¹.h⁻¹) paraissent importants par rapport à ceux mesurés à la même période dans le suivi saisonnier (mesure du 30 novembre 1994 : 0,282 mgO₂.g⁻¹.h⁻¹ et 0,080 mgC.g⁻¹.h⁻¹). Le taux de consommation d'oxygène diminue progressivement dans les jours suivants (expériences 2 et 3), l'ajustement d'une droite sur ces données permet d'estimer la diminution de ce taux en fonction du nombre de jours de jeûne (Figure 42a) :

$$y = -0,007 x + 0,334 \quad (n = 3 ; r^2 = 0,998 ; p = 0,033) \quad (37)$$

où y est le taux de consommation d'O₂ en mg.g⁻¹.h⁻¹ et x le nombre de jours de jeûne .

Le taux de production de dioxyde de carbone diminue rapidement dans les premiers jours de jeûne (diminution de 19 % entre les expériences 1 et 2) puis plus lentement dans les jours suivants (diminution de 12 % entre les expériences 2 et 3 ; figure 43a).

Alcyonium digitatum :

Une colonie récoltée le 23 mai 1995 a été maintenue dans un bac d'eau de mer en circuit ouvert jusqu'au 29 mai, où elle a été nourrie pendant une période de 3 heures par des nauplii d'*Artemia sp.*. Les taux de consommation d'oxygène et de production de dioxyde de carbone ont été mesurés sur cette colonie immédiatement après la nutrition (expérience 1, tableau 10) puis dans les jours suivant la nutrition (expérience 2, le 30 mai

; expérience 3, le 2 juin et expérience 4, le 6 juin). La biomasse de la colonie était de 1,49 g ; le volume d'incubation était de 1,5 l.

Le taux de consommation d'oxygène mesuré après la période de nutrition (expérience 1 : 0,423 mgO₂.g⁻¹.h⁻¹) est élevé par rapport au taux mesuré sur la même colonie le lendemain de sa récolte (mesure du 24 mai 1995 : 0,406 mgO₂.g⁻¹.h⁻¹) puis diminue progressivement dans les jours suivants (expériences 2, 3 et 4). Le lendemain de la nutrition (expérience 2 : 0,398 mgO₂.g⁻¹.h⁻¹), il est proche de celui mesuré le lendemain de la récolte. L'ajustement d'une droite sur ces données permet d'estimer la diminution du taux de consommation d'oxygène en fonction du nombre de jours de jeûne

$$y = -0,021 x + 0,419 \quad (n = 4 ; r^2 = 0,996 ; p = 0,002) \quad (38)$$

où y est le taux de consommation d'O₂ en mg.g⁻¹.h⁻¹ et x le nombre de jours de jeûne (Figure 42b).

Le taux de production de dioxyde de carbone augmente le lendemain de la nutrition (expérience 1 : 0,093 mgC.g⁻¹.h⁻¹ ; expérience 2 : 0,113 mgC.g⁻¹.h⁻¹) pour atteindre une valeur plus élevée que celle du taux mesuré le lendemain du prélèvement (mesure du 24 mai 1995 : 0,107 mgC.g⁻¹.h⁻¹), puis diminue progressivement (Figure 43b).

Urticina felina :

Un spécimen d'*Urticina felina*, récolté en avril 1995, a été maintenu en laboratoire en circuit ouvert pendant un mois sans aucun apport de nourriture. Une première mesure (expérience 1, tableau 10) a été effectuée après cette période de jeûne. L'anémone a ensuite été nourrie par une moule fraîche, la deuxième mesure (expérience 2) a été effectuée immédiatement après la nutrition. Les mesures suivantes ont été effectuées le lendemain (expérience 3) puis 4 jours (expérience 4) et 8 jours (expérience 5) après la nutrition. La biomasse du spécimen était de 5,04 g, le volume d'incubation de 2 l.

Les taux de consommation d'oxygène et de production de dioxyde de carbone, après un mois de jeûne, sont très faibles. Ils augmentent rapidement après la nutrition puis diminuent progressivement les jours suivants (Figures 42c et 43c).

IV.1.2.2. Réinterprétation des résultats obtenus au cours du suivi saisonnier en fonction de l'influence de l'état nutritionnel

Les expériences réalisées sous condition contrôlée de nutrition ont montré que les taux de respiration diminuaient rapidement au cours du jeûne. *Ophiothrix fragilis* et *Alcyonium digitatum* se nourrissent dans le milieu de façon continue. Les mesures réalisées le lendemain du prélèvement, pour ces deux espèces, ne sont pas très éloignées de la dernière prise de nourriture et permettent une estimation correcte du taux de respiration dans les conditions naturelles. Par contre, les mesures réalisées dans les jours

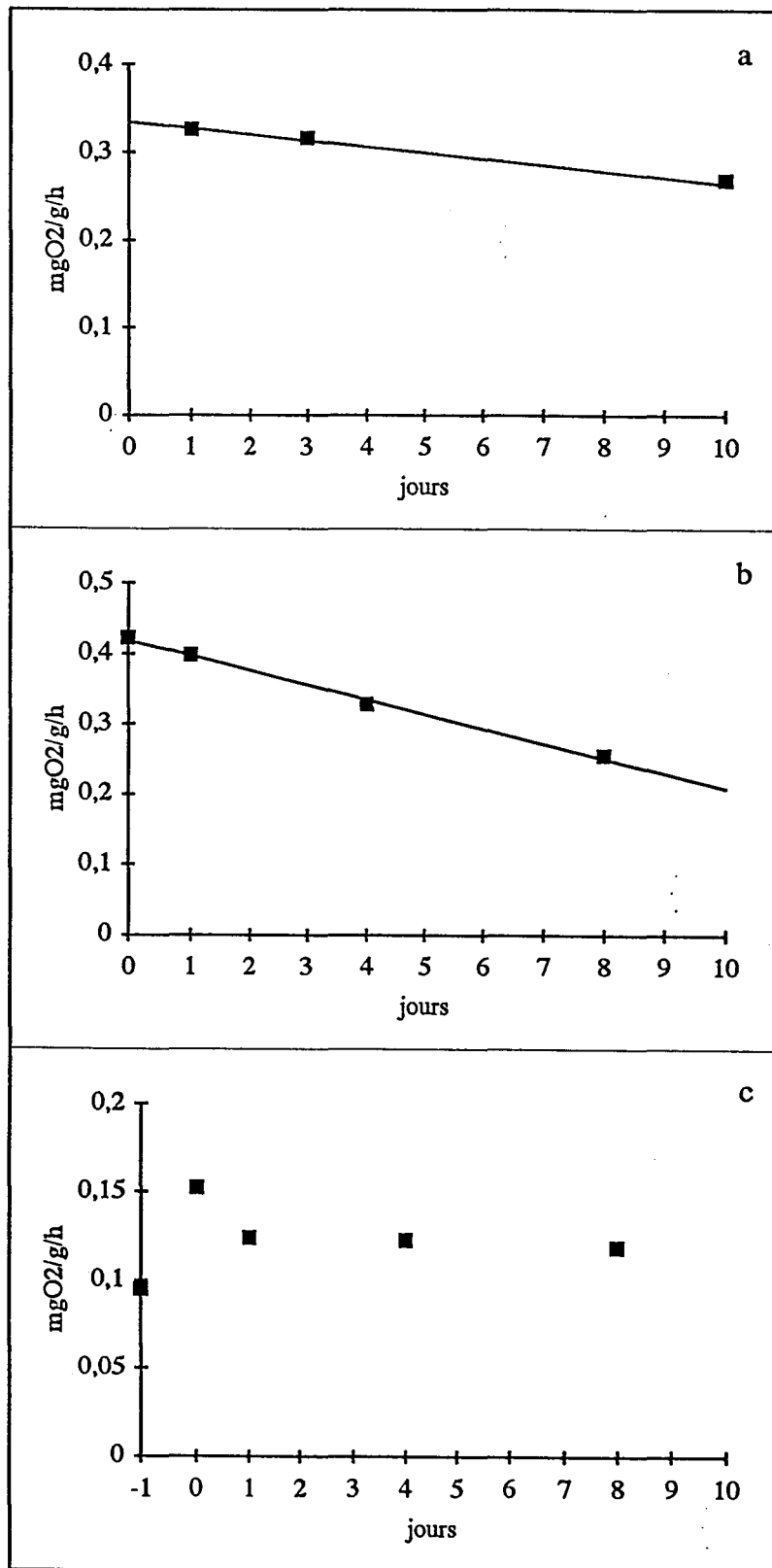


Figure 42 : Taux de consommation d'oxygène ($\text{mg.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) en fonction de l'état nutritionnel (le jour 0 correspond à la dernière prise de nourriture) chez *Ophiothrix fragilis* (a), *Alcyonium digitatum* (b) et *Urticina felina* (c).

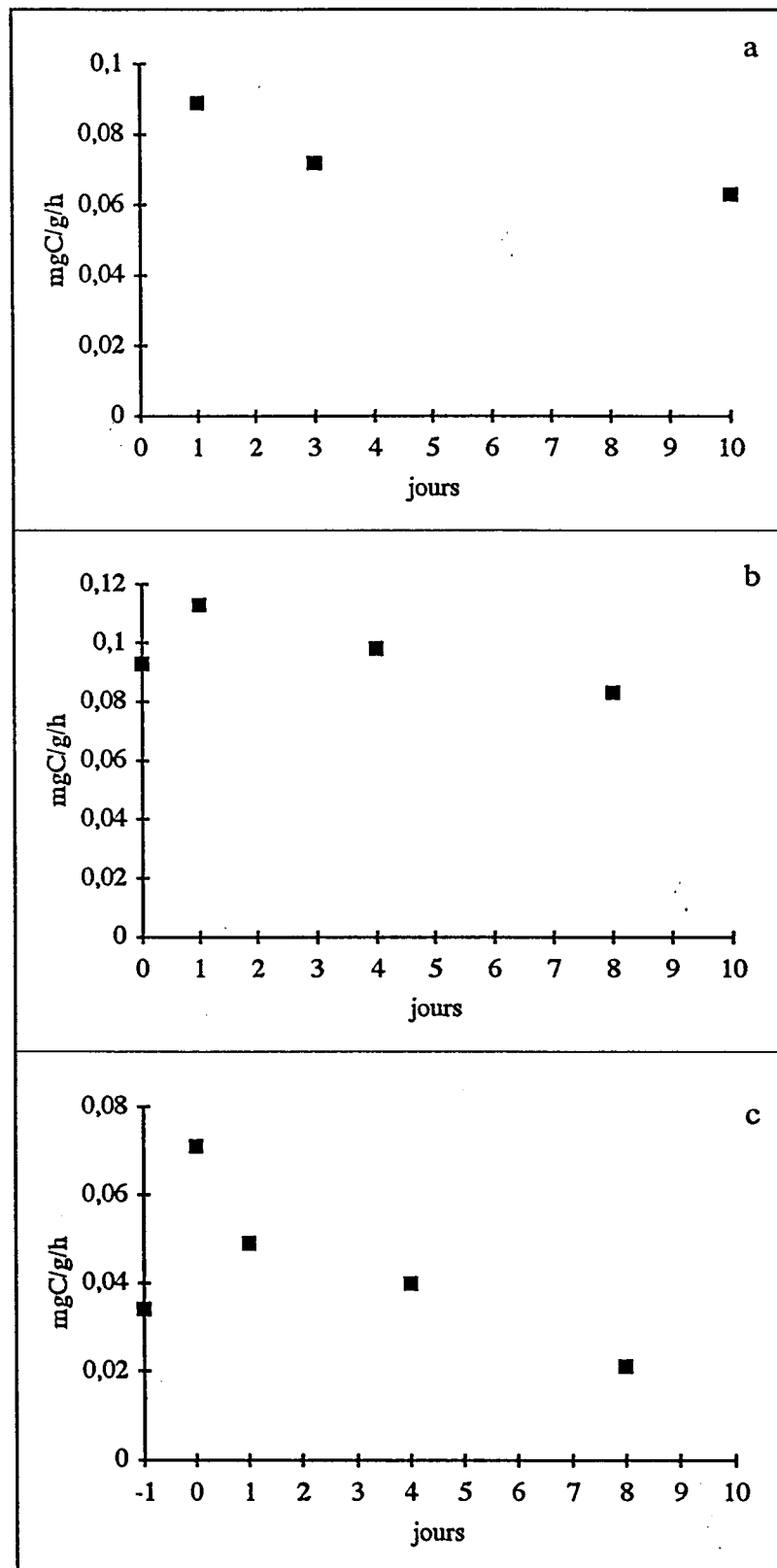


Figure 43 : Taux de production de dioxyde de carbone ($\text{mgC}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) en fonction de l'état nutritionnel (le jour 0 correspond à la dernière prise de nourriture) chez *Ophiothrix fragilis* (a), *Alcyonium digitatum* (b) et *Urticina felina* (c).

	Date de la mesure	nbre de jours après récolte	taux mesuré	taux corrigé	
1993	08.03	3	0,228	0,242	
	11.10	3	0,367	0,395	
	08.11	4	0,239	0,260	
	30.11	6	0,203	0,238	
	22.12	2	0,227	0,234	
1994	02.02	2	0,171	0,178	
	01.03	5	0,204	0,232	
	15.03	5	0,254	0,282	
	18.04	3	0,303	0,317	
	20.04	5	0,271	0,299	
	09.05	2	0,353	0,360	
	13.06	3	0,350	0,364	
	06.07	2	0,395	0,402	
	16.09	2	0,428	0,435	
	17.10	4	0,504	0,525	
	30.11	2	0,282	0,289	
	1995	28.02	4	0,205	0,226
		04.07	4	0,391	0,412

Tableau 11 : Correction du taux de consommation d'oxygène (en $\text{mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) chez *Ophiothrix fragilis* en fonction du nombre de jours séparant la mesure de la récolte.

	Date de la mesure	nbre de jours après récolte	taux mesuré	taux corrigé
1993	22.03	3	0,230	0,272
	05.04	3	0,135	0,177
1994	04.02	4	0,110	0,173
	02.03	6	0,223	0,328
1995	27.02	3	0,262	0,304
	10.04	3	0,227	0,269
	03.07	3	0,251	0,293
	24.07	4	0,289	0,352

Tableau 12 : Correction du taux de consommation d'oxygène (en $\text{mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) chez *Alcyonium digitatum* en fonction du nombre de jours séparant la mesure de la récolte.

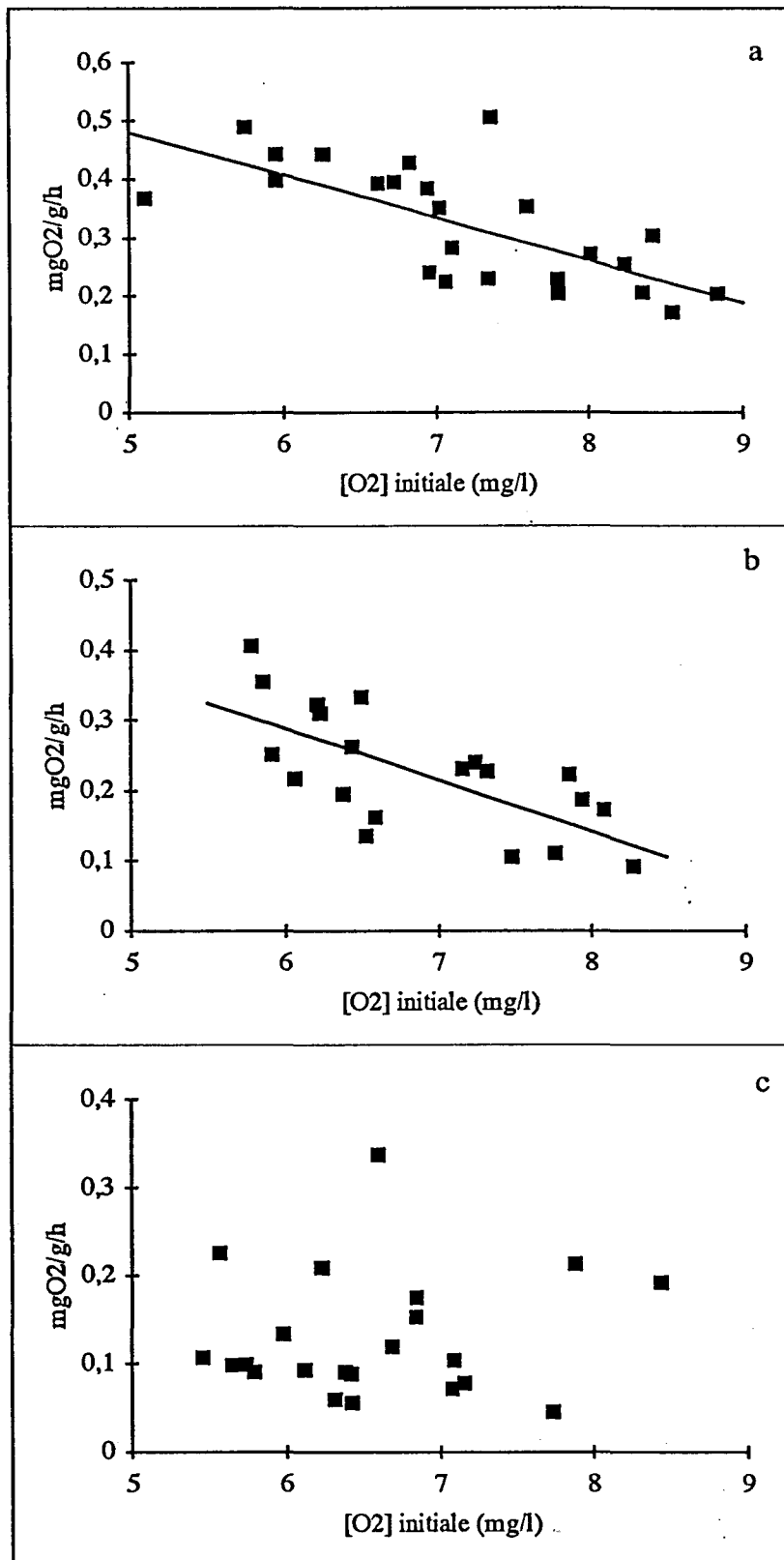


Figure 44 : Taux de consommation d'oxygène ($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) en fonction de la teneur initiale en oxygène du milieu d'incubation ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) dans les expériences concernant *Ophiothrix fragilis* (a), *Alcyonium digitatum* (b) et *Urticina felina* (c).

suivants sont faites sur des spécimens en état de jeûne et sous-estiment le taux de respiration. *Urticina felina* se nourrissant de façon sporadique, il existe une variabilité interindividuelle dans les mesures réalisées sur cette espèce en liaison avec l'état nutritionnel du spécimen récolté.

Nous avons revu les valeurs de consommation d'oxygène pour *O. fragilis* et *A. digitatum* (Tableaux 11 et 12) en tenant compte du nombre de jours séparant la mesure de la récolte (relations 37 et 38). Ces corrections faites à partir d'une relation établie sur une seule série d'expériences sont certainement inexactes et ne seront pas utilisées dans les estimations à l'échelle du peuplement. Elles visent uniquement à montrer les limites de validité de nos données dues aux contraintes de l'expérimentation. En effet, ces corrections augmentent le taux moyen de consommation d'oxygène des deux espèces : augmentation de 4,0 % pour *O. fragilis* et augmentation de 9,7 % pour *A. digitatum*. Par ailleurs, si l'ajustement de la sinusoïde est légèrement meilleur sur les données corrigées que sur les données initiales pour *O. fragilis* ($r^2 = 0,978$ avant correction, $r^2 = 0,982$ après correction) il est moins bon pour *A. digitatum* ($r^2 = 0,950$ avant correction, $r^2 = 0,909$ après correction).

IV.1.3. Autres paramètres pouvant influencer la respiration

D'autres paramètres (liés à l'organisme ou aux conditions expérimentales), ne variant pas de façon saisonnière et influençant l'activité métabolique sont à contrôler ou à prendre en compte dans les résultats et les comparaisons d'une mesure à une autre.

IV.1.3.1. Concentration en oxygène du milieu d'incubation

Les mesures de consommation d'oxygène étant faite en milieu clos, la teneur en oxygène diminue au cours de l'incubation au rythme de la consommation de l'organisme placé dans la chambre expérimentale. La linéarité de cette baisse de la concentration en oxygène au cours des 6 heures de mesure montre que le taux de consommation d'oxygène n'est pas corrélé à la teneur en oxygène ambiant, dans la gamme de concentrations rencontrées dans nos expériences.

Une relation significative peut être établie entre le taux de consommation d'oxygène et la concentration initiale relevée dans la chambre expérimentale pour les mesures effectuées sur *Ophiothrix fragilis* ($n = 24$; $r^2 = 0,487$; $p = 0,0002$) et *Alcyonium digitatum* ($n = 20$; $r^2 = 0,469$; $p = 0,0009$), mais ces relations montrent une tendance négative (Figure 44a et 44b). Aucune tendance significative n'apparaît dans les données concernant *Urticina felina* ($n = 23$; $r^2 = 0,014$; $p = 0,593$; figure 44c). L'augmentation du taux de consommation d'oxygène avec la diminution de la teneur initiale dans le milieu d'incubation, observée chez *O. fragilis* et *A. digitatum*, reflète en

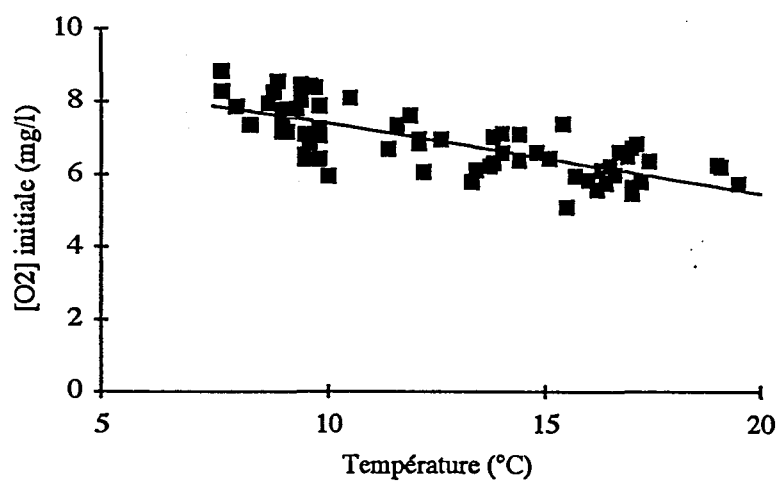


Figure 45 : Régression linéaire entre la teneur initiale en oxygène du milieu d'incubation (mg.l^{-1}) et la température ($^{\circ}\text{C}$) pour l'ensemble des mesures de respiration.

fait l'augmentation de la consommation d'oxygène avec l'augmentation de la température, observée lors du suivi saisonnier. En effet, la teneur initiale en oxygène dans le milieu est corrélée négativement à la température ($n = 67$; $r^2 = 0,557$; $p < 0,001$; figure 45), la dissolution de l'oxygène dans l'eau augmentant avec la diminution de la température.

IV.1.3.2. Taille de l'organisme

Il est généralement admis que les organismes les plus petits présentent les taux respiratoires les plus élevés (Webster, 1975). Lors du suivi saisonnier de la respiration d'*Ophiothrix fragilis* et *Alcyonium digitatum*, des spécimens ou des colonies de taille et de biomasse sensiblement identiques ont été utilisés d'une mesure à l'autre, de façon à éliminer le facteur taille dans la variabilité des résultats (biomasse individuelle moyenne \pm l'écart type : $0,21 \pm 0,07$ pour *O. fragilis* et biomasse moyenne de la colonie : $1,86 \pm 0,55$ pour *A. digitatum*). Toutefois, des taux élevés de consommation d'oxygène sont mesurés sur des individus de biomasse importante chez *O. fragilis* (mesures du 10 juin 1993 et des 13 juin et 06 juillet 1994 : biomasse individuelle supérieure à 0,3 g ; taux de consommation d'O₂ supérieur à $0,350 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). Mais la période de biomasse individuelle élevée correspond à la période estivale, lorsque les gonades sont matures, et l'augmentation du taux de consommation d'oxygène peut aussi bien être reliée au cycle de reproduction qu'au paramètre taille. Les taux de consommation d'oxygène ($0,525 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) et de production de dioxyde de carbone ($0,129 \text{ mgC} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) mesurés sur une colonie d'*A. digitatum* de faible biomasse (0,31 g) apparaissent beaucoup plus élevés que les taux mesurés au cours du suivi.

Lors du suivi réalisé sur *Urticina felina*, des spécimens de taille et de biomasse très différentes ont été utilisés : biomasse individuelle comprise entre 0,71 g et 10,45 g. Deux mesures réalisées à la même période sur deux spécimens de biomasses très différentes donnent un taux de consommation d'oxygène plus élevé pour le plus petit spécimen (Tableau 6). Un test de comparaison de moyenne a été réalisé sur deux groupes de données. Le premier groupe correspond aux taux mesurés sur des individus de biomasse < 2 g ($n = 6$, taux moyen : $0,225 \pm 0,058 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) et le deuxième aux taux mesurés sur des individus de biomasse $> 2,5$ g ($n = 17$, taux moyen : $0,093 \pm 0,027 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). Ce test montre que les deux groupes sont significativement différents au seuil 1 %. La même tendance apparaît dans les mesures de production de dioxyde de carbone (Tableau 9). Le taux de consommation d'oxygène mesuré sur deux individus de biomasse très faible ($< 0,5$ g) apparaît largement supérieur aux taux mesurés au cours du suivi : $0,635 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ pour un individu de 0,17 g et $0,868 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ pour un individu de 0,46 g.

IV.1.4. Discussion

Les principaux résultats de cette étude de la respiration concernent d'une part la saisonnalité (caractérisée par la tendance sinusoïdale) observée sur *Ophiothrix fragilis* et *Alcyonium digitatum* et d'autre part l'influence de l'état nutritionnel mise en évidence pour les trois espèces.

Ursin (1960, *in* Lawrence & Lane, 1982) mesure un taux de consommation d'oxygène chez *Ophiothrix fragilis* de $1,5 \text{ ml} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ (biomasse exprimée en poids frais). En considérant un rapport de 4,9 entre le poids frais et le poids sec sans cendre pour *O. fragilis* (d'après Davoult *et al.*, 1992), ce taux est de $0,437 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ et du même ordre de grandeur que dans cette étude ($0,323 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ en moyenne).

Nous ne disposons d'aucune donnée de littérature pour les deux autres espèces, mais nos résultats peuvent être comparés à ceux obtenus pour d'autres cnidaires. Une étude réalisée sur douze espèces d'alcyonaires, de récif corallien et abritant des zooxanthelles (Cary, 1918), révèle un taux de respiration très variable parmi ces espèces (entre $13,991$ et $74,590 \text{ mlO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ soit entre $0,020$ et $0,107 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) qui reste plus faible que celui obtenu pour *Alcyonium digitatum* dans notre étude ($0,226 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). Lesser *et al.* (1994) mesurent des taux moyen de consommation d'oxygène de $0,282$ et $0,367 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ sur deux populations de l'anémone *Metridium senile*, dans notre étude, le taux moyen de consommation d'oxygène mesuré sur *Urticina felina* est de $0,127 \text{ mgO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$.

Le contrôle de la respiration par certains facteurs tels que la taille de l'organisme, la concentration du milieu ambiant en oxygène, la température, l'apport en nourriture ou le cycle de reproduction est généralement admis aussi bien pour les échinodermes (Booolootian, 1966 ; Binyon, 1972 ; Lawrence & Lane, 1982) que pour les cnidaires (Tixier-Durivault, 1987). Chez certains cnidaires, la variation de la consommation d'oxygène en fonction de l'état de contraction ou d'expansion est également suggérée (Cary, 1918 ; Brafield & Chapman, 1965). Enfin, des modifications du taux respiratoire suivant les conditions hydrodynamiques ont été montrées sur certains organismes marins (Patterson & Sebens, 1989).

Le respiromètre utilisé dans notre suivi ne permet pas de prendre en compte les variations de vitesse de courant, pourtant très importantes *in situ*. Patterson & Sebens (1989) mesurent une augmentation des taux de consommation d'oxygène de l'octocoralliaire *Alcyonium siderium* et de l'anémone *Metridium senile* avec la vitesse du courant (entre 7 et $15 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$) et montrent ainsi l'importance de la prise en compte de l'hydrodynamisme dans les estimations de la respiration des organismes aquatiques. Cependant, une autre étude réalisée sur *Metridium senile* ne montre aucune régulation du taux respiratoire par l'hydrodynamisme et les taux de consommation d'oxygène mesurés

sous forte vitesse de courant sont moins importants que ceux mesurés sous faible vitesse de courant (Lesser *et al.*, 1994).

Chez les alcyonaires, la surface en contact avec le milieu présente de grandes variations en fonction de l'état de rétraction ou d'extension de la colonie. Dans sa comparaison de la consommation d'oxygène sur des colonies présentant les différents stades de la complète retraction à la complète extension des polypes, Cary (1918) observe les plus fortes consommations aussi fréquemment chez les colonies complètement rétractées que chez les colonies en pleine extension. Il en conclut que la surface de tissu exposée au milieu n'a pas d'effet constant sur le taux de respiration. Dans nos expériences, les colonies d'*Alcyonium digitatum* passent, au cours des 6 h de mesure, par différents stades de contraction ou d'extension, sans conséquence sur la linéarité de la diminution en oxygène dans la chambre étanche.

Quelques mesures que nous avons réalisées sur des colonies d'*Alcyonium digitatum* et des individus d'*Urticina felina* de faible biomasse confirment l'influence de la taille de l'organisme sur le taux de consommation d'oxygène exprimé en fonction de la biomasse : les colonies ou les individus de biomasse faible absorbent relativement plus d'oxygène. Cette tendance observée chez d'autres octocoralliaires coloniaux (Brafeld & Chapman, 1965) est expliquée par la plus grande part de matière inactive (coenenchyme) dans les grandes colonies ; chez des anthozoaires solitaires, elle peut s'expliquer par un plus grand rapport de la surface au volume chez les petits individus (Svoboda & Pörmann, 1980).

Webster & Giese (1975) montrent une régulation de la consommation d'oxygène chez l'oursin *Strongylocentrotus purpuratus* en fonction de la teneur en oxygène du milieu. Dans leurs mesures, faites en milieu clos, le taux de consommation d'oxygène diminue parallèlement à la diminution de la concentration dans le milieu au cours du temps ; d'autre part le taux de consommation est supérieur quand le milieu est sursaturé en oxygène. Brafeld & Chapman (1965 et 1967) observent une corrélation positive entre concentration et consommation en oxygène pour trois espèces d'octocoralliaires, tandis qu'aucune corrélation n'est observée pour une quatrième espèce (Chapman, 1972). Dans notre étude, la linéarité de la perte en oxygène, tout au long de l'incubation, pour les trois espèces, montre qu'il n'y a pas de régulation du taux de consommation en fonction de la concentration.

Certains échinodermes sont capables de s'adapter à de fortes variations de température en régulant leur respiration après une période d'adaptation (Farmanfarmaian & Giese, 1963). Ce type d'adaptation n'a pas été abordé dans le cadre de ce suivi car le milieu est très stable à petite échelle de temps. Les variations observées en fonction de la température témoignent ici de variations saisonnières qui intègrent différents facteurs.

Le calcul de la régression liant la consommation d'oxygène et la température montre que les variations de température n'expliquent que 35 % des variations de

consommation d'oxygène chez *A. digitatum*, et 68 % chez *O. fragilis*. D'autres facteurs à variation saisonnière doivent donc être envisagés pour expliquer la nette tendance saisonnière du taux respiratoire chez ces deux espèces. La disponibilité de nourriture joue certainement un rôle important dans la régulation de l'activité respiratoire. La diminution de la consommation en oxygène avec le jeûne, ou les fortes consommations après les nutriments en laboratoire, observées pour les trois espèces, tendent à confirmer cette hypothèse. Les variations saisonnières observées dans les mesures de respiration chez *O. fragilis* et *A. digitatum* et l'absence de tendance saisonnière observée chez *U. felina* pourraient alors s'expliquer par les différents modes de nutrition qui caractérisent les trois espèces. *O. fragilis* et *A. digitatum* sont microphages suspensivores et subissent les variations saisonnières de disponibilité en nourriture (matière organique particulaire, phytoplancton et zooplancton). *U. felina* est macrophage et se nourrit de façon sporadique ; la disponibilité en nourriture pour cette espèce n'est pas dépendante de la saison. Le mode de nutrition d'*U. felina* peut par ailleurs expliquer l'hétérogénéité des résultats obtenus pour cette espèce, puisqu'il implique une variabilité inter-individuelle de l'état nutritionnel des spécimens récoltés. Le contrôle de la respiration par la nutrition a été montré chez les échinides, il y a une augmentation du taux respiratoire associée à l'action de digestion, en cas de jeûne le taux diminue jusqu'à un seuil minimal nécessaire à la maintenance de l'individu (Lawrence & Lane, 1982). Les variations saisonnières liées au cycle de reproduction peuvent aussi intervenir, les besoins énergétiques pouvant être accrus par la gamétogénèse. L'évolution saisonnière de l'indice de maturité mesuré sur la population d'*O. fragilis* du Détroit du Pas de Calais (Davoult *et al.*, 1990b) montre une phase de "repos" quand les températures sont basses et la disponibilité de nourriture faible et une reprise d'activité quand la température et l'apport en nourriture augmentent. Les variations saisonnières de respiration observées chez *O. fragilis* pourraient résulter de l'interaction de ces paramètres (température, disponibilité en nourriture, gamétogénèse). Par contre, la gamétogénèse d'*A. digitatum* ne semble pas impliquer de besoins énergétiques supérieurs, entraînant une augmentation du taux de respiration, puisque, selon Hartnoll (1975), l'indice de maturité des gamètes chez *A. digitatum* est maximal entre octobre et décembre, période où nos mesures montrent au contraire une diminution du taux de respiration.

IV.1.5. Conclusion : estimation de la production annuelle de carbone due à la respiration des trois populations dominantes du peuplement

Un bilan de production de dioxyde de carbone par les trois populations dominantes du peuplement est proposé à l'échelle spatiale d'un mètre carré et à l'échelle temporelle d'une année. Ce bilan prend en compte à la fois les variations saisonnières du

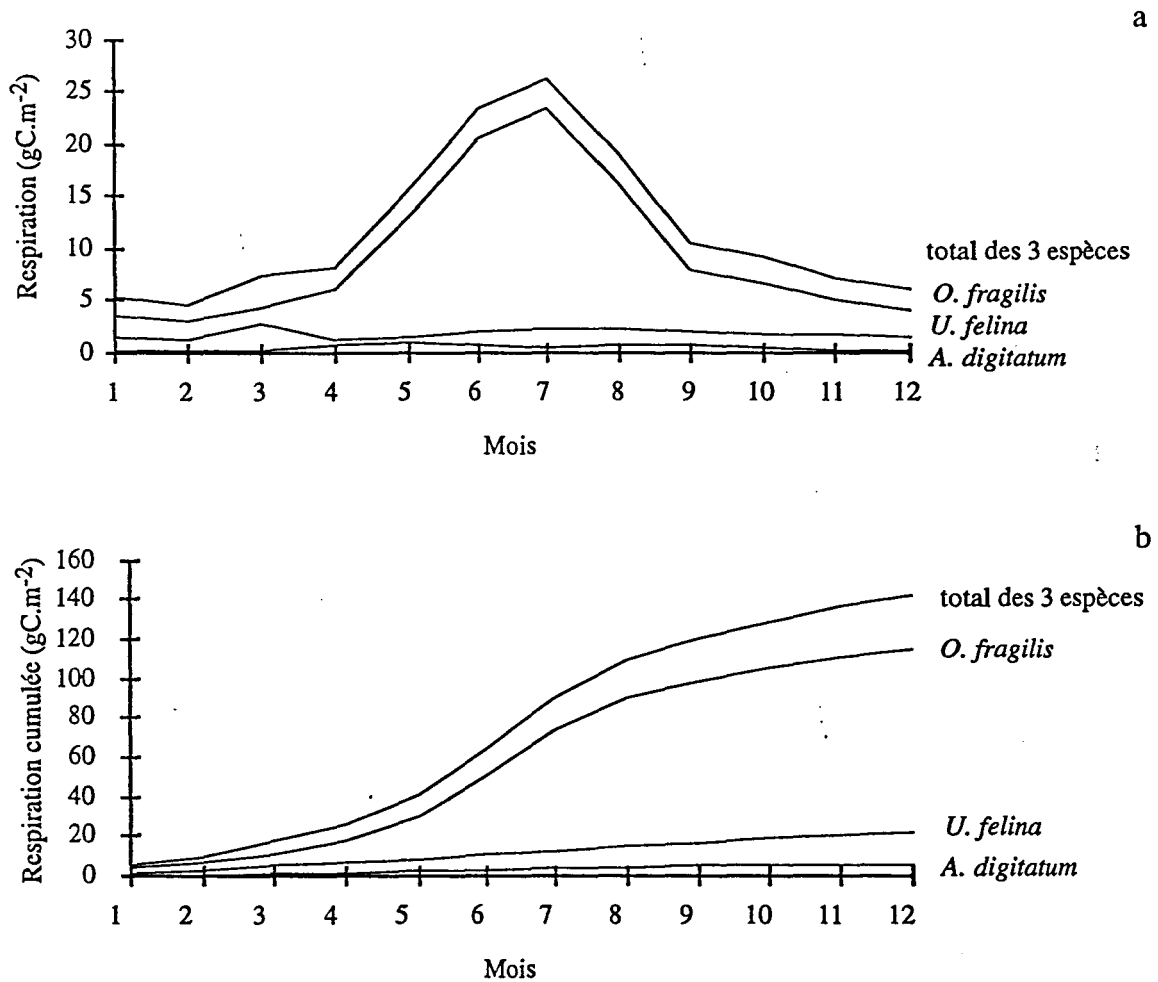


Figure 46 : Estimation de la production de carbone due à la respiration des trois espèces dominantes du peuplement (g.m⁻²) : estimations mensuelles (a) cumulées sur une année (b).

taux de respiration et les variations saisonnières de la biomasse. Les variations saisonnières du taux de consommation d'oxygène chez *Ophiothrix fragilis* et *Alcyonium digitatum* sont représentées par des fonctions sinusoïdales (relations 26 et 31). L'intégration de ces relations (méthode d'Eulers) donne une estimation de la consommation totale d'oxygène de chacune des deux espèces, mois par mois. La respiration mensuelle est ensuite exprimée en production de dioxyde de carbone (grâce au RQ moyen calculé pour chaque espèce) et ramenée au mètre carré en fonction de la biomasse mesurée au mois correspondant (ou estimée par interpolation linéaire entre les valeurs mesurées, cf chapitre II). Aucune tendance saisonnière de la respiration n'ayant été observée pour *Urticina felina*, le taux moyen de consommation d'oxygène a été utilisé. Ces estimations mensuelles sont ensuite cumulées de façon à obtenir une estimation annuelle (Figure 46) : les respirations des trois populations principales du peuplement engendreraient ensemble un flux de dioxyde de carbone, du peuplement vers la masse d'eau, de $142 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (dont 114 g dus à *O. fragilis*, 22 g à *U. felina* et 6 g à *A. digitatum*).

La production primaire phytoplanctonique a été estimée dans le détroit du Pas de Calais (par la méthode du ^{14}C) à $336 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Quisthoudt, 1987). La production de carbone par la respiration des trois populations dominantes du peuplement pourrait ainsi couvrir 42 % des besoins du phytoplancton. Plus récemment, la production primaire a été estimée, par modélisation, à $40 \text{ gN.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Hoch, 1995). En considérant un rapport atomique C:N de 6,625 pour le phytoplancton (rapport de Redfield), cette production annuelle peut être estimée à 227 gC.m^{-2} ; la production de carbone due à la respiration des trois populations couvrirait alors 63 % des besoins du phytoplancton.

IV.2. EXCRETION

L'ammoniaque représente le principal produit d'excrétion azotée chez les échinodermes (Jangoux, 1982) et chez les cnidaires (Hyman, 1940). L'étude de l'excrétion ammoniacquée d'*Ophiothrix fragilis* par Davoult *et al.* (1991) a mis en évidence des variations annuelles du taux d'excrétion ainsi que des variations liées à l'état nutritionnel de l'espèce, et a permis d'estimer un flux journalier moyen d'azote de la population d'*O. fragilis* vers la masse d'eau. De façon à compléter cette étude et à estimer un flux d'azote du peuplement vers la masse d'eau, nous avons réalisé le même type de suivi sur les deux autres espèces dominantes du peuplement. Ce suivi a fait l'objet d'une publication actuellement sous presse (Migné & Davoult, 1997b), présentée en annexe 6.

Les mesures d'excrétion ammoniacquée faites à différentes périodes de l'année (entre mars 1993 et mai 1995) prennent en compte les variations saisonnières du milieu et permettent de tester leur influence sur le taux d'excrétion des deux espèces. Ces mesures sont faites à bord du bateau, immédiatement après la récolte réalisée en plongée pendant

l'étalement de courant. Ce suivi saisonnier est complété par des mesures expérimentales réalisées en laboratoire sur des individus ou des colonies dont l'état nutritionnel est contrôlé.

IV.2.1. Variations saisonnières de l'excrétion ammoniacquée d'*Alcyonium digitatum* et *Urticina felina*

Différents paramètres variant avec la saison peuvent influencer l'excrétion. Des mesures réalisées dans les mêmes conditions mais à différentes périodes de l'année permettent de prendre en compte cet aspect saisonnier dans le bilan annuel de la production d'azote.

Entre mars 1993 et mai 1995, nous avons effectué 11 mesures d'excrétion ammoniacquée sur *Alcyonium digitatum* et 10 sur *Urticina felina* ainsi que 5 mesures témoins. Les mesures ont été réalisées à bord du bateau durant 6 heures. Dans le cas des mesures effectuées sur les espèces, la teneur en ammoniacquée dans le milieu expérimental a été mesurée toutes les demi-heures, l'excrétion est ainsi calculée à chaque pas de temps puis cumulée de façon à estimer la production totale d'ammoniacquée en fonction du temps. Cette production d'ammoniacquée apparaît comme un processus linéaire pour les deux espèces à l'échelle des 6 heures d'expérience (Figures 47 et 48) ; tandis que dans les expériences témoins, la teneur en ammoniacquée n'évolue pas (Figure 49). Le taux d'excrétion azotée (en $\mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) est donc estimé par un calcul de régression (forcée à l'origine) de l'excrétion ammoniacquée cumulée, exprimée en $\mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}$ (en fonction de la biomasse en poids sec libre de cendre des individus ou des colonies de l'expérience), sur le temps exprimé en heures (Tableau 13). Le calcul de régression donne un coefficient de détermination (r^2) supérieur à 0,95 quelle que soit l'expérience.

Chez *A. digitatum*, les taux d'excrétion les plus faibles sont observés en période hivernale (1,43 $\mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ en mars et 4,31 en novembre) et les taux les plus forts en période estivale (9,95 en juin et 9,49 en septembre), tandis que chez *U. felina*, les plus faibles ou les plus forts taux sont mesurés aussi bien en hiver (1,41 en mars et 6,26 en novembre) qu'en été (5,43 en juin et 2,68 en septembre).

Comme pour la consommation d'oxygène, nous avons cherché à caractériser la tendance saisonnière observée chez *A. digitatum* par l'ajustement d'une sinusoïde (d'une période de 365 jours) sur les taux d'excrétion en fonction de la période de mesure exprimée en jours juliens (Figure 50) :

$$y = 6,48 - 2,70 \sin [(2\pi/365) x + 1,10] \quad (n = 11 ; r^2 = 0,952) \quad (39)$$

où y est le taux d'excrétion en $\mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ et x la date de la mesure exprimée en jour julien.

Cette sinusoïde présente un maximum fin juillet et un minimum fin janvier. La tendance saisonnière semble suivre les variations de température du milieu. Une corrélation

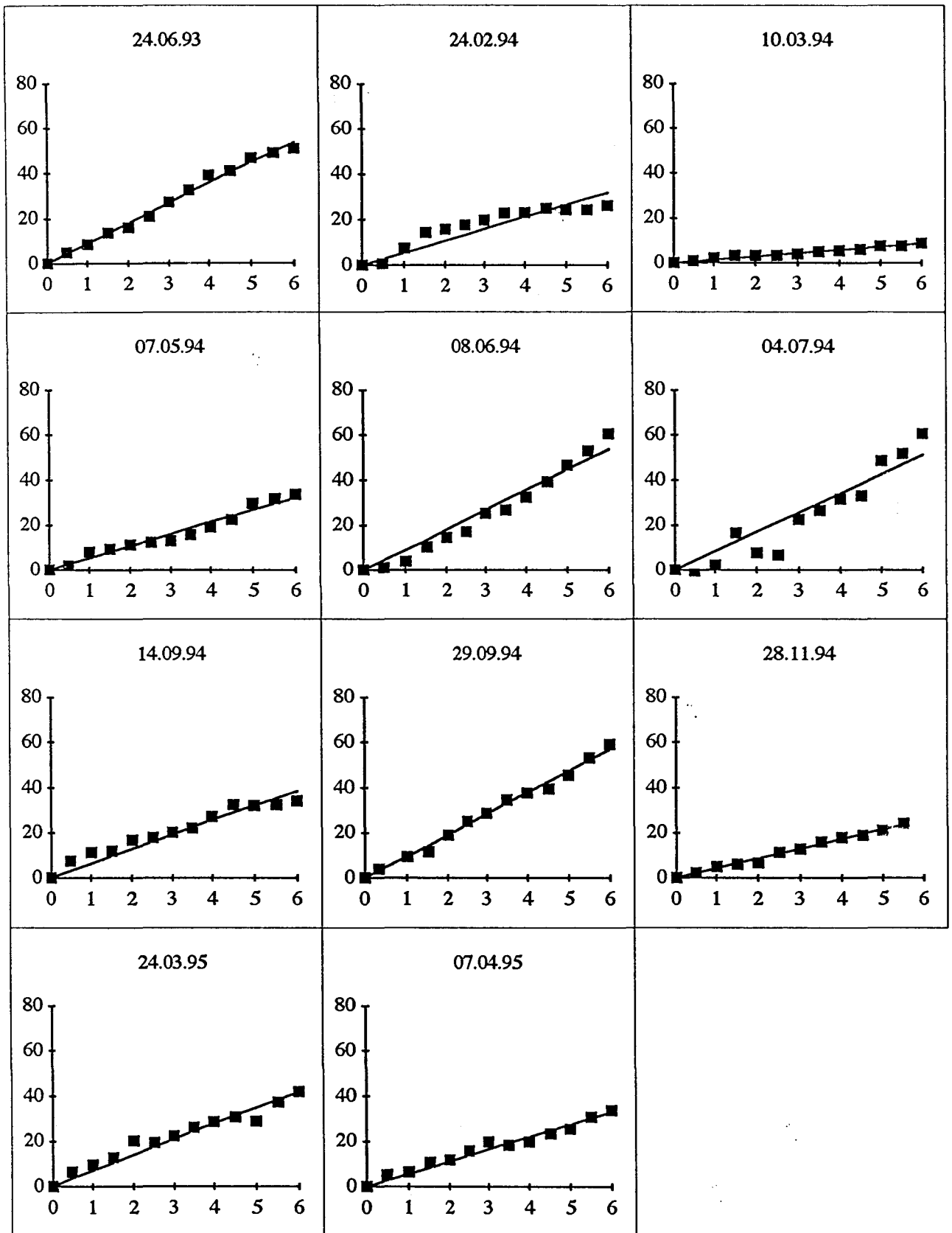


Figure 47 : Mesure de l'excrétion ammoniacuée chez *Alcyonium digitatum* entre juin 1993 et avril 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'ammoniaque produite par unité de biomasse (poids sec libre de cendre) en $\mu\text{gN.g}^{-1}$.

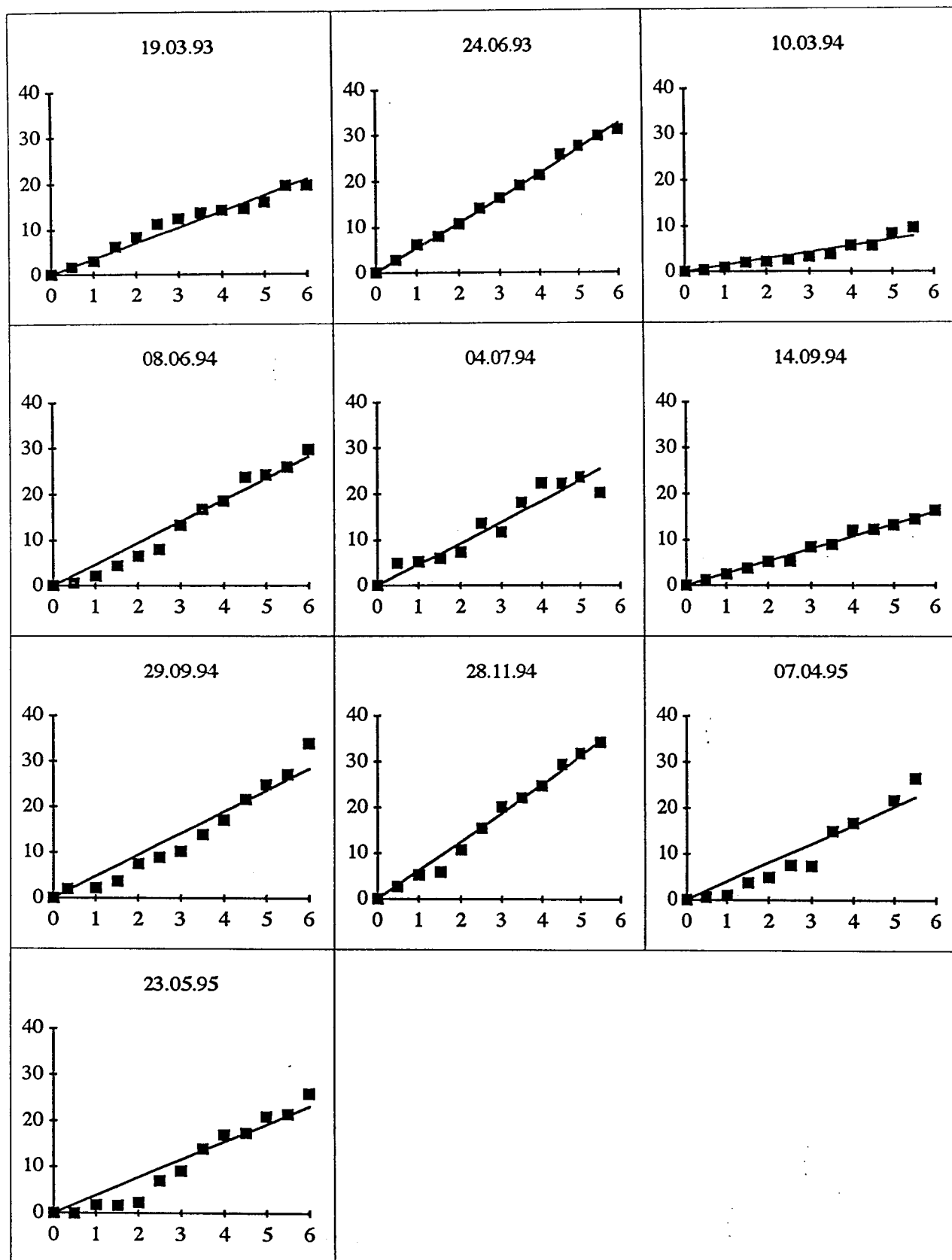


Figure 48 : Mesure de l'excrétion ammoniacuée chez *Urticina felina* entre mars 1993 et mai 1995. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : quantité d'ammoniac produite par unité de biomasse (poids sec libre de cendre) en $\mu\text{gN.g}^{-1}$.

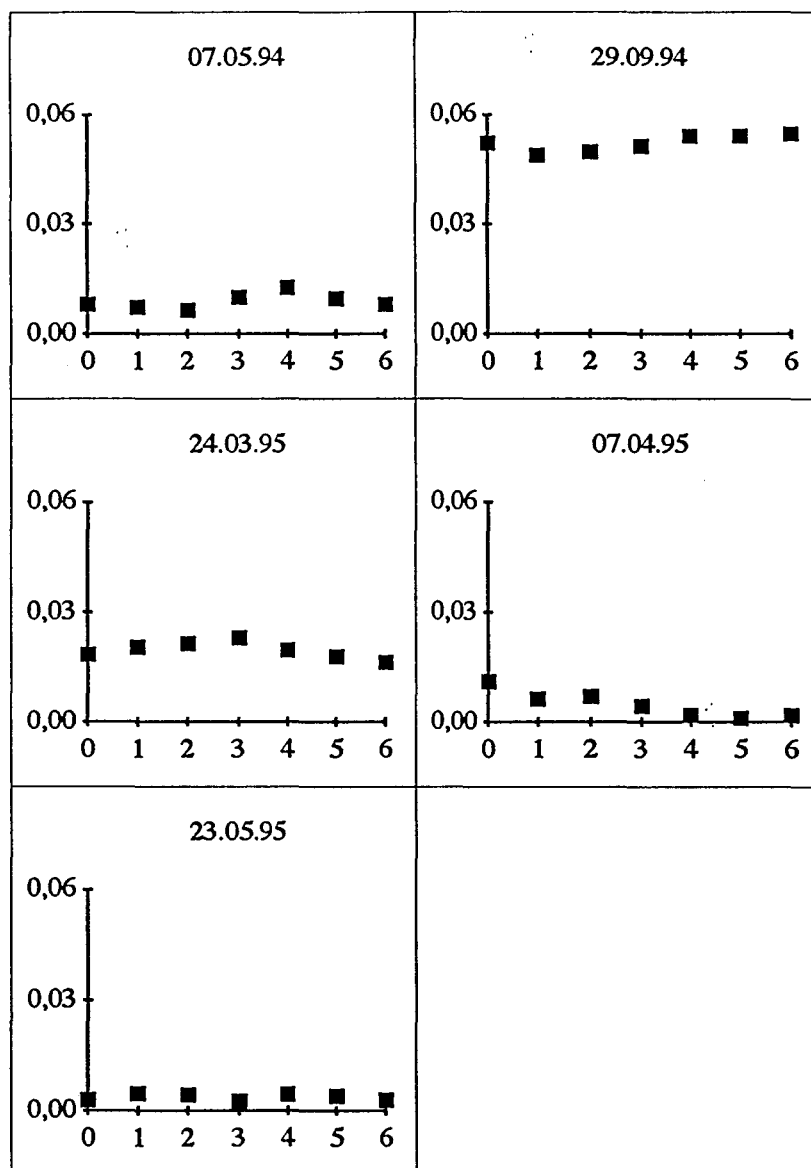


Figure 49 : Evolution de la teneur en ammoniaque dans les expériences témoins réalisées sur le pont du bateau. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : DO (à 630 nm).

Date	T°C	Biomasse (g)	a ($\mu\text{gN/g/h}$)	n	r ²
<i>A. digitatum</i>					
24.06.93	15,1	14,42	8,96	13	0,998
24.02.94	6,9	13,67	5,31	13	0,961
10.03.94	7,9	11,21	1,43	13	0,992
07.05.94	10,5	15,87	5,38	13	0,989
08.06.94	12,6	11,72	8,95	13	0,985
04.07.94	17,8	8,38	8,52	13	0,952
14.09.94	17,1	8,41	6,43	13	0,984
29.09.94	16,3	10,04	9,49	13	0,998
28.11.94	12,4	9,27	4,31	12	0,997
24.03.95	9,1	6,77	6,99	13	0,987
07.04.95	9,4	12,03	5,49	13	0,992
<i>U. felina</i>					
19.03.93		30,97	3,47	13	0,989
24.06.93	15,1	29,95	5,42	13	0,999
10.03.94	7,9	35,21	1,41	12	0,964
08.06.94	12,6	37,96	4,70	13	0,987
04.07.94	17,8	16,13	4,61	12	0,975
14.09.94	17,1	17,34	2,68	13	0,997
29.09.94	16,3	11,44	4,72	13	0,975
28.11.94	12,4	15,15	6,26	12	0,996
07.04.95	9,4	26,94	4,06	11	0,958
23.05.95	11,8	22,64	3,85	13	0,967

Tableau 13 : Suivi saisonnier de l'excrétion ammoniacquée d'*Alcyonium digitatum* et *Urticina felina*, conditions expérimentales et paramètres de l'équation $Y = a t$ (Y = excrétion cumulée en $\mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}$, t = temps en heure, a = taux d'excrétion en $\mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$).

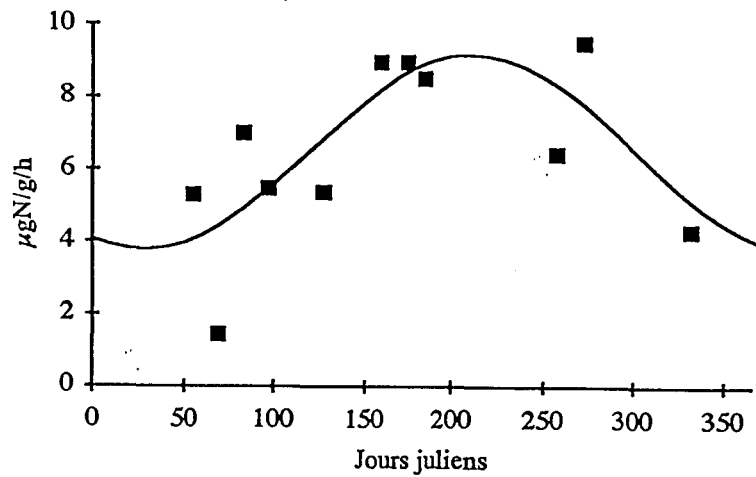


Figure 50 : Taux d'excrétion ammoniacuée ($\mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) par *Alcyonium digitatum* mesurés entre juin 1993 et avril 1995 (dates exprimées en jours juliens) et sinusoïde ajustée.

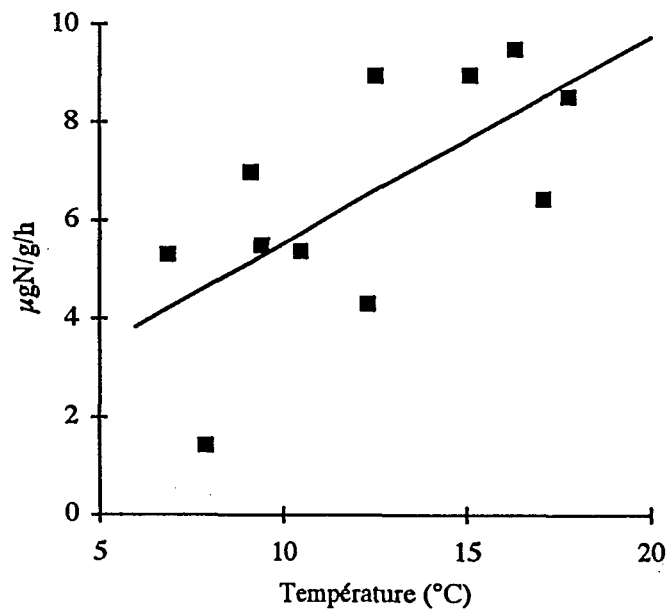


Figure 51 : Régression linéaire entre le taux d'excrétion ammoniacuée ($\mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) mesuré chez *Alcyonium digitatum* et la température du milieu ($^{\circ}\text{C}$).

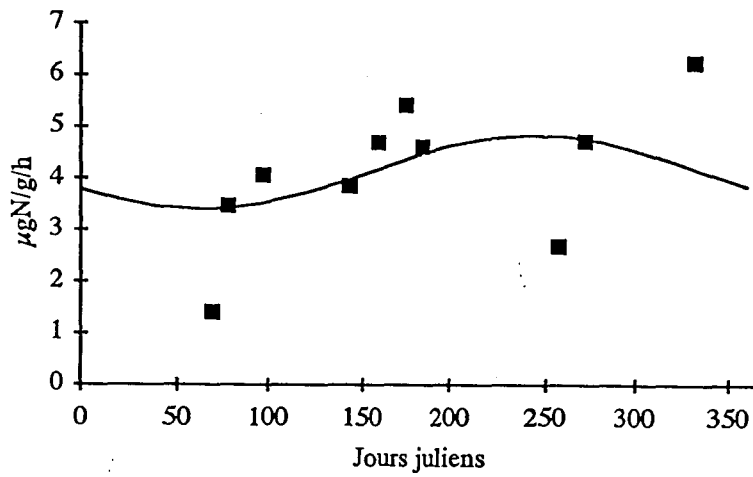


Figure 52 : Taux d'excrétion ammoniacquée ($\mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) par *Urticina felina* mesurés entre mars 1993 et mai 1995 (dates exprimées en jours juliens) et sinusoïde ajustée.

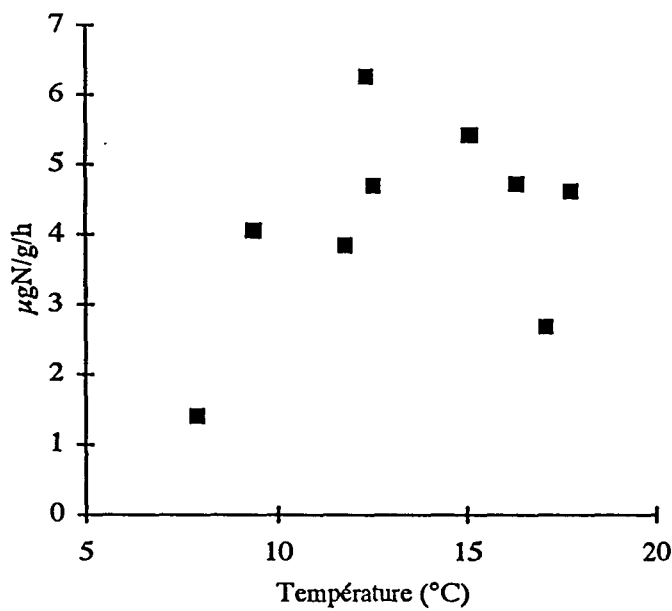


Figure 53 : Taux d'excrétion ammoniacquée ($\mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) par *Urticina felina* en fonction de la température du milieu ($^{\circ}\text{C}$).

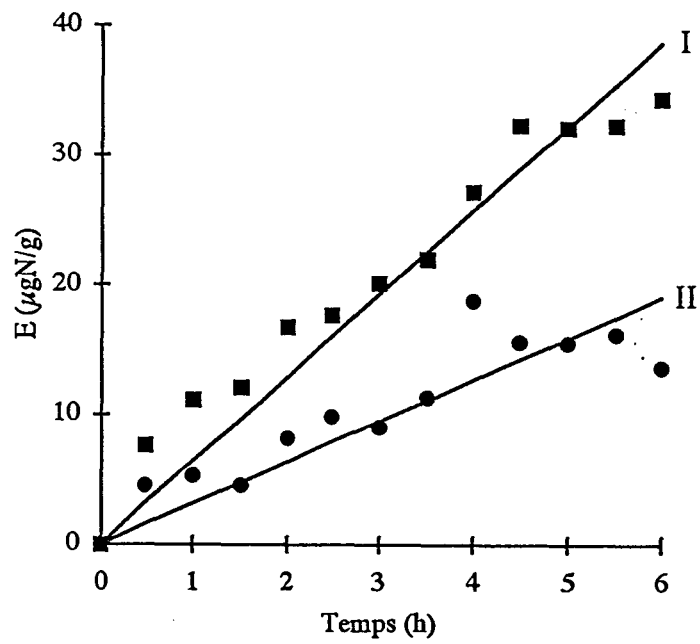


Figure 54 : Comparaison du taux d'excrétion ammoniaquée mesuré sur *Alcyonium digitatum* immédiatement après le prélèvement (I) et après 7 jours de jeûne (II).

positive significative est établie entre le taux d'excrétion et la température (T en °C) mesurée au moment de l'expérience (Figure 51) :

$$y = 0,42 T + 1,30 \quad (n = 11 ; r^2 = 0,441 ; p = 0,026) \quad (40)$$

Bien que la représentation des taux d'excrétion obtenus pour *U. felina* en fonction de la période de mesure ne montre aucune tendance saisonnière, une sinusoïde (de faible amplitude) peut être ajustée (Figure 52) :

$$y = 4,12 - 0,72 \sin [(2\pi/365) x + 0,48] \quad (n = 10 ; r^2 = 0,922) \quad (41)$$

Par contre, il n'existe pas de relation linéaire significative entre le taux d'excrétion et la température pour cette espèce ($n = 9 ; r^2 = 0,120 ; p = 0,361 ;$ figure 53).

IV.2.2. Influence de l'état nutritionnel sur l'excrétion ammoniacquée d'*Alcyonium digitatum* et *Urticina felina*

L'excrétion azotée est directement liée à la nutrition de l'organisme. Afin d'estimer l'influence de l'état nutritionnel sur la quantité d'azote excrétée, des séries de mesures ont été effectuées, soit après une période de jeûne, soit après une nutrition en laboratoire.

Alcyonium digitatum :

Les quatre colonies ayant servi à la mesure réalisée sur le bateau le 14 septembre 1994 (taux d'excrétion de $6,43 \mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) ont été maintenues en aquarium pendant 7 jours sans apport de nourriture. Le taux d'excrétion mesuré le 21 septembre 1994, après ces 7 jours de jeûne, était de $3,17 \mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ ($y = 3,17 x ; n = 13 ; r^2 = 0,948$), soit inférieur de 50,7 % à celui mesuré à bord du bateau (Figure 54). L'expérience témoin, réalisée en laboratoire parallèlement à la mesure effectuée sur les colonies d'*Alcyonium digitatum* en état de jeûne, ne montre pas d'évolution de la teneur en ammoniac au cours du temps (Figure 55a).

Une nouvelle série de mesures réalisée en laboratoire, sur trois colonies récoltées en mars 1995, confirme l'influence de l'état nutritionnel d'*A. digitatum* sur son excrétion ammoniacquée (Tableau 14). Entre les différentes mesures, les colonies étaient maintenues dans le bac expérimental, alimenté par un courant continu d'eau de mer, sans apport de nourriture. Avant chaque expérience, l'arrivée d'eau de mer était interrompue et le volume dans le bac réglé à 8 litres, le circuit était rétabli immédiatement après le dernier prélèvement. La première mesure (expérience 1) a été réalisée 4 jours après la récolte. La seconde mesure (expérience 2), réalisée 3 jours après la première, faisait suite à une période de 4 heures de nutrition par des nauplii d'*Artemia sp.* Les nauplii ont été placés dans le bac expérimental à une concentration initiale de $500 \text{ nauplii.l}^{-1}$, un comptage régulier a permis de vérifier la disparition des nauplii du milieu pendant les 4 h, la concentration finale était de $240 \text{ nauplii.l}^{-1}$. L'eau du bac a été changée avant que la mesure d'excrétion ne soit commencée. La troisième mesure (expérience 3) a été faite le

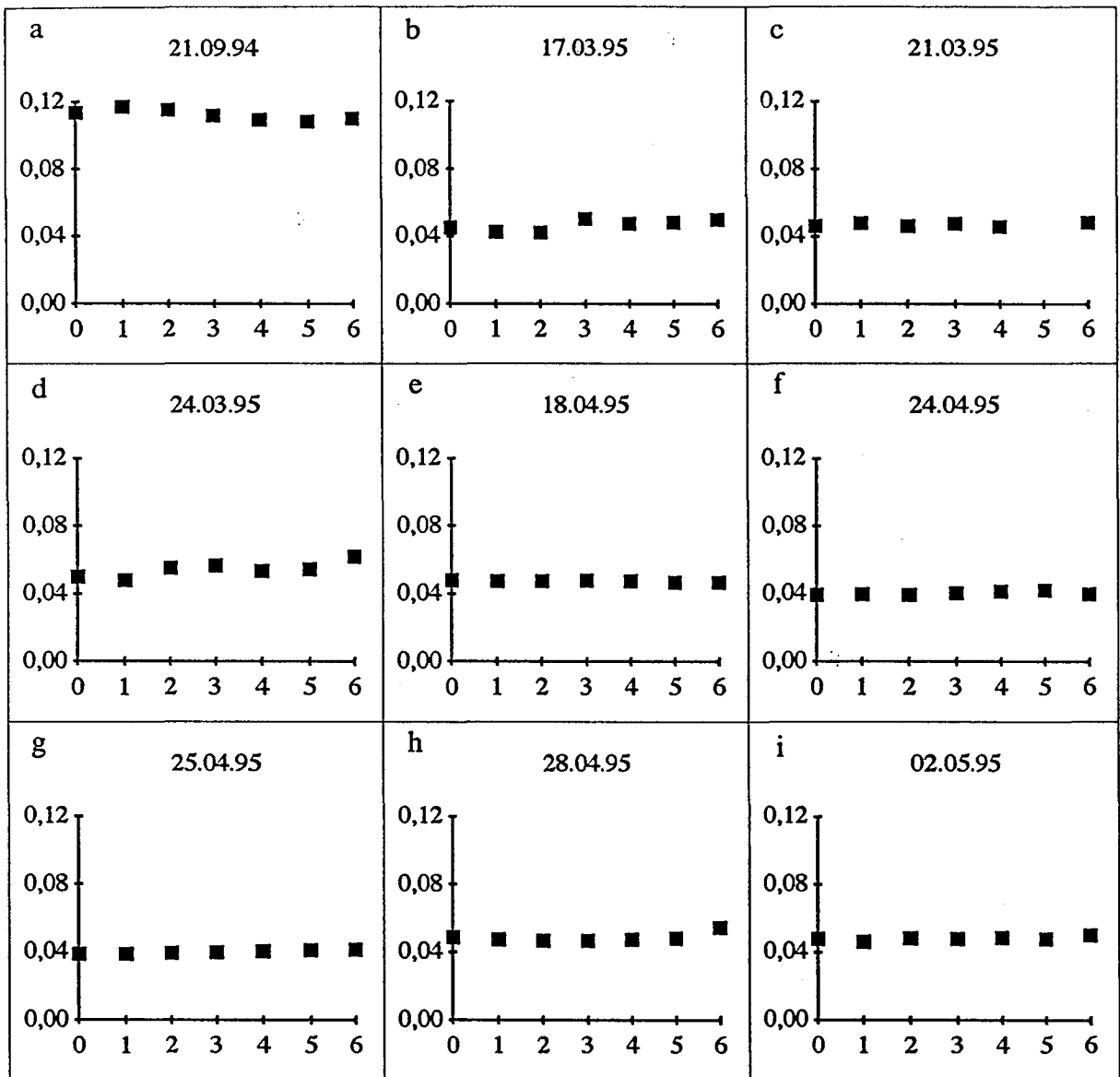


Figure 55 : Evolution de la teneur en ammoniaque dans les témoins réalisés en laboratoire parallèlement aux expériences faisant intervenir l'état nutritionnel. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : DO (à 630 nm).

Conditions expérimentales	Paramètres de la régression	Taux d'excrétion ($\mu\text{gN/g/h}$)
<i>Alcyonium digitatum</i>		
<u>Mesures en laboratoire</u>		
(PSLC = 6,0 g ; $T^\circ = 9,0 \pm 0,1^\circ\text{C}$)		
1 : 4 jours après prélèvement et 3 jours avant nutrition	$n = 13 ; r^2 = 0,980$	5,82
2 : jour de nutrition (<i>Artemia sp.</i>)	$n = 13 ; r^2 = 0,909$	11,76
3 : 1 jour après nutrition	$n = 13 ; r^2 = 0,932$	3,72
4 : 4 jours après nutrition	$n = 13 ; r^2 = 0,954$	3,63
<u>Mesure sur le bateau</u>		
(PSLC = 6,8 g ; $T^\circ = 9,1^\circ\text{C}$)		
	$n = 13 ; r^2 = 0,987$	6,99
<i>Urticina felina</i>		
<u>Mesures en laboratoire</u>		
(PSLC = 25 g ; $T^\circ = 10,3 \pm 0,3^\circ\text{C}$)		
1 : 14 jours après prélèvement et 3 jours avant nutrition	$n = 13 ; r^2 = 0,937$	1,54
2 : jour de nutrition (Moule)	$n = 9 ; r^2 = 0,915$	1,50
3 : 1 jour après nutrition	$n = 9 ; r^2 = 0,989$	3,39
4 : 4 jours après nutrition	$n = 11 ; r^2 = 0,973$	2,35
5 : 8 jours après nutrition	$n = 11 ; r^2 = 0,951$	1,90
<u>Mesure sur le bateau</u>		
$(T^\circ = 9,4^\circ\text{C})$		
	$n = 11 ; r^2 = 0,958$	4,06

Tableau 14 : Influence de l'état nutritionnel sur l'excrétion ammoniacquée d'*Alcyonium digitatum* et *Urticina felina* (expériences de mars et avril 1995).

lendemain de la nutrition et la quatrième (expérience 4) 3 jours plus tard. Le taux mesuré, à la même période de l'année (sur d'autres colonies) immédiatement après le prélèvement est indiqué à titre de référence. Les mesures témoins réalisées parallèlement aux expériences 1, 3 et 4 ne montrent pas d'évolution de la teneur en ammoniacque au cours du temps (Figures 55b, 55c et 55d).

Urticina felina :

Le même type d'expérience montre l'influence de l'état nutritionnel de l'espèce sur son excrétion ammoniacquée (Tableau 14). Trois anémones récoltées en avril 1995 ont été maintenues en aquarium, sans apport de nourriture, pendant 14 jours. Une première mesure d'excrétion (expérience 1) a été réalisée après ces 14 jours de jeûne, le taux est alors beaucoup plus faible que celui mesuré sur le bateau immédiatement après le prélèvement (diminution de 62 %). Les anémones ont ensuite été nourries par des moules fraîches (la couronne de tentacules se referme autour de la "proie") la mesure suivant la nutrition (expérience 2) a été commencée immédiatement après que les tentacules des trois anémones soient à nouveau épanouies. Le taux d'excrétion est ensuite mesuré le lendemain (expérience 3), 4 jours après la nutrition (expérience 4) puis 8 jours après la nutrition (expérience 5). Les expériences faites après la nutrition étaient plus courtes (4 heures pour les expériences 2 et 3, 5 heures pour les expériences 4 et 5) afin d'éviter une trop forte concentration en ammonium dans le milieu expérimental. Les mesures témoins réalisées parallèlement ne montrent pas d'évolution de la teneur en ammoniacque au cours du temps (Figures 55e, 55f, 55g, 55h et 55i).

IV.2.3. Discussion

Les taux moyens d'excrétion ammoniacquée mesurés au cours de cette étude sont de $6,5 \mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour *Alcyonium digitatum* et de $4,1 \mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour *Urticina felina*. Malheureusement, nous ne disposons d'aucune donnée de comparaison dans la littérature, ni pour ces espèces ni pour les cnidaires en général.

Les mesures faites sur *A. digitatum* à différentes périodes de l'année mettent en évidence une nette tendance saisonnière. Si cette saisonnalité peut être reliée à la température du milieu (équation 40), celle-ci n'est pas le seul facteur contrôlant. Le coefficient de détermination de la régression des taux d'excrétion sur les températures (équation 40 : $r^2 = 0,441$) montre que la température n'explique que 44 % de la variance mesurée dans les taux d'excrétion. La tendance saisonnière observée dans l'excrétion d'*Ophiothrix fragilis* (Davoult *et al.*, 1991) est reliée aux variations de la disponibilité de nourriture dans le milieu. L'espèce se nourrit essentiellement de phytoplancton et de matière organique particulaire et le taux d'excrétion maximum est mesuré au printemps, quand les teneurs en phytoplancton et en carbone organique particulaire sont maximales

dans la zone d'étude. De plus, les taux d'excrétion mesurés en laboratoire après une période de nutrition sont proches des taux mesurés sur le bateau, au printemps. De même, les variations saisonnières observées dans l'excrétion d'*A. digitatum*, espèce se nourrissant essentiellement d'organismes zooplanctoniques, peuvent être reliées à la disponibilité du zooplancton dans le milieu, les mesures effectuées en laboratoire confirmant l'influence de l'état nutritionnel sur le taux d'excrétion. Selon l'équation 39, le taux d'excrétion d'*A. digitatum* est maximum en été (fin juillet), période de forte concentration en zooplancton faisant suite à la période de forte concentration en phytoplancton (Le Fèvre-Lehoërff *et al.*, 1983). La forte valeur obtenue en laboratoire après nutrition par des nauplii d'*Artemia sp.*, plus forte que les valeurs maximales obtenues sur le bateau, est probablement due à la forte concentration en nauplii dans le bac expérimental (concentration initiale de 500 nauplii.l⁻¹) et à la forte consommation des nauplii par les colonies d'*A. digitatum*.

La tendance saisonnière révélée par les mesures effectuées sur *Urticina felina* est beaucoup moins importante, même si les expériences réalisées en laboratoire sur des spécimens ayant subi une période de jeûne ou sur des spécimens ayant été nourris confirment l'influence de l'état nutritionnel sur l'excrétion ammoniacquée de l'espèce. Le mode de nutrition d'*U. felina* diffère de celui d'*O. fragilis* et *A. digitatum*. Ces deux espèces sont microphages suspensivores. Leur nutrition est donc directement liée aux apports de la masse d'eau et subit les variations saisonnières des teneurs en organismes planctoniques ou en matière organique, ainsi que les variations dynamiques de la masse d'eau liées aux cycles de marée. L'excrétion ammoniacquée étant dépendante de l'état de nutrition, les variations du taux d'excrétion de ces deux espèces reflètent ces variations saisonnières ou cycliques de la masse d'eau. La nutrition d'*U. felina* est également liée à la dynamique de la masse d'eau (advection), mais ne subit pas aussi directement les variations saisonnières de la masse d'eau qu'*O. fragilis* et *A. digitatum*. D'autre part, sa nutrition sporadique entraîne des variations inter-individuelles de l'état nutritionnel des spécimens récoltés, certainement responsables de l'hétérogénéité des résultats obtenus pour cette espèce, comme nous l'avions déjà noté pour les mesures de respiration.

Chaque mesure du suivi saisonnier a été réalisée sur des organismes prélevés pendant l'étale de courant. Ainsi, le cycle de marée, susceptible d'influencer l'excrétion d'*A. digitatum*, n'a pas été pris en compte. Dans leur étude de l'excrétion ammoniacquée d'*O. fragilis*, Davoult *et al.* (1991) mesurent un taux d'excrétion plus important pour des spécimens prélevés 1h30 après l'étale de courant que pour des spécimens prélevés 1h30 avant l'étale de courant et montrent ainsi que l'excrétion est directement liée (par le biais de la nutrition) aux conditions hydrodynamiques. Cependant ces différences restent faibles et ne sont significatives que pour les mesures réalisées en septembre et en mars. D'autre part, Dame *et al.* (1985) mesurent les flux d'azote au niveau d'un banc d'huîtres parallèlement aux variations de la vitesse de courant sur un cycle de marée. Ces mesures,

répétées sur plusieurs cycles de marée, ne montrent pas de corrélation entre la production d'ammoniaque par le banc d'huitres et la vitesse du courant.

IV.2.4. Recherche d'un autre produit d'excrétion azotée : l'urée

Les échinodermes sont généralement considérés comme ammonotéliques, mais ils produisent également de l'urée en faible quantité (Jangoux, 1982). Nous avons donc tenté de mesurer la production d'urée chez *Ophiothrix fragilis*, de manière à vérifier que la part qu'elle représente est négligeable par rapport à l'ammoniaque. Nous avons également effectué des dosages d'urée parallèlement à des dosages d'excrétion ammoniacuée sur l'un des deux cnidaires (*Alcyonium digitatum*).

Deux expériences d'excrétion d'*O. fragilis* ont été réalisées en laboratoire. Les concentrations en ammoniaque et en urée sont mesurées parallèlement, à intervalles réguliers pendant 6 heures. Dans les deux expériences, la teneur en ammoniaque augmente linéairement au cours du temps tandis que la teneur en urée reste faible (Figure 56a et 56b). Dans l'expérience témoin réalisée en même temps que la deuxième expérience, les deux paramètres mesurés ne montrent pas de variations, ils restent à une concentration faible (Figure 56c). Le même résultat est obtenu sur le pont du bateau pour cette espèce (Figure 56d).

Une expérience réalisée sur le pont du bateau sur *A. digitatum* montre la même tendance (Figure 56e). La teneur en urée n'évolue pas au cours du temps, mais est relativement importante, suggérant une contamination du milieu.

Aucune de ces expériences ne permet de conclure en une production significative d'urée pour *O. fragilis* et *A. digitatum*.

IV.2.5. Conclusion : estimation de la production annuelle d'azote due à l'excrétion ammoniacuée des trois populations dominantes du peuplement

Différents auteurs ont montré que, par son activité, la macrofaune benthique pouvait contribuer de façon notable à l'apport de substances nutritives dans la masse d'eau (Boucher & Boucher-Rodoni, 1988 ; Boucher-Rodoni & Boucher, 1989 ; Dame *et al.*, 1992). Davoult *et al.* (1991) évaluent à 15 g.m^{-2} la production annuelle d'azote due à l'excrétion ammoniacuée d'*Ophiothrix fragilis*. Ainsi, la population dense d'*O. fragilis* semble constituer la principale source d'ammoniaque de la zone à l'interface eau-sédiment. Cette production annuelle est estimée à partir du taux moyen d'excrétion observé sur les 6 mesures réalisées à différentes périodes de l'année ($27,36 \mu\text{gN.ind}^{-1}.\text{j}^{-1}$) et selon une densité moyenne de 1500 ind.m^{-2} . Nous avons revu cette estimation en tenant compte à la fois des variations saisonnières de l'excrétion et des variations

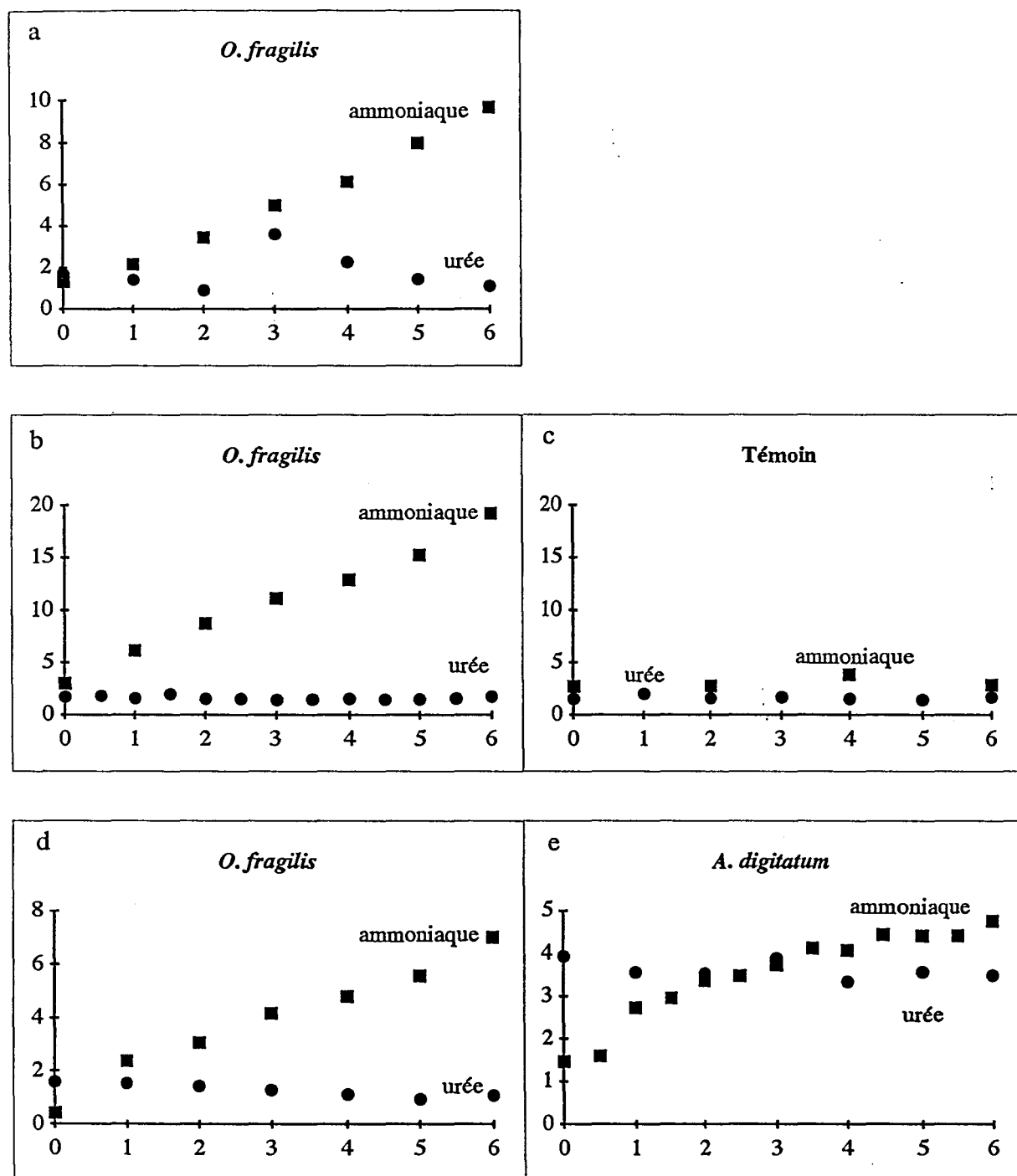


Figure 56 : Mesures de l'excrétion ammoniacuée et de l'excrétion d'urée réalisées en laboratoire (a et b) et témoin (c), et mesures réalisées sur le pont du bateau (d et e). Abscisse : temps en heures. Ordonnée : concentration en ammoniacque et en urée en $\mu\text{mole.l}^{-1}$.

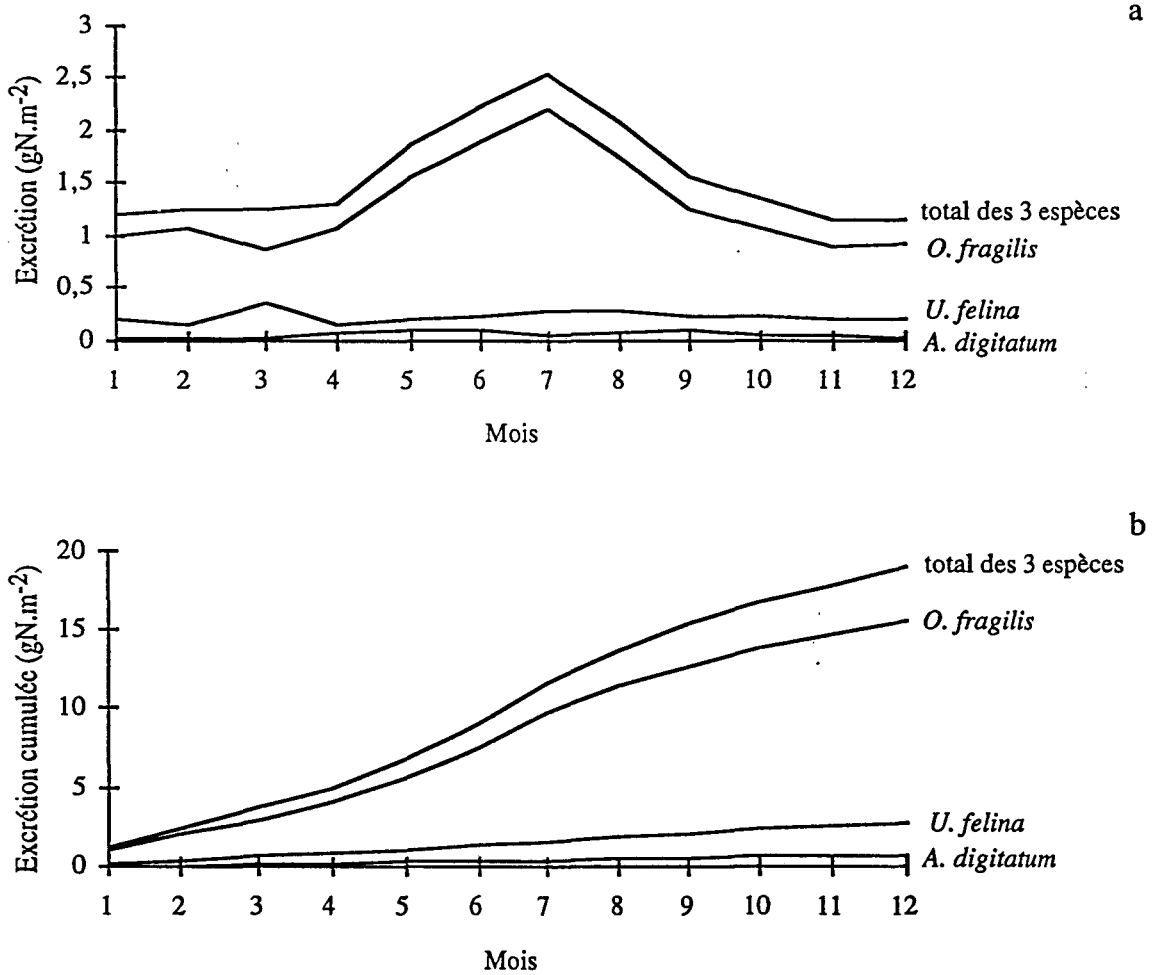


Figure 57 : Estimation de la production d'azote due à l'excrétion ammoniacuée des trois espèces dominantes du peuplement (g.m^{-2}) : estimations mensuelles (a) cumulées sur une année (b).

saisonniers de la densité d'*O. fragilis*. Les variations saisonnières d'excrétion ont été représentées en ajustant une sinusoïde sur les 6 mesures réalisées par Davoult *et al.* (1991) :

$$y = 1,410 + 0,466 \sin [(2\pi/365) x - 1,088] \quad (n = 6 ; r^2 = 0,983) \quad (42)$$

où y est le taux d'excrétion ammoniacquée en $\mu\text{gN}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ et x la date de mesure en jour julien. L'intégration de cette sinusoïde (méthode d'Eulers), mois par mois, permet une estimation de la production d'azote mensuelle individuelle ensuite ramenée au mètre carré en fonction de la densité mesurée (ou estimée par interpolation linéaire) chaque mois. Ces productions mensuelles cumulées permettent d'estimer une production annuelle, très proche de la production estimée par Davoult *et al.* (1991), de $15,5 \text{ gN}\cdot\text{m}^{-2}$.

La forte part prise par *Urticina felina* et *Alcyonium digitatum* dans la biomasse globale du peuplement permet de penser que la contribution de leur activité dans le flux d'azote n'est pas négligeable. Les cnidaires étant considérés comme essentiellement ammonotéliques (Hyman, 1940), la mesure de l'excrétion ammoniacquée chez ces deux espèces doit permettre une évaluation réaliste de leur production d'azote. La production annuelle d'ammoniacquée par *A. digitatum*, estimée de la même façon que celle d'*O. fragilis* (en fonction de la relation sinusoïdale (39) et en tenant compte des variations saisonnières de la biomasse de la population dans le peuplement, cf chapitre II), est de $0,7 \text{ gN}\cdot\text{m}^{-2}$. Aucune tendance saisonnière n'ayant été observée dans l'excrétion ammoniacquée d'*U. felina*, sa production annuelle d'azote a été estimée à partir du taux moyen d'excrétion et en tenant compte des variations de biomasse de la population au cours d'une année. Cette estimation est de $2,7 \text{ gN}\cdot\text{m}^{-2}$. L'excrétion ammoniacquée de l'ensemble des trois populations principales du peuplement créerait donc un flux d'azote de $19 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ (Figure 57). Cette estimation est du même ordre de grandeur que celle concernant la part de l'excrétion ammoniacquée d'une dense population d'huitres dans le flux d'azote du sédiment vers la masse d'eau dans un estuaire de Caroline du Sud ($17,8 \text{ gN}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ pour une biomasse de $196 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ en poids sec ; Dame *et al.*, 1992).

Davoult et Gounin (1995a) ont montré que l'excrétion ammoniacquée d'*O. fragilis* représentait une faible part d'azote par rapport à l'égestion sous forme de fèces : la première varie de $26,3 \text{ mgN}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ en hiver à $72,4 \text{ mgN}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ au printemps et la seconde de $19,1 \text{ mgN}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ en hiver à $1161 \text{ mgN}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ au printemps. Cependant l'excrétion ammoniacquée est importante qualitativement, car elle représente une forme d'azote directement assimilable par le phytoplancton (Gentilhomme, 1992 ; Matsakis, 1992 ; L'Helguen *et al.*, 1993).

La production primaire phytoplanctonique a été estimée dans le détroit du Pas de Calais à $336 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ (Quisthoudt, 1987) : en considérant un rapport atomique C:N de 6,625 pour le phytoplancton (rapport de Redfield), cette production annuelle peut être estimée à $59 \text{ gN}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$. La production d'azote par l'excrétion ammoniacquée des trois populations dominantes du peuplement pourrait ainsi couvrir 32 % des besoins du

phytoplancton. Plus récemment, la production primaire a été estimée à $40 \text{ gN.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Hoch, 1995), l'excrétion ammoniacquée des trois populations étudiées couvrirait alors 47 % des besoins du phytoplancton.

IV.3. RAPPORTS METABOLIQUES

Les rapports métaboliques (rapports atomiques entre éléments consommés ou excrétés en un temps donné) permettent de déterminer la nature du substrat oxydé. Le rapport le plus communément évoqué est le quotient respiratoire, dont la valeur théorique varie entre 0,7 quand le substrat est constitué d'hydrates de carbone et 1,0 quand il est constitué de lipides (Hochachka & Somero, 1973) ; il est égal à 0,8 quand ce sont des protéines qui sont oxydées (Gnaiger, 1983). Dans cette étude, les quotients respiratoires ont été calculés avant tout pour estimer un facteur de conversion entre consommation d'oxygène et production de dioxyde de carbone pour chacune des trois espèces (cf paragraphe 1.1.2. de ce chapitre). Nous reprenons ici les quelques valeurs obtenues afin de les discuter en relation avec la validité des mesures expérimentales de rapports métaboliques en tant qu'indicateurs du substrat catabolisé.

Les études concernant les invertébrés marins utilisent souvent d'autres rapports (O:N, O:P ou N:P) en raison de la relative difficulté à mesurer le dioxyde de carbone dans l'eau de mer. L'excrétion ammoniacquée, mesurée parallèlement à la consommation d'oxygène, nous a permis de calculer un rapport O:N pour chaque expérience. Théoriquement, ce rapport vaut 6,8 quand les protéines sont oxydées exclusivement, 415 quand ce sont les lipides et il tend vers l'infini quand les hydrates de carbone sont oxydés (Ikeda, 1977). Le rapport doit être égal à 24 quand les protéines et les lipides constituent le substrat métabolique à parts égales (Mayzaud & Conover, 1988).

IV.3.1. Quotient respiratoire

Les mesures simultanées de consommation d'oxygène et de production de dioxyde de carbone permettent de calculer le quotient respiratoire (cf tableaux 7, 8 et 9, paragraphe 1.1.2. de ce chapitre). Les valeurs obtenues dans ces mesures varient de 0,57 à 0,77 (0,69 en moyenne) pour *Ophiothrix fragilis*, de 0,43 à 0,85 (0,67 en moyenne) pour *Alcyonium digitatum* et de 0,56 à 1,18 (0,70 en moyenne) pour *Urticina felina*. Les valeurs moyennes sont très proches de la valeur théorique 0,7 obtenue par oxydation des hydrates de carbone. Chez *O. fragilis*, 2 valeurs sont inférieures à la limite théorique, 3 sont proches de la valeur théorique pour l'oxydation des hydrates de carbone et 4 sont intermédiaires entre les valeurs théoriques pour l'oxydation des hydrates de carbone et pour l'oxydation des protéines. Chez *A. digitatum*, 5 valeurs sont inférieures à la limite théorique, 1 valeur est proche de la valeur théorique pour l'oxydation des hydrates de

carbone, 2 sont proches de la valeur théorique pour l'oxydation des protéines et 2 sont intermédiaires entre ces deux valeurs théoriques. Chez *U. felina*, 6 valeurs sont en dehors des limites théoriques (4 valeurs inférieures et 2 valeurs supérieures), 5 valeurs sont proche de la théorie pour l'oxydation des hydrates de carbone, 1 intermédiaire entre hydrates de carbone et protéines et 2 proches de la valeur théorique pour les lipides.

IV.3.2. Rapport atomique O:N

Les mesures d'excrétion ammoniacquée ayant montré la linéarité du processus sur les 6 heures d'expérience pour les trois espèces (paragraphe 2.1 de ce chapitre), la production d'ammoniacquée pendant les 6 heures d'incubation en respiromètre peut être estimée par différence entre les concentrations finale et initiale.

Pour les trois espèces, les taux d'excrétion estimés au cours des expériences de respiration sont plus élevés que ceux mesurés au cours du suivi saisonnier de l'excrétion ammoniacquée. Davoult *et al.* (1991) ont mesuré un taux moyen d'excrétion ammoniacquée de $9,5 \mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ chez *Ophiothrix fragilis*, dans notre suivi saisonnier de respiration, ce taux est estimé à $16,1 \mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$. Nous avons mesuré un taux moyen de $6,5 \mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ pour *Alcyonium digitatum* et de $4,1 \mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ pour *Urticina felina* ; au cours des expériences de respiration ces taux sont de $12,9 \mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ et $11,3 \mu\text{gN}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$. Une nette différence apparaît également dans la tendance saisonnière de l'excrétion : faible amplitude de la sinusoïde calculée sur les valeurs d'excrétion obtenues pour *O. fragilis* au cours des expériences de respiration (Figure 58a) et mauvais ajustement de la sinusoïde calculée sur les valeurs concernant *A. digitatum* (Figure 58b). Les valeurs obtenues pour *U. felina* ne présentent aucune tendance saisonnière (Figure 58c).

Il nous paraît difficile de conclure soit en une sous-estimation du rejet d'ammoniacquée dans les mesures d'excrétion, soit en une sur-estimation dans les mesures de respiration. L'estimation du taux d'excrétion est moins précise au cours des expériences de respiration (différence entre 2 valeurs) qu'au cours des expériences d'excrétion (calcul de régression sur 13 valeurs) mais cette différence d'estimation ne justifie pas un tel écart de résultat. Les conditions expérimentales et le choix des spécimens utilisés pour les expériences sont à prendre en compte. Dans le suivi d'excrétion, les mesures sont faites sur le pont du bateau, immédiatement après le prélèvement, sur des individus ou des colonies certainement stressés, alors que les mesures de respiration sont faites en laboratoire, dans les jours suivants, après une période d'acclimatation en aquarium. Pendant cette période d'acclimatation, les organismes ne sont pas nourris. Le taux d'excrétion diminuant avec le jeûne, une sous-estimation était attendue dans les mesures en respiromètre. Le stress du prélèvement influence sans doute l'activité au cours des heures suivantes, les colonies d'*A. digitatum* et les spécimens d'*U. felina* restent ainsi contractés pendant la majeure partie de

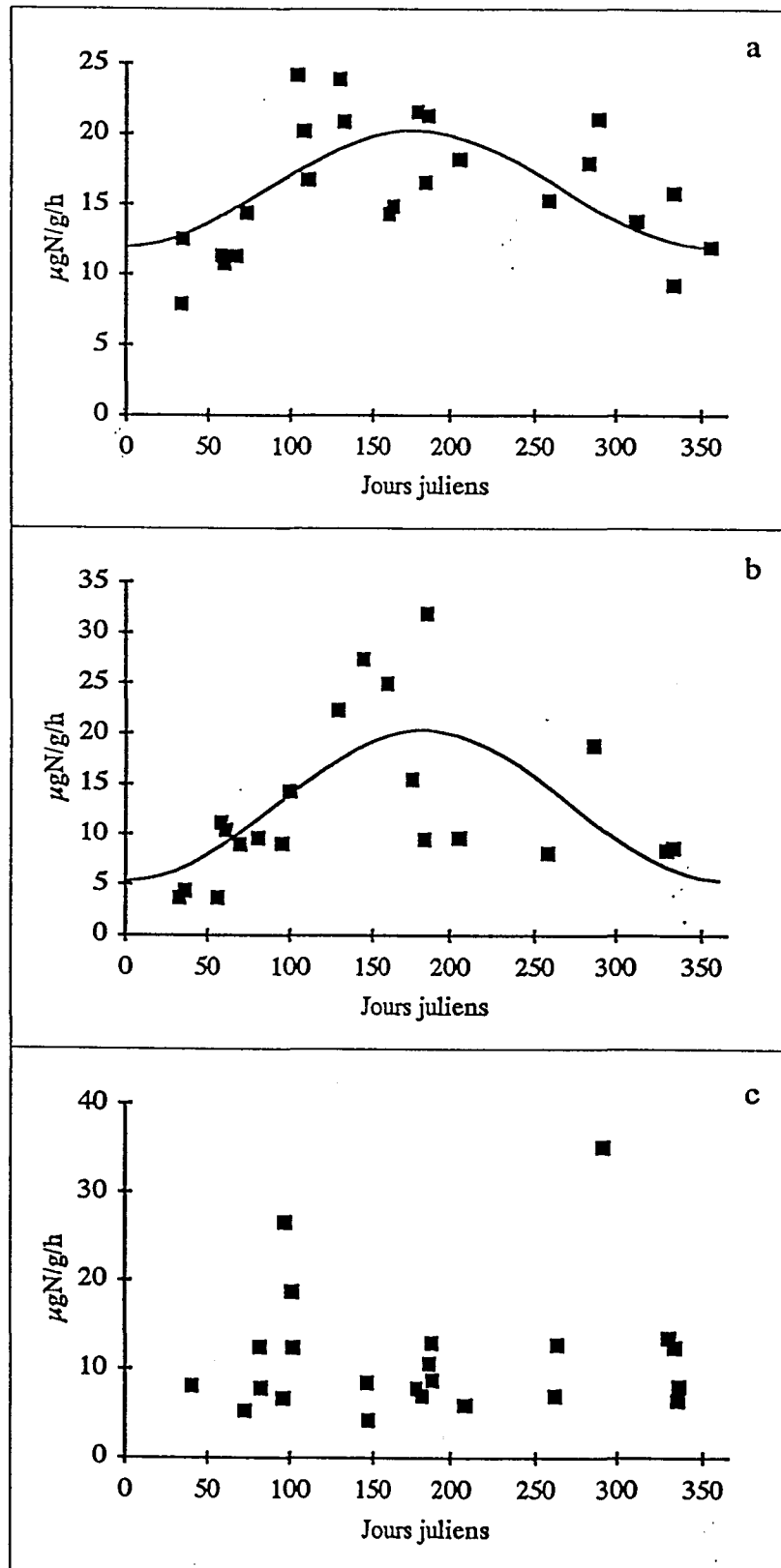


Figure 58 : Taux d'excrétion ammoniacée ($\mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des expériences de respiration (dates exprimées en jours juliens) chez *Ophiothrix fragilis* (a), *Alcyonium digitatum* (b) et *Urticina felina* (c).

l'expérience d'excrétion, parfois pendant toute l'expérience. Cependant, un autre type de stress peut intervenir dans les mesures de respiration réalisées en petit volume, certainement rapidement confiné. Les mesures d'excrétion sur *O. fragilis* (Davoult *et al.*, 1991) utilisent un grand nombre d'individus représentant un large éventail de tailles, tandis que pour les mesures de respiration, 5 ou 10 individus de taille adulte sont sélectionnés. Sur le pont du bateau, les incubations sont faites en eau de mer non filtrée, Ikeda (1977) suggère une sous-estimation de l'excrétion dans les incubations en eau de mer naturelle non filtrée en raison de l'utilisation rapide de l'ammoniaque par le phytoplancton ; mais cette hypothèse ne peut expliquer l'écart observé en hiver, lorsque l'activité du phytoplancton n'intervient pas.

Les rapports atomiques O:N obtenus au cours de ce suivi sont faibles : entre 5,56 et 13,53 (8,68 en moyenne) pour *O. fragilis*, entre 4,26 et 12,35 (6,56 en moyenne) pour *A. digitatum* et entre 2,73 et 8,54 (4,51 en moyenne) pour *U. felina*, suggérant que les protéines constituent le principal substrat métabolique pour les trois espèces. Les moyennes ont été estimées par régression forcée à l'origine après avoir vérifié que l'ordonnée à l'origine de l'axe majeur réduit ne différait pas significativement de 0. Les valeurs inférieures à la limite théorique, particulièrement dans le cas d'*U. felina*, tendent à argumenter l'hypothèse d'une sur-estimation de l'excrétion ammoniacuée au cours des mesures de respiration. Le rapport ne présente pas de variations saisonnières ; il montre que les protéines constituent le principal substrat métabolique quelle que soit la période de prélèvement. Aucune différence marquée n'apparaît dans les mesures faites sur des organismes en état de jeûne.

IV.3.3. Discussion

Beaucoup d'études sur les organismes marins utilisent les rapports métaboliques basés sur l'excrétion comme prédicteurs du substrat catabolisé. Différents aspects de l'estimation ou de l'interprétation de ces rapports ont été abordés (Mayzaud & Conover, 1988). L'effet du temps d'incubation sur l'estimation des rapports métaboliques a été étudié sur du zooplancton : le rapport O:N estimé à partir des mesures de consommation d'oxygène et d'excrétion ammoniacuée semble indépendant du temps d'incubation, pour des temps d'incubation compris entre 3 et 24 h (Le Borgne, 1979), tandis qu'une sous-estimation du rapport dans les premières heures d'incubation peut s'expliquer par le stress du prélèvement (Skjoldal & Bamstedt, 1977). Des variations saisonnières du rapport O:N ou des variations en fonction du régime alimentaire (herbivores, omnivores ou carnivores) ou de l'état nutritionnel ont été montrées chez différentes espèces de zooplancton (Conover & Corner, 1968 ; Mayzaud, 1973 ; Ikeda, 1977 ; Quetin *et al.*, 1980 ; Gaudy & Boucher, 1983 ; Mayzaud & Conover, 1988) ou chez des macro-invertébrés marins (Snow & Williams, 1971 ; Regnault, 1981 ; Stickle & Bayne, 1982 ;

Hoeger *et al.*, 1987 ; Boucher-Rodoni & Mangold, 1989 ; Chen & Lai, 1993 ; Chen & Nan, 1993).

Le RQ est plus rarement utilisé comme un indicateur de la nature du substrat catabolisé : s'il apparaît fiable pour certains organismes tels que les coraux (Gattuso *et al.*, 1993), il ne permet aucune conclusion, concernant le substrat du catabolisme, chez d'autres invertébrés (Hatcher, 1989). Par contre, il est souvent utilisé comme facteur de conversion pour une estimation indirecte de la production de carbone par la mesure de la consommation d'oxygène (Jacques & Pilson, 1980 ; Boucher *et al.*, 1994 ; Clavier *et al.*, 1994).

La forte corrélation entre la consommation d'oxygène et la production de dioxyde de carbone observée dans nos mesures pour les trois espèces permet d'estimer un RQ réaliste en tant que facteur de conversion et justifie son utilisation pour l'estimation de la production de carbone à partir des données de respiration mesurées en flux d'oxygène.

Les valeurs des rapports O:N obtenues tout au long du suivi semblent indiquer que les trois espèces utilisent essentiellement les protéines comme substrat de métabolisme et que les lipides n'interviennent pas. Selon Clarke (1990), l'utilisation des protéines seules comme substrat métabolique est inhabituelle pour les invertébrés marins. Ceux-ci utilisent un mélange de substrats et le rapport O:N augmente avec la part de lipides et d'hydrates de carbone dans le mélange. L'utilisation de protéines a toutefois été démontrée pour le brachiopode *Liothyrella uva* (Peck *et al.*, 1986) et selon Shick (1991), les anémones utilisent essentiellement les protéines. Lesser *et al.* (1994) mesurent des rapports O:N significativement différents sur deux populations de l'anémone *Metridium senile* de localité différente : ils obtiennent un O:N de 38 pour la population côtière (indiquant l'utilisation prépondérante de lipides) et un O:N de 7 pour la population du large (indiquant l'utilisation de protéines).

L'absence de constitution de réserves lipidiques implique soit une alimentation continue permettant l'utilisation de protéines soit le catabolisme des tissus propres à l'organisme pour survivre au jeûne. Cependant, l'absence de variations saisonnières, l'absence de réponse au jeûne, le grand nombre de valeurs du rapport O:N situées en dehors des limites théoriques et les différences observées dans les résultats des deux rapports métaboliques mesurés tendent à montrer que ces rapports, calculés dans les conditions de nos expériences, ne peuvent pas être considérés comme indicateurs du substrat catabolisé.

IV.4. MESURES *IN SITU*

Des mesures *in situ* étaient prévues de façon à vérifier l'ordre de grandeur des résultats obtenus en laboratoire grâce à des mesures réalisées dans des conditions plus proches de celles rencontrées dans le milieu. Les organismes placés en chambre

benthique sont isolés des conditions hydrodynamiques, mais les conditions hydrologiques et les conditions de lumière sont respectées et le stress de la remontée des organismes à la surface est évité. L'excrétion ammoniacquée et la production de dioxyde de carbone pendant l'intervalle de temps compris entre deux étales ont été estimées par différence entre les teneurs mesurées au temps initial et au temps final. Seules quatre expériences ont pu être réalisées. Lors de la cinquième expérience, tentée dans le site même de l'étude (qui est la zone des plus forts courants), par un coefficient de 78 et par courant de flot, le lestage n'a pas été suffisant pour maintenir le système en place.

Deux mesures ont été effectuées sur *Alcyonium digitatum* (la première ne concernait que l'excrétion ammoniacquée) et deux sur *Urticina felina*. Les conditions et les résultats de ces mesures sont présentées dans le tableau 15.

L'estimation de l'excrétion ammoniacquée *in situ* est comparée, pour chacune des expériences, avec une mesure d'excrétion sur le pont du bateau réalisée dans les conditions décrites précédemment. Pour *A. digitatum*, dans les deux cas, le taux d'excrétion ammoniacquée estimé *in situ* est largement supérieur à celui estimé sur le pont du bateau. Lors de la première mesure, il est estimé à $13,05 \mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ *in situ* et à $9,49 \mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ sur le pont ; lors de la deuxième mesure, il est estimé à $19,39 \mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ *in situ* et à $6,99 \mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ sur le pont. Des différences importantes apparaissent également pour *U. felina*, mais le sens de variation diffère d'une expérience à l'autre. Dans la première mesure, un taux de $3,73 \mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ est estimé *in situ* pour un taux de $6,26 \mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ sur le pont ; dans la deuxième, le taux est estimé à $5,04 \mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ *in situ* et à $3,85 \mu\text{gN.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ sur le pont.

De même, le taux de production de dioxyde de carbone *in situ* est comparé aux taux obtenus en laboratoire. Pour *A. digitatum*, le taux est beaucoup plus élevé *in situ* ($0,37 \text{mgC.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) qu'en laboratoire ($0,06 \text{mgC.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en moyenne). Pour *U. felina*, dans les deux mesures *in situ*, le taux est du même ordre de grandeur que celui obtenu en laboratoire ($0,04 \text{mgC.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ dans la première expérience, $0,03 \text{mgC.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ dans la deuxième et $0,04 \text{mgC.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$ en moyenne en laboratoire).

Les différences observées entre les mesures d'excrétion *in situ* et sur le pont pour *A. digitatum* tendent à montrer une sous-estimation de l'excrétion sur le pont, que l'on pourrait expliquer par le stress dû au prélèvement. L'augmentation de l'écart entre la mesure *in situ* et la mesure sur le pont dans la deuxième expérience pourrait en partie être attribuée à l'abondance de l'épifaune sessile (colonisant le même support que l'espèce étudiée) observée à la récupération du matériel. La réponse différente d'une expérience à l'autre pour *U. felina*, pourrait s'expliquer (comme pour les mesures sur le pont ou en laboratoire) par une variabilité inter-individuelle de l'état nutritionnel. Cependant, il paraît hasardeux de tirer quelque conclusion que ce soit de ces mesures car elles sont en nombre nettement insuffisant. De plus, si elles ont permis d'éviter le stress de la remontée en surface en laissant les organismes dans des conditions proches des conditions naturelles,

Date	T (°C)	Biomasse (g)	Durée	ammoniaque	dioxyde de carbone
<i>A. digitatum</i>					
29.09.94	16,3	4,53	6h15	Ti : 2,342 Tf : 3,600	
24.03.95	9,1	6,27	6h15	Ti : 0,453 Tf : 3,037	Ti : 1,587 Tf : 1,645
<i>U. felina</i>					
28.11.94	13,3	30,84	6h45	Ti : 1,389 Tf : 4,032	Ti : 1,701 Tf : 1,737
23.05.95	11,9	22,04	7h	Ti : 0,068 Tf : 2,711	Ti : 0,866 Tf : 0,883

Tableau 15 : Mesures de la concentration en ammoniaque (en $\mu\text{mole.l}^{-1}$) et en dioxyde de carbone (mmole.l^{-1}) en début (T_i) et en fin (T_f) d'incubation en chambre benthique d'*Alcyonium digitatum* et *Urticina felina*.

elles n'ont pas permis de suivi continu et l'estimation d'une production par différence entre teneur finale et initiale ne paraît pas suffisamment rigoureuse. Ces mesures ne doivent donc être considérées que comme des essais de mise au point d'une chambre benthique pouvant être utilisée sur ce type de substrat et dans de telles conditions hydrodynamiques.

IV.5. NUTRITION EXPERIMENTALE

Dans le contexte hydrodynamique du détroit du Pas de Calais, la nutrition des organismes suspensivores représente le principal processus d'échange de matière de la masse d'eau vers le compartiment benthique. Les trois espèces dominantes du peuplement ont été déterminées comme suspensivores, en distinguant toutefois le mode de nutrition d'*Urticina felina* de celui d'*Ophiothrix fragilis* et *Alcyonium digitatum* (chapitre II). *O. fragilis* et *A. digitatum* sont des suspensivores se nourrissant essentiellement de micro-organismes. Leur nutrition, directement liée aux apports de la masse d'eau, est fonction à la fois des conditions hydrologiques (teneur en substances nutritives) et des conditions hydrodynamiques (courants de marée), et peut être continue sous certaines conditions de courant. *U. felina* étant une espèce sédentaire se nourrissant grâce à la dynamique de la masse d'eau, nous l'avons considérée comme suspensivore. Cependant, elle se nourrit principalement de macro-organismes, et sa nutrition n'est jamais continue, elle est sporadique, liée à l'opportunité de rencontre de proies.

Davoult *et al.* (1994) proposent un modèle d'ingestion pour *Ophiothrix fragilis* en fonction du flux de phytoplancton dans le milieu (concentration en phytoplancton x vitesse horizontale de déplacement). Ce modèle utilise les résultats d'expériences réalisées en canal hydrodynamique à une vitesse de courant constante (et identique pour l'ensemble des expériences) et à des concentrations en phytoplancton variables. Il convient à présent de tester les variations de vitesse de courant sur l'ingestion de l'espèce. Nous présentons donc quelques expériences complémentaires présentant la même concentration initiale en phytoplancton mais réalisées à des vitesses de courant différentes.

Ce type d'approche doit pouvoir être appliqué à l'étude de la nutrition d'*Alcyonium digitatum*, mais les données et observations concernant cette espèce sont plus limitées. En particulier, l'espèce semble se nourrir à la fois de phytoplancton et de zooplancton (Tixier-Durivault, 1987). D'autre part, les colonies présentent différents états de contraction et d'expansion des polypes (sans que l'on sache si ces rythmes sont liés aux rythmes marégraphiques ou correspondent à des rythmes internes ; Hickson, 1892 et 1895 ; de Ceccatty *et al.*, 1963), et il semble que la nutrition ne soit possible que pendant les périodes d'expansion. Nous avons donc réalisé quelques expériences destinées principalement à déterminer les préférences alimentaires de l'espèce et à envisager la

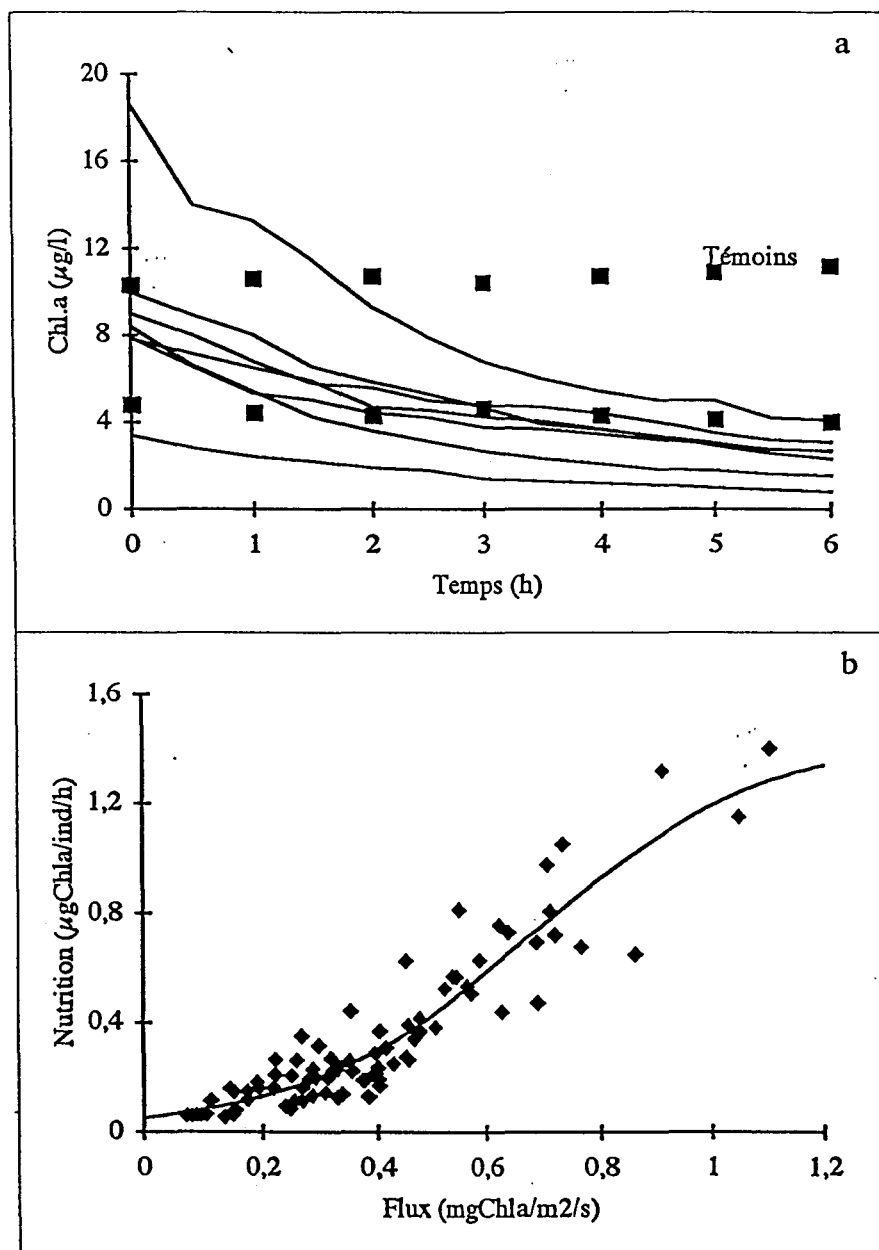


Figure 59 : Nutrition expérimentale d'*Ophiothrix fragilis* en canal hydrodynamique. (a) : diminution de la teneur en chlorophylle *a* (en $\mu\text{g.l}^{-1}$) dans 7 expériences et 2 témoins. (b) : nutrition (en $\mu\text{gChla.ind}^{-1}.\text{h}^{-1}$) en fonction du flux de substances nutritives (en $\text{mgChla.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). D'après Davoult *et al.*, 1994.

faisabilité d'expériences sous conditions contrôlées de courant et d'apport en substances nutritives.

IV.5.1. Mesures complémentaires réalisées sur *Ophiothrix fragilis*

Davoult *et al.* (1994) ont proposé un modèle logistique d'ingestion pour *Ophiothrix fragilis* (ingestion exprimée en quantité de chlorophylle *a* ingérée par individu et par unité de temps) en fonction du flux de substance nutritive (concentration en Chl.*a* x vitesse de courant) :

$$I = 1,45 / (1 + 26,18 e^{-4,80 F}) \quad (n = 84 ; r^2 = 0,94) \quad (42)$$

où I = taux d'ingestion en $\mu\text{gChl}a.\text{ind}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et F = flux de phytoplancton en $\text{mgChl}a.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Cette relation a été établie à partir des résultats de sept expériences, réalisées en bassin annulaire, à une même vitesse de courant (vitesse située dans la gamme permettant aux ophiures d'adopter un comportement suspensivore typique : $8,4 \pm 0,4 \text{ cm.s}^{-1}$) et avec des concentrations initiales en phytoplancton différentes correspondant aux concentrations rencontrées dans le milieu naturel à des saisons différentes (Figure 59). Une culture de la diatomée *Skeletonema costatum* a été utilisée comme source nutritive.

Nous avons complété cette étude en réalisant trois nouvelles expériences où les concentrations initiales en diatomées étaient sensiblement identiques et proches de la teneur moyenne en phytoplancton mesurée *in situ* au printemps au moment du bloom ($7,4 - 7,6$ et $8,2 \mu\text{gChl}a.l^{-1}$) et où la vitesse du courant était différente en restant dans la gamme pour laquelle les ophiures adoptent une attitude suspensivore (deux expériences à faible vitesse de courant : $2,9 \pm 0,3$ et $3,6 \pm 0,6 \text{ cm.s}^{-1}$ et une expérience à forte vitesse de courant : $13,9 \pm 1,5 \text{ cm.s}^{-1}$). Ces expériences ont été réalisées dans les mêmes conditions que celles présentées par Davoult *et al.* (1994) ; l'ingestion est calculée en fonction de la disparition de chlorophylle *a* du milieu. Dans les témoins (expériences sans ophiure) réalisés à une vitesse de courant de $8,3$ ou $9,0 \text{ cm.s}^{-1}$, la concentration en chlorophylle *a* reste constante (Davoult *et al.*, 1994) ; la diminution de la teneur en chlorophylle *a* observée dans les expériences avec ophiures est donc entièrement attribuée à une ingestion de diatomées par les ophiures. Nous avons réalisé deux autres témoins, l'un à faible vitesse de courant ($3,3 \pm 0,4 \text{ cm.s}^{-1}$), l'autre à forte vitesse ($13,1 \pm 0,8 \text{ cm.s}^{-1}$). Dans ces deux témoins, la teneur en chlorophylle *a* semble diminuer au cours du temps (Figure 60). Dans le cas du témoin réalisé à faible vitesse de courant, la diminution de la teneur en chlorophylle *a* dans le milieu en l'absence d'ophiures peut être attribuée à une sédimentation des diatomées. Un modèle du type $y = a b^x$, ajusté sur les données obtenues dans ce témoin, permet d'estimer la diminution de la teneur en chlorophylle au cours du temps due à une sédimentation et d'apporter une correction dans les calculs d'ingestion des expériences réalisées à faible vitesse de courant :

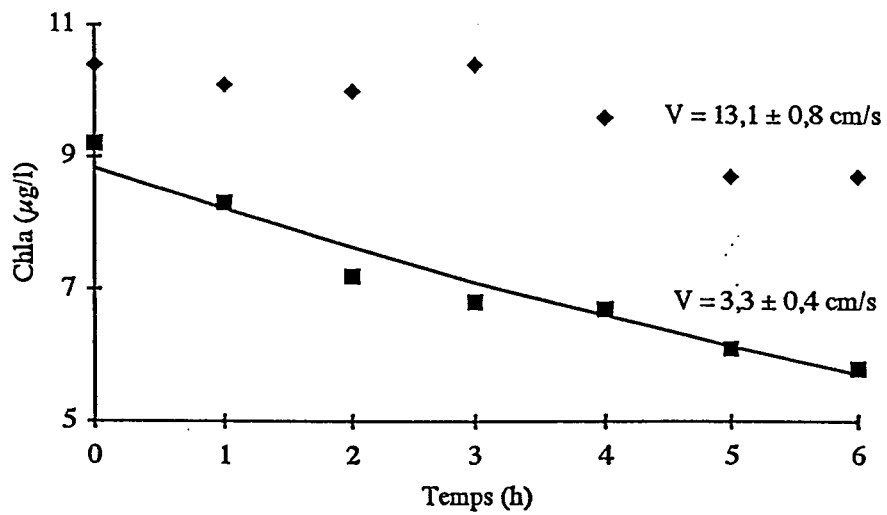


Figure 60 : Evolution de la teneur en chlorophylle a (en $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) dans les expériences témoins, en canal hydrodynamique, à faible et à forte vitesse de courant.

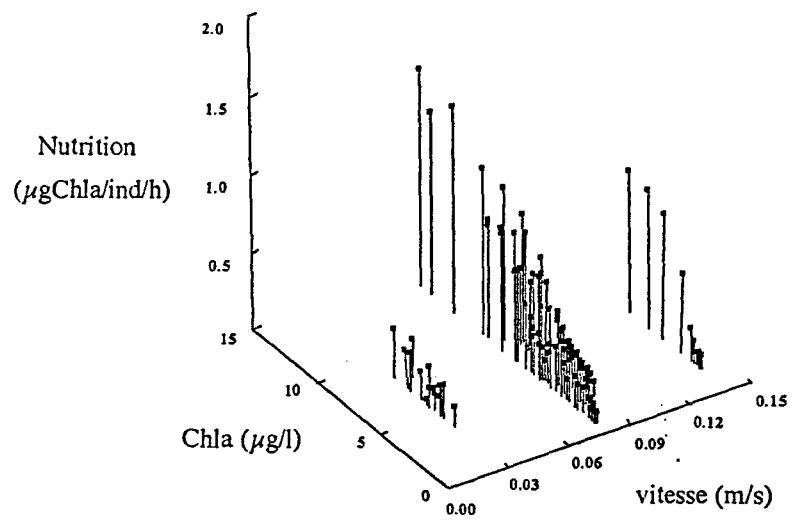


Figure 61 : Nutrition d'*Ophiothrix fragilis* (en $\mu\text{gChla}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) en fonction de la teneur en chlorophylle *a* (en $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) et de la vitesse du courant (en $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$).

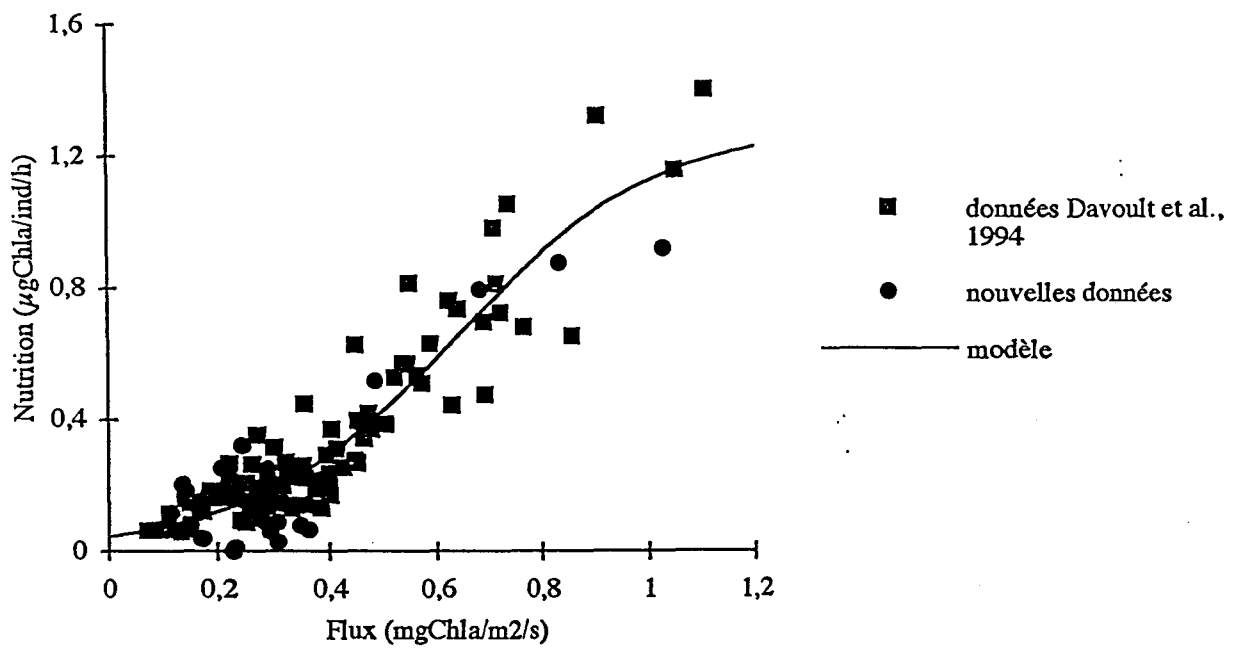


Figure 62 : Nutrition d'*Ophiothrix fragilis* (en $\mu\text{gChla}\cdot\text{ind}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) en fonction du flux de substances nutritives (en $\mu\text{gChla}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).

$$C_t = C_i 0,93^t \quad (n = 7 ; r^2 = 0,953) \quad (43)$$

avec C_t = concentration en chlorophylle a en $\mu\text{g.l}^{-1}$ à l'instant t , C_i = concentration initiale en chlorophylle a en $\mu\text{g.l}^{-1}$, t = temps en heure.

Par contre, le témoin réalisé à forte vitesse semble mettre en évidence une inhomogénéité du milieu (teneur moyenne : $9,7 \pm 0,7 \mu\text{gChl}a.l^{-1}$) plutôt qu'une diminution de la teneur en chlorophylle a au cours du temps. Aucune correction n'a donc été apportée dans les expériences réalisées à forte vitesse de courant.

Dans ces expériences complémentaires (à faible ou à forte vitesse de courant) la réponse est similaire à celle obtenue à une vitesse de courant moyenne (Figure 61). Les résultats obtenus pour les trois nouvelles expériences ont donc été ajoutés aux résultats des sept expériences présentées par Davoult *et al.* (1994) et une nouvelle relation logistique est proposée à partir de l'ensemble de ces données (Figure 62) :

$$I = 1,29 / (1 + 27,50 e^{-5,21 F}) \quad (n = 111 ; r^2 = 0,934) \quad (44)$$

Selon le modèle établi ici (relation 44), l'ingestion de phytoplancton par une ophiure varie (suivant la concentration en phytoplancton dans le milieu et la vitesse du courant) entre $0,05$ et $1,29 \mu\text{gChl}a.h^{-1}$. En considérant une densité moyenne d'ophiures dans le peuplement de 1300 ind.m^{-2} (chapitre II), on estime un flux de chlorophylle a de la masse d'eau vers la population d'ophiures de $1,56$ à $40 \text{ mg.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. Une relation entre la biomasse de la culture de *Skeletonema costatum* exprimée en chlorophylle a et sa biomasse exprimée en carbone organique, donnée par Davoult *et al.* (1994) : $C_{\text{org}} = 45,8 \text{ Chl}a$, permet d'estimer un flux de carbone organique de la masse d'eau vers la population de $0,07$ à $1,8 \text{ g.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$.

IV.5.2. Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum*

IV.5.2.1. Choix de la substance nutritive

Phytoplancton

Alcyonium digitatum se nourrit essentiellement de zooplancton et en petite partie de phytoplancton (Tixier-Durivault, 1987). Roushdy & Hansen (1961) ont montré l'ingestion de la diatomée *Skeletonema costatum* par l'espèce, nous avons donc cherché à mesurer un taux d'ingestion chez *A. digitatum* à partir de cette diatomée.

Ces premiers essais de mesure de taux d'ingestion ont été réalisés en petits volumes, sur une seule colonie et sans faire intervenir le courant, un bullage assurant l'homogénéité du milieu dans un cristalliseur d'une capacité de 10 l. L'évolution de la teneur en diatomées dans le milieu est estimée par dosage de la chlorophylle a à intervalles réguliers, sur une durée de 6 h. Six expériences ont été réalisées en conditions saturantes (Tableau 16) : concentration initiale en diatomées de $18 \mu\text{gChl}a.l^{-1}$ en moyenne, ce qui correspond à la teneur maximale observée *in situ* au moment du bloom

Expérience	Volume (l)	Biomasse (g)	Température (°C)	Concentration initiale ($\mu\text{gChla/l} \pm \text{écart type}$)	Prélèvements
1	8	1,83	17	$16,0 \pm 0,5$	3 x 50 ml / 30 min
2	8	1,61	10	$15,6 \pm 0,1$	2 x 100 ml / 30 min
3	8,3	3,84	8	18,5	2 x 100 ml / 30 min
4	8,5	3,58	7,5	$20,2 \pm 0,3$	3 x 100 ml / 60 min
5	8	5,17	9,5	$18,2 \pm 0,2$	3 x 100 ml / 60 min
6	10	7,25	13	19,3	3 x 100 ml / 60 min
Témoins					
1	8		8	18,9	3 x 100 ml / 60 min
2	10		13	$20,9 \pm 0,3$	3 x 100 ml / 60 min

Tableau 16 : Conditions expérimentales des essais de nutrition d'*Alcyonium digitatum* par une culture de la diatomée *Skeletonema costatum*.

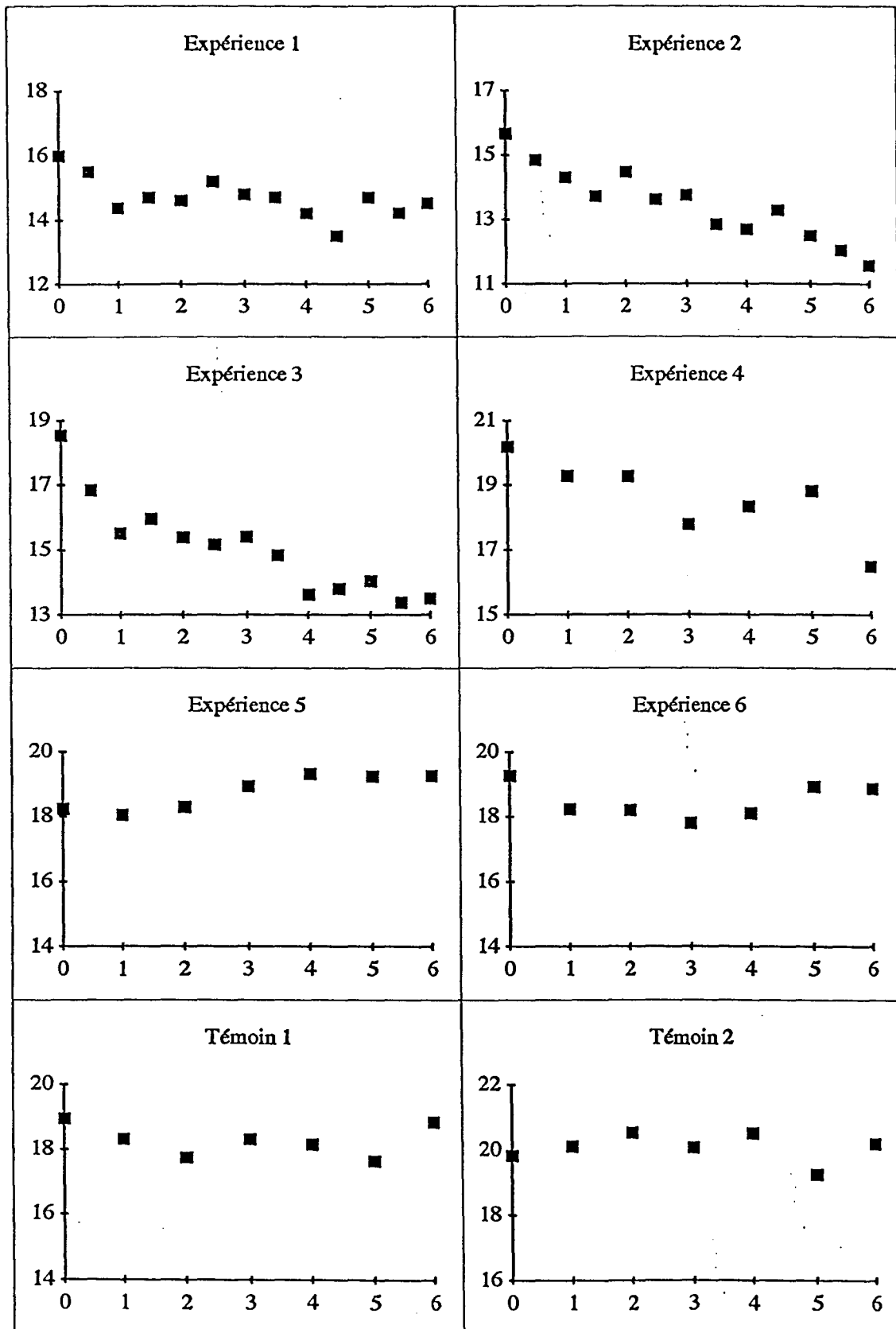


Figure 63 : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en cristalliseur. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : teneur en chlorophylle *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$.

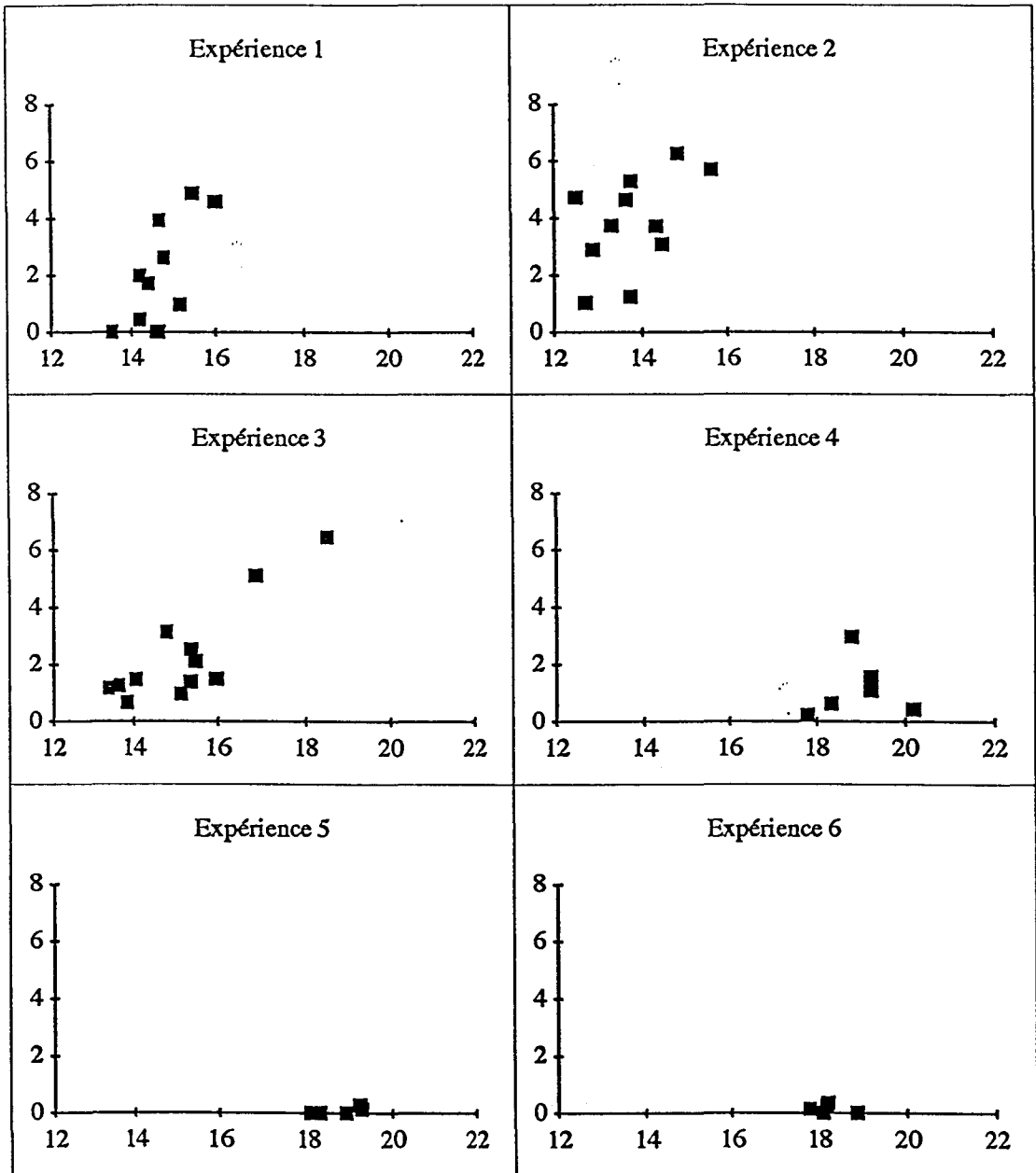


Figure 64 : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en cristalliseur. Abscisse : teneur en chlorophylle *a* en $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$. Ordonnée : taux d'ingestion en $\mu\text{gChla} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$.

phytoplanctonique. Dans les deux témoins, un caillou correspondant au support d'une colonie est placé dans le cristalliseur de façon à reconstituer les mêmes conditions que celles rencontrées au cours des expériences.

Les colonies sont d'abord placées dans le cristalliseur, et la culture est ajoutée après un temps d'acclimatation d'une demi-heure à une heure. Nous espérons un épanouissement des colonies lié à la présence des diatomées dans le milieu, mais cette réponse n'a jamais été observée. L'épanouissement ne semble donc pas lié à un stimulus extérieur ou ce stimulus ne correspond pas à la présence de phytoplancton (ou du moins de la diatomée utilisée). Ce paramètre, qui nous semble essentiel dans la nutrition, non contrôlable, rend difficile la reproductibilité des expériences. D'une expérience à l'autre, le temps d'épanouissement est différent et intervient plus ou moins rapidement.

L'évolution de la teneur en chlorophylle *a* dans le milieu observée au cours des huit expériences est représentée sur la figure 63. La teneur en chlorophylle reste sensiblement constante dans les expériences témoin ($18,3 \pm 0,5 \mu\text{gChl}a.l^{-1}$ dans le premier témoin, $20,1 \pm 0,4 \mu\text{gChl}a.l^{-1}$ dans le second). Dans les expériences réalisées avec une colonie d'*Alcyonium digitatum*, la réponse est variable : la teneur en diatomée diminue au cours du temps dans les quatre premières expériences tandis qu'aucune évolution n'est observée dans les deux dernières expériences. Le taux d'ingestion a été calculé, dans chaque expérience, à chaque pas de temps, en quantité de chlorophylle *a* ingérée par unité de biomasse et par unité de temps, en apportant une correction en fonction des prélèvements effectués. Dans la figure 64, le taux d'ingestion est représenté en fonction de la disponibilité de diatomées, il n'y a eu ingestion de diatomées que dans quatre des six expériences. Cette variation de la réponse ne semble pas liée aux différents temps d'épanouissement. En effet, le temps d'épanouissement est plus long dans les deux dernières expériences (2 h pour l'expérience 5 et 4 h pour l'expérience 6) que dans les quatre premières (entre 1 h et 1 h 30).

Ces résultats confirment la possibilité d'ingestion de phytoplancton par *Alcyonium digitatum* mais ne permettent pas d'envisager l'élaboration d'un modèle. Aucune relation ne peut être établie, d'après ces données, entre la disponibilité en phytoplancton et l'ingestion. Nous avons cherché à estimer une ingestion moyenne à partir des expériences pour lesquelles une nutrition a été observée : $1,92 \pm 1,95 \mu\text{gChl}a.g^{-1}.h^{-1}$ pour une disponibilité moyenne de phytoplancton de $15,1 \mu\text{gChl}a.l^{-1}$. Selon la relation entre la teneur en chlorophylle et le contenu en carbone organique de la culture de *Skeletonema costatum* établie par Davoult *et al.* (1994) : $C_{\text{org}} = 45,8 \text{ Chl}a$, le taux d'ingestion moyen observé dans ces expériences est de $88 \mu\text{g}C_{\text{org}}.g^{-1}.h^{-1}$ pour une disponibilité moyenne de phytoplancton de $692 \mu\text{g}C_{\text{org}}.l^{-1}$.

	T°C	nbre de colonies	Biomasse (g)	Tps (h)	Vol (l)	Exp (ind/0,1l)		Témoin (ind/0,1l)	
						meth 1 (± écart type)	meth 2	meth 1 (± écart type)	meth 2
Expérience 7	13,8	1	7,25	0	8	5,6 ± 4,6	6		
				1	7,9	3,2 ± 3,3	1		
				2	7,8	0,8 ± 1,8	0		
				3	7,7	0,8 ± 1,8	0		
Expérience 8 Témoin 3	14,1	1	7,25	0	10	9,6 ± 3,6	9	8,0 ± 4,0	11
				1	9,9	8,0 ± 4,0	8	8,8 ± 3,4	13
				2	9,8	6,4 ± 5,4	8	11,2 ± 5,2	11
				3	9,7	4,8 ± 5,2	8	10,4 ± 6,0	7
				4	9,6	2,4 ± 2,2	3	8,8 ± 5,2	9
				4,5	9,5	2,4 ± 2,2	1		
Expérience 9 Témoin 4	15,3	4	8,41	0	8	20,0 ± 4,8	20	17,6 ± 9,2	25
				0,5	7,9	15,2 ± 4,4	18	17,6 ± 3,6	23
				1	7,8	16,8 ± 6,4	12	21,6 ± 6,8	25
				1,5	7,7	12,8 ± 6,0	14	15,2 ± 3,2	19
				2	7,6	8,0 ± 2,8	12	18,4 ± 2,0	29
				2,5	7,5	7,2 ± 3,2	5	15,2 ± 3,2	18
				3	7,4	8,8 ± 6,0	5	13,6 ± 4,4	15
Expérience 10 Témoin 5	9	1	2,66	0	8	18,4 ± 3,6	13		4
				0,5	7,9	10,4 ± 4,4	14		7
				1	7,8	17,6 ± 7,2	17		4
				1,5	7,7	16,0 ± 2,8	14		9
				2	7,6	12,8 ± 1,6	17		5
				2,5	7,5	15,2 ± 5,2	12		6
				3	7,4	11,2 ± 1,6	15		3
				3,5	7,3	12,0 ± 4,0	10		6
				4	7,2	14,4 ± 5,2	15		5
				4,5	7,1	12,8 ± 3,2	13		6
				5	7	11,2 ± 3,2	18		4
				5,5	6,9	14,4 ± 5,2	11		2
6	6,8	9,6 ± 3,6	11		4				
Expérience 11	9	3	6,01	0	8		50		
				0,5	7,9		38		
				1	7,8		35		
				1,5	7,7		42		
				2	7,6		24		
				2,5	7,5		28		
				3	7,4		22		
				3,5	7,3		27		
4	7,2		24						

Tableau 17 : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* par des nauplii d'*Artemia* sp. en cristalliseur, paramètres et résultats.

Zooplancton

Les essais de mesure de taux d'ingestion de zooplancton ont été réalisés en utilisant des nauplii d'*Artemia sp.* qui sont des proies vivantes, faciles à obtenir rapidement en grand nombre sans technique particulière d'élevage, et qui ont déjà été utilisées dans des expériences de nutrition sur *Alcyonium digitatum* (Pratt, 1905). Les mesures ont été réalisées dans les mêmes conditions que les essais utilisant une culture de diatomée : les colonies sont placées en contact de substances nutritives, dans un cristalliseur de petit volume, sans faire intervenir le courant, un bullage assurant l'homogénéité du milieu. Ces expériences ont également été réalisées en conditions saturantes : teneur initiale en nauplii de 196 ind.l⁻¹ en moyenne alors que la teneur maximale en zooplancton (toutes espèces confondues) est estimée dans la région à 10 ind.l⁻¹ (Le Fèvre-Lehoërff *et al.*, 1983). Ces fortes teneurs initiales doivent nous permettre de déceler la diminution attendue, par comptage sur des prélèvements de faible volume. Deux méthodes de comptage ont été utilisées : comptage direct dans des prélèvements de 25 ml de volume (5 réplicats, avec remise de l'échantillon) et comptage sur filtre après un prélèvement de volume plus important (100 ml). Lors de la première expérience, la colonie s'est épanouie à l'ajout de nauplii, mais cette réponse n'a pas été observée dans les expériences suivantes.

Les conditions expérimentales et les résultats obtenus grâce à ces deux méthodes pour les cinq expériences (réalisées avec une concentration initiale en nauplii variable) et les trois témoins sont présentés dans le tableau 17. L'évolution de la teneur en nauplii au cours du temps, dans chaque expérience, est représentée sur la figure 65. Les deux méthodes de comptage donnent des résultats comparables dans chacune des expériences. Aucune tendance de diminution de la teneur en nauplii n'est observée dans les témoins, les diminutions observées dans les expériences peuvent donc être attribuées à une ingestion des nauplii par les colonies. Le taux d'ingestion a été calculé dans chaque expérience, à chaque pas de temps, en nombre de nauplii ingérée par unité de biomasse et par unité de temps, en apportant une correction en fonction des prélèvements effectués ; ce taux est représenté dans la figure 66 en fonction de la disponibilité de nauplii en nombre d'individus par litre. Les résultats des cinq expériences (obtenus selon la deuxième méthode de comptage) ont été rassemblés de façon à mettre en évidence une éventuelle tendance du taux d'ingestion en fonction de la disponibilité de nauplii. Le meilleur ajustement sur l'ensemble des données est obtenu avec un modèle de type puissance ($y = a x^b$) :

$$I = 0,044 N^{1,340} \quad (n = 34 ; r^2 = 0,688) \quad (45)$$

où I = taux d'ingestion en nombre de nauplii.g⁻¹.h⁻¹ et N = teneur en nauplii en nbre.l⁻¹.

Cependant, ce modèle ne paraît pas cohérent puisqu'il suppose une augmentation illimitée de l'ingestion avec la disponibilité de substances nutritives.

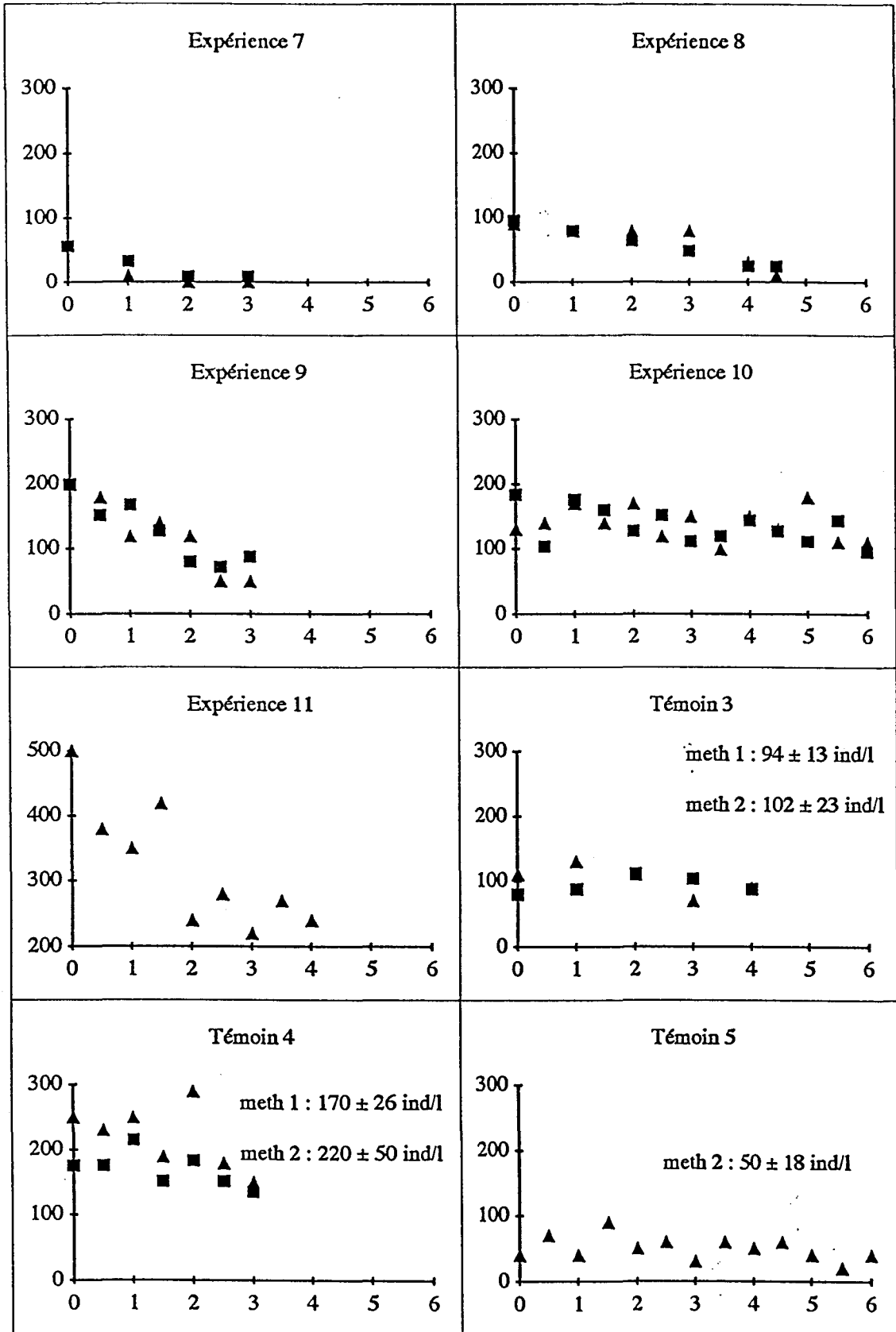


Figure 65 : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en cristallisoir. Abscisse : temps en heures. Ordonnée : teneur en nauplii d'*Artemia* sp. en nombre d'individus par litre, selon deux méthodes de comptage.

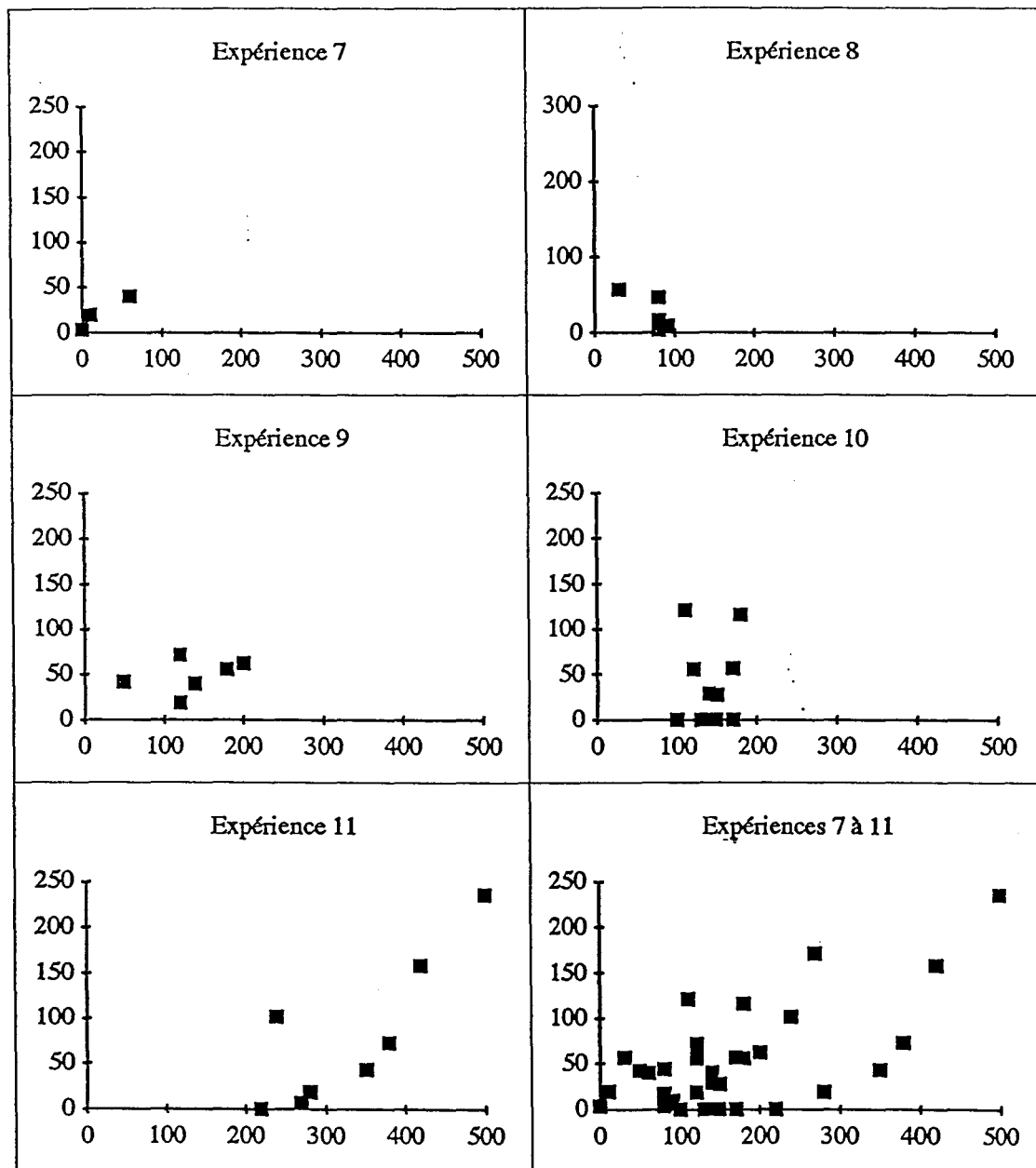


Figure 66 : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en cristalliseur. Abscisse : teneur en nauplii d'*Artemia* sp. (ind.l⁻¹). Ordonnée : ingestion (ind.g⁻¹.h⁻¹).

Expérience	T°C	nbre de colonies	Biomasse (g)	Volume (l)	Vitesse (cm/s)	teneur initiale en nauplii (ind/l ± écart type)
12	18,6	3	21,36	190	9,9 ± 0,3	45 ± 6
13	10,1	8	12,29	137,5	9,6 ± 0,8	40 ± 3
14	13,7	5	20,19	181,25	11,2 ± 0,7	40 ± 4
Témoin 6		0	0	125	11,3 ± 0,5	23 ± 8

Tableau 18 : Paramètres des expériences de nutrition d'*Alcyonium digitatum* par des nauplii d'*Artemia sp.* en canal hydrodynamique.

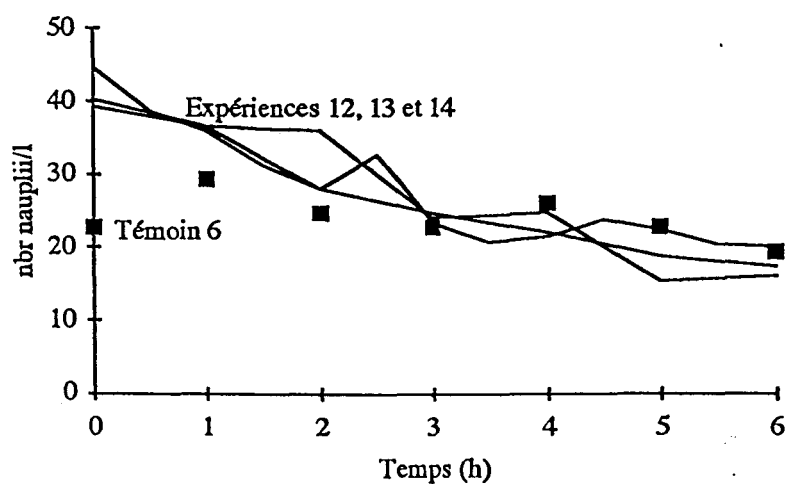


Figure 67 : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en canal hydrodynamique : évolution de la teneur en nauplii d'*Artemia sp.* dans trois expériences et un témoin.

Le poids sec moyen des nauplii utilisés pour ces expériences a été évalué à 0,07 mg et des analyses CHN (cf méthode chapitre III), réalisées sur des nauplii d'*Artemia sp.* au même stade de développement que ceux utilisés au cours des expériences de nutrition (7 jours après l'éclosion) nous ont permis d'estimer une relation moyenne entre la biomasse (M) des nauplii et leur teneur en carbone organique : $C_{org} = 0,038 M$. L'ingestion de nauplii peut ainsi être exprimée en quantité de carbone organique. Le taux moyen d'ingestion de nauplii observé dans ces expériences est nettement supérieur au taux d'ingestion de diatomées observé dans les essais précédent malgré une disponibilité de substances nutritives moins importante : taux d'ingestion moyen de $132 \mu\text{gC}_{org} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ pour une disponibilité de nauplii de $436 \mu\text{gC}_{org} \cdot \text{l}^{-1}$ contre un taux d'ingestion moyen de $88 \mu\text{gC}_{org} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ pour une disponibilité de diatomées de $692 \mu\text{gC}_{org} \cdot \text{l}^{-1}$. Le taux d'ingestion pour une teneur en nauplii équivalente à $692 \mu\text{gC}_{org} \cdot \text{l}^{-1}$ serait, selon la relation (45), de $202 \mu\text{gC}_{org} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$.

IV.5.2.2. Ingestion en fonction du flux de substances nutritives

Une ingestion a pu être observée dans chacun des essais réalisés avec les nauplii tandis que, dans deux des six essais réalisés avec les diatomées, aucune réponse n'a été observée. De plus, le taux d'ingestion moyen, pour une même disponibilité de substances, est nettement supérieur dans les essais avec les nauplii que dans ceux avec les diatomées. Nous avons donc tenté de mesurer l'ingestion chez *Alcyonium digitatum* en canal hydrodynamique, de façon à faire intervenir le courant, en utilisant des nauplii d'*Artemia sp.* comme source nutritive. Ces mesures ont été réalisées dans des conditions proches des expériences réalisées sur *Ophiothrix fragilis* : trois à huit colonies sont placées dans un canal de volume important (entre 125 et 190 l) où un déplacement horizontal des particules est maintenu constant pendant les 6 h d'expérience à une vitesse voisine de $10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$. Les teneurs initiales en nauplii sont moins élevées que dans les essais en cristalliseur (entre 40 et $45 \text{ ind} \cdot \text{l}^{-1}$), des prélèvements de volume plus important (3 réplicats de 500 ml toutes les heures) étant possibles. Trois expériences et un témoin ont été réalisés (Tableau 18), les comptages de nauplii ont été faits selon la deuxième méthode décrite précédemment.

La teneur en nauplii (en nombre d'individus par litre) diminue au cours du temps pour les trois expériences alors qu'elle reste stable pour l'expérience témoin (Figure 67). La diminution de la teneur en nauplii peut donc être attribuée à une ingestion par l'alcyonaire. Le taux d'ingestion a été calculé en nombre de nauplii par unité de biomasse et par unité de temps à chaque pas de temps pour chacune des expériences réalisées en canal (Figure 68). Les résultats obtenus dans les trois expériences ont été rassemblés de façon à rechercher un modèle d'ingestion en fonction de la disponibilité de nauplii.

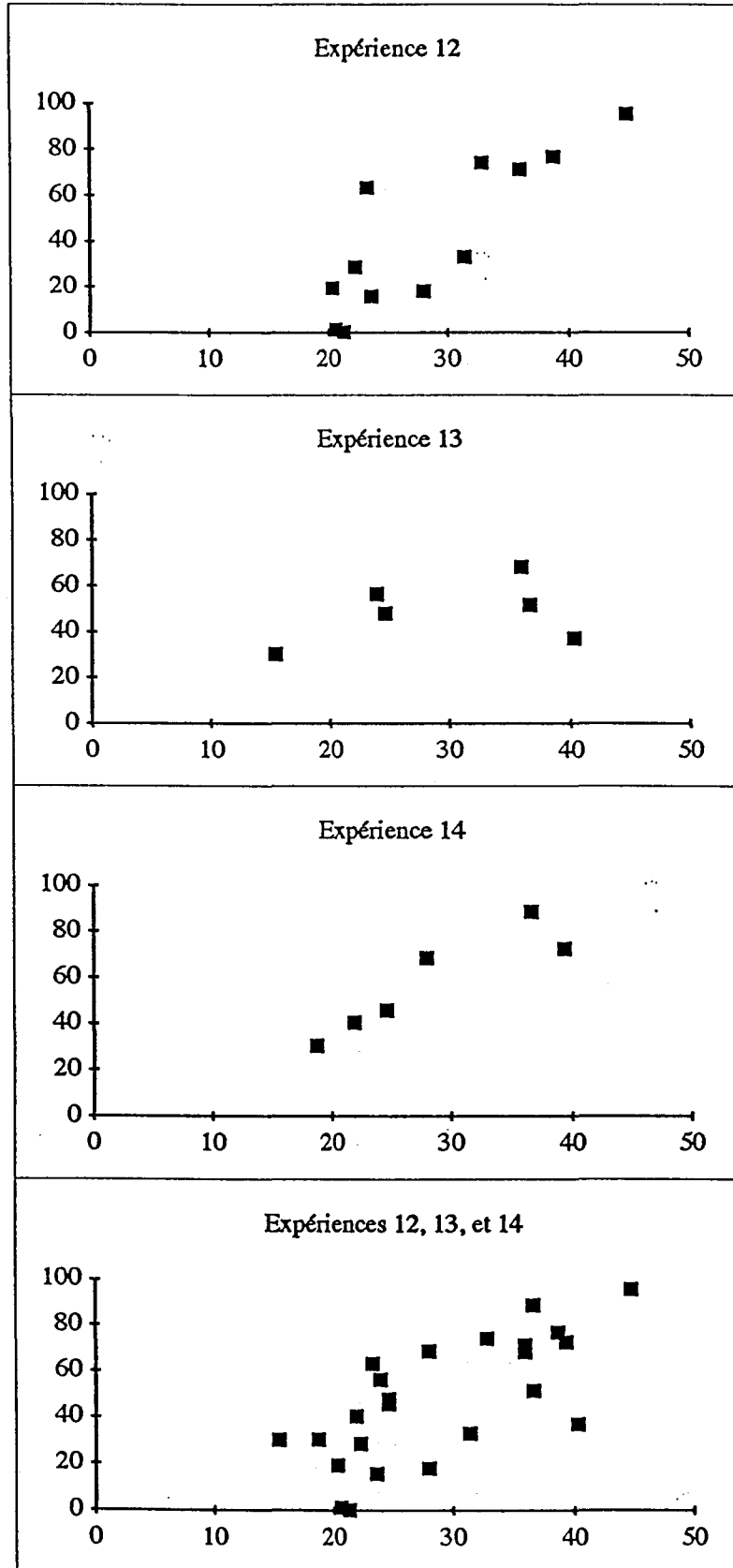


Figure 68 : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en canal hydrodynamique. Abscisse : teneur en nauplii d'*Artemia sp.* (ind.l⁻¹). Ordonnée : taux d'ingestion (ind.g⁻¹.h⁻¹).

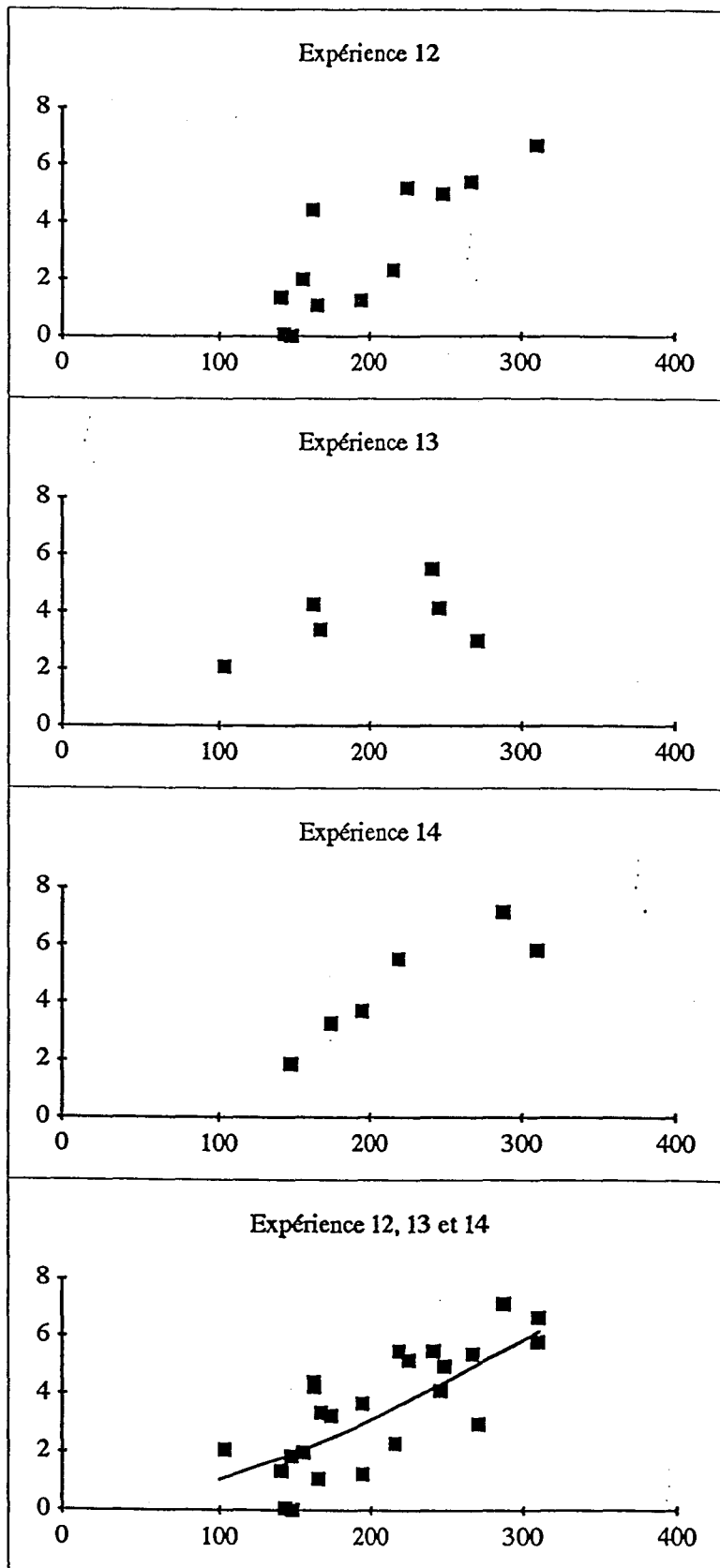


Figure 69 : Nutrition expérimentale d'*Alcyonium digitatum* en canal hydrodynamique. Abscisse : flux de nauplii d'*Artemia sp.* (ind.m⁻².s⁻¹). Ordonnée : taux d'ingestion (ind.g⁻¹.h⁻¹).

Comme dans les essais en cristalliseur, le meilleur ajustement est obtenu pour un modèle de type puissance :

$$I = 0,401 N^{1,415} \quad (n = 24 ; r^2 = 0,883) \quad (46)$$

L'ingestion observée dans ces expériences est aussi importante que celle observée dans les essais en cristalliseur, mais pour une disponibilité en nauplii nettement inférieure : ingestion moyenne de 47 ind.g⁻¹.h⁻¹ pour une disponibilité moyenne de 29 ind.l⁻¹ dans les expériences en canal contre une ingestion moyenne de 50 ind.g⁻¹.h⁻¹ pour une disponibilité moyenne de 164 ind.l⁻¹ en cristalliseur.

Un modèle puissance peut également être ajusté sur les résultats des trois expériences exprimés en fonction du flux de substances nutritives (disponibilité de nauplii x vitesse du courant)

$$I = 9,37 F^{1,489} \quad (n = 24 ; r^2 = 0,897) \quad (47)$$

où I = taux d'ingestion en nombre de nauplii.g⁻¹.h⁻¹ et F = flux en nombre de nauplii.m⁻².s⁻¹ (Figure 69).

IV.5.3. Discussion

Les expériences de nutrition menées sur *Ophiothrix fragilis* indiquent que l'efficacité d'ingestion de l'espèce est liée à la fois à la teneur en phytoplancton dans le milieu et à la vitesse du courant. L'ajustement d'un modèle logistique sur les données d'ingestion en fonction du flux de substances nutritives confirme la limite (par contraintes physiques) de la tendance observée sous conditions moyennes de courant et d'apport de substances nutritives. L'ingestion est limitée par la faible probabilité de rencontre de particules quand le flux est faible et par la difficulté de capture des particules quand le flux est important (que la variation de flux soit due à une variation de la teneur en particules ou à une variation de la vitesse de courant). L'influence de ces deux paramètres sur l'efficacité de filtration est généralement admise pour les suspensivores passifs (Leonard, 1989 ; Okamura, 1990 ; Patterson, 1991) et le même type de réponse était attendu pour *Alcyonium digitatum*. Pourtant, un modèle puissance est ajusté sur les données obtenues dans des expériences réalisées avec des flux de substances nutritives nettement plus importants que ceux observés *in situ* dans des conditions moyennes.

Sous conditions constantes de courant et à l'échelle de temps de ces expériences, la nutrition d'*Ophiothrix fragilis* paraît continue. *In situ*, l'activité suspensivore de l'espèce est fortement liée aux conditions de courant et le temps de nutrition varie selon les conditions de marée (vives eaux - mortes eaux) et en fonction du cycle de marée (Hily *et al.*, 1988 ; Davoult & Gounin, 1995b ; Dewailly, 1995). Ainsi, en raison des fortes vitesses de courant rencontrées en vives eaux (supérieures aux vitesses limites pour l'attitude suspensivore des ophiures), l'apport en nourriture serait moins important en vives eaux qu'en mortes eaux si les autres conditions environnementales (notamment la

teneur en substances nutritives) restaient constantes. Cependant, les conditions hydrologiques changent à proximité du fond en fonction des conditions de marée, et Davoult & Gounin (1995b) ont montré que la quantité de substances nutritives disponibles pour la population d'*O. fragilis* reste importante même quand l'attitude suspensivore des ophiures est de courte durée. En effet, en vives eaux, les temps plus courts de condition de courant permettant l'attitude suspensivore des ophiures sont compensés par la remise en suspension (rapide reprise de courant) des particules déposées pendant l'étalement ; en mortes eaux, les flux sont plus faibles (pas de remise en suspension et faible vitesse de courant) mais l'attitude suspensivore peut être maintenue plus longtemps.

IV.5.4. Conclusion : estimation de la consommation annuelle de carbone et d'azote due à la nutrition des trois populations dominantes du peuplement

Les mesures expérimentales de nutrition présentées ici ne permettent pas d'établir de bilan à l'échelle du peuplement : le modèle proposé pour *Ophiothrix fragilis* est limité aux conditions particulières des expériences et difficilement transposable aux conditions naturelles, les quelques expériences réalisées sur *Alcyonium digitatum* ne permettent pas d'établir de modèle et la nutrition d'*Urticina felina* n'a pas été abordée. Dans leurs descriptions des flux de carbone à travers une communauté benthique, Chardy & Dauvin (1992) et Améziane *et al.* (1996) estiment le taux d'ingestion à partir de l'équation générale proposée par Crisp (1984), reliant la quantité de matière consommée et le devenir de cette matière (consommation et ingestion sont équivalentes en l'absence de production de pseudo-fèces) :

$$C = P + R + E$$

(C = consommation, P = production, R = respiration, E = égestion + excrétion).

De même, le taux d'ingestion des trois espèces étudiées ici peut être évalué en considérant cette équation, la production y étant estimée à partir des mesures de biomasse et d'un rapport P/B tiré de la littérature et l'égestion y étant exprimée en fonction de l'ingestion.

Davoult (1989) a établi un rapport P/B de 1,28 pour *Ophiothrix fragilis*. Cette valeur paraît cohérente avec une productivité de 1,8 proposée pour la même espèce par George & Warwick (1985) ou de 1,2 utilisée par Steimle (1985) pour estimer la production des échinodermes en fonction de leur biomasse. Toutefois, dans la littérature, les valeurs de productivité pour les ophiurides varient de 0,48 à 4,80 (Dauvin, 1984). Aucune valeur n'est disponible pour les deux autres espèces, mais plusieurs auteurs proposent une estimation du P/B d'une espèce ou d'une communauté en fonction d'autres paramètres. Ainsi, Robertson (1979) envisage l'estimation d'un P/B pour une espèce en fonction de sa durée de vie (la valeur du P/B diminue avec la longévité des espèces) et

cette démarche est reprise dans des études de communautés benthiques de la Mer du Nord (Rachor, 1982 ; Duineveld *et al.*, 1991). Brey (1990) propose une estimation de la productivité d'une communauté à partir de deux paramètres plus faciles à obtenir : la biomasse moyenne annuelle des populations de la communauté et le poids individuel moyen des espèces de ces populations. Par comparaison avec les données originales de production, il montre qu'à l'échelle de la communauté l'estimation à partir des relations empiriques est réaliste ; il précise cependant que la probabilité d'erreur dans l'estimation augmente dans le cas de communautés dominées par une espèce présentant une très forte biomasse ou de communautés comprenant un petit nombre d'espèces (< 5). Malgré ces limites, nous avons estimé la productivité des deux cnidaires selon l'équation proposé par Brey (1990), puisque nous ne connaissons pas leur durée de vie.

$$\log (P) = -0,473 + 1,007 \log (B) - 0,274 \log (W)$$

avec P = production annuelle en g(PSLC).m⁻².an⁻¹, B = biomasse moyenne annuelle en g(PSLC).m⁻² et W = poids individuel moyen en g(PSLC).

Davout & Gounin (1995a) ont montré que l'égestion d'*Ophiothrix fragilis* est directement liée à l'ingestion (fonction à la fois de la disponibilité de nourriture et de l'efficacité d'assimilation). Elle est donc dépendante du comportement alimentaire de l'espèce. Dewailly (1995) considère que l'égestion d'*O. fragilis* représente en moyenne 60 % de l'ingestion. *Urticina felina* ne se nourrit pas de façon continue, nous supposons donc qu'elle possède une efficacité d'assimilation importante et donc une faible part d'égestion (entre 20 et 40 % de l'ingestion), tandis qu'*Alcyonium digitatum* doit présenter une égestion du même ordre de grandeur que celle d'*O. fragilis* (entre 40 et 60 % de l'ingestion).

Les résultats de l'ensemble de ces estimations sont présentées dans le tableau 19. Le taux d'ingestion ainsi calculé pour la population d'*O. fragilis* (472,3 gC.m⁻².an⁻¹) se situe dans l'encadrement obtenu à partir de l'équation logistique expérimentale (relation 44 : I compris entre 26 et 657 gC.m⁻².an⁻¹). Il est supérieur à la production de phytoplancton estimée dans la région à 336 gC.m⁻².an⁻¹ (Quisthoudt, 1987). Même si l'espèce ne se nourrit pas uniquement de phytoplancton, cette estimation de l'ingestion par la population d'*O. fragilis* tend à montrer l'importance de l'advection dans le fonctionnement du système. Un taux d'ingestion important est également obtenu par simulation d'un modèle basé sur les mêmes résultats expérimentaux mais intégrant les modifications du comportement suspensivore de la population, les variations de vitesse de courant à proximité du fond et les variations de disponibilité de phytoplancton : 634,5 gC.m⁻².an⁻¹ dont 158,5 gC.m⁻².an⁻¹ correspondraient à une ingestion de phytoplancton (Dewailly, 1995). Le flux entrant dans le peuplement benthique, estimé par l'ingestion des trois espèces dominantes (entre 522,2 et 541,1 gC.m⁻².an⁻¹) semble élevé en comparaison avec d'autres bilans énergétiques établis en zone côtière : Kuipers *et al.*

	Biomasse mesurée	P/B	Production estimée	Respiration mesurée	Excrétion mesurée	Egestion en fonction de l'ingestion (I)	Ingestion estimée
<i>O. fragilis</i>	58,6 gC.m ⁻²	1,28	75,0 gC.m ⁻² .an ⁻¹	113,9 gC.m ⁻² .an ⁻¹	15,5 gN.m ⁻² .an ⁻¹	0,6 I (= 283,4 gC.m ⁻² .an ⁻¹)	472,3 gC.m ⁻² .an ⁻¹
	16,7 gN.m ⁻²		21,4 gN.m ⁻² .an ⁻¹			0,6 I (= 55,4 gN.m ⁻² .an ⁻¹)	92,3 gN.m ⁻² .an ⁻¹
<i>U. felina</i>	41,3 gC.m ⁻²	0,19	7,8 gC.m ⁻² .an ⁻¹	21,9 gC.m ⁻² .an ⁻¹	2,7 gN.m ⁻² .an ⁻¹	0,2 I (= 7,4 gC.m ⁻² .an ⁻¹)	37,1 gC.m ⁻² .an ⁻¹
	9,2 gN.m ⁻²		1,7 gN.m ⁻² .an ⁻¹			0,4 I (= 19,8 gC.m ⁻² .an ⁻¹)	49,5 gC.m ⁻² .an ⁻¹
						0,2 I (= 1,1 gN.m ⁻² .an ⁻¹)	5,5 gN.m ⁻² .an ⁻¹
						0,4 I (= 2,9 gN.m ⁻² .an ⁻¹)	7,3 gN.m ⁻² .an ⁻¹
<i>A. digitatum</i>	4,7 gC.m ⁻²	0,36	1,7 gC.m ⁻² .an ⁻¹	6,0 gC.m ⁻² .an ⁻¹	0,7 gN.m ⁻² .an ⁻¹	0,4 I (= 5,1 gC.m ⁻² .an ⁻¹)	12,8 gC.m ⁻² .an ⁻¹
	1,3 gN.m ⁻²		0,5 gN.m ⁻² .an ⁻¹			0,6 I (= 11,6 gC.m ⁻² .an ⁻¹)	19,3 gC.m ⁻² .an ⁻¹
						0,4 I (= 0,8 gN.m ⁻² .an ⁻¹)	2,0 gN.m ⁻² .an ⁻¹
						0,6 I (= 1,8 gN.m ⁻² .an ⁻¹)	3,0 gN.m ⁻² .an ⁻¹

Tableau 19 : Estimation de l'ingestion annuelle (en carbone et azote) des trois espèces dominantes du peuplement en fonction de leur production (P), leur respiration (R), leur excrétion (Ex) et leur égestion (Eg) annuelles et selon l'équation : $I = P + R + Ex + Eg$.

(1981) estiment un flux entrant de $359 \text{ gC.m}^{-2}\text{.an}^{-1}$ en mer de Wadden, Stephens *et al.* (1967) mesurent un apport de $200 \text{ gC.m}^{-2}\text{.an}^{-1}$ dans une baie de la côte ouest du Canada et Mann (1982) propose une fourchette de 100 à $300 \text{ gC.m}^{-2}\text{.an}^{-1}$ pour la frange littorale soumise aux apports terrestres et à la production des macrophytes. L'estimation du bilan annuel des flux d'énergie au sein de la communauté benthique des sédiments grossiers du golfe normanno-breton (Chardy, 1987) met en évidence également un plus faible flux entrant dans le système benthique ($28 \text{ gC.m}^{-2}\text{.an}^{-1}$, pour une biomasse macrobenthique moyenne de 20 gC.m^{-2} dont 87 % de filtreurs). Mais, cette simulation montre que le système benthique est largement dépendant des zones côtières productives voisines (source d'énergie principalement allochtone) et souligne en particulier la sensibilité du compartiment suspensivore à l'apport exogène : une source d'énergie constituée uniquement par la production primaire pélagique locale conduirait à la disparition de ce compartiment.

CONCLUSION

CONCLUSION

Dans la problématique générale d'étude des flux de matière en zone côtière, ce travail visait à la compréhension du fonctionnement, par les échanges à l'interface eau-sédiment, d'un peuplement benthique essentiellement suspensivore. Dans les zones côtières de faible profondeur où le brassage rend la masse d'eau homogène, les organismes benthiques, en particulier la macrofaune suspensivore, interviennent dans le contrôle de la biomasse phytoplanctonique. Le contrôle se fait à la fois par la consommation du seston (Ott & Fedra, 1977 ; Cloern, 1982 ; Hily, 1991) et par l'apport de substances dissoutes représentant une part non négligeable des nutriments nécessaires à la production primaire (Hopkinson *et al.*, 1991 ; Cockcroft & McLachlan, 1993). Ainsi, la compréhension du couplage pélago-benthique apparaît nécessaire dans l'étude du cycle du carbone en zone côtière pour la détermination de son rôle à l'échelle de l'océan mondial (en tant que source ou puits de dioxyde de carbone) mais également dans l'étude du cycle de l'azote qui constitue souvent l'élément limitant de la production primaire.

Le peuplement considéré colonise un fond caillouteux du détroit du Pas de Calais soumis à un hydrodynamisme intense engendré par les courants de marée. L'étude du fonctionnement du peuplement a débuté par une approche de terrain. L'étude quantitative préliminaire, réalisée grâce à l'utilisation de la plongée, confirme la richesse spécifique de ce type de peuplement et montre la dominance de l'épifaune, en particulier suspensivore. La biomasse, qui montre une fluctuation saisonnière, apparaît comme l'une des plus importantes en zone tempérée : 281 g(PSLC).m⁻² en moyenne. Cette forte biomasse ainsi que la large représentation du peuplement en Manche justifient l'intérêt qui lui est porté dans le cadre de l'étude du couplage pélago-benthique en zone côtière. Quelle que soit la période de l'année, le peuplement est dominé par les trois mêmes espèces. Ces trois espèces, qui constituent au moins 97 % de la biomasse, se nourrissent aux dépens de la masse d'eau. Leurs modes de nutrition différents semblent complémentaires : l'ophiure *Ophiothrix fragilis* capture essentiellement les micro-organismes phytoplanctoniques et la matière organique particulaire, l'octocoralliaire *Alcyonium digitatum* capture les micro-organismes zooplanctoniques et l'anémone *Urticina felina* est principalement macrophage. Par leur forte biomasse, leur dominance constante au sein du peuplement et leurs modes de nutrition, ces trois espèces constituent un résumé réaliste du peuplement. Ainsi, les phases suivantes de l'étude du peuplement, l'expérimentation au laboratoire et *in situ*, ont pu se limiter à ces trois espèces.

Cette approche expérimentale visait à quantifier les échanges de carbone et d'azote liés au métabolisme des trois espèces pour estimer ces échanges à l'échelle de l'année et du peuplement. *Ophiothrix fragilis* a déjà fait l'objet de nombreuses études. Ainsi, pour cette espèce, certaines valeurs de métabolisme ont pu être directement tirées de la littérature ou complétées en suivant des protocoles expérimentaux déjà établis. Bien

qu'également très communes, les deux autres espèces sont peu étudiées et n'ont pas, en particulier, fait l'objet d'étude de métabolisme. Les mesures de respiration (consommation d'oxygène et production de dioxyde de carbone) et d'excrétion (production d'ammoniaque), menées sur les trois espèces en laboratoire ou sur le bateau, donnent des résultats reproductibles et montrent l'adéquation des méthodes employées. Le suivi saisonnier indique l'influence des paramètres environnementaux (température et disponibilité de nourriture) sur la respiration et l'excrétion, tandis que les mesures réalisées sous conditions de nutrition contrôlées confirment l'influence de l'état nutritionnel et permettent d'expliquer les réponses différentes des trois organismes étudiés en relation avec leurs modes de nutrition. Les quelques mesures *in situ* en chambre benthique montrent la faisabilité de l'expérience malgré les conditions environnementales difficiles (courants intenses et profondeur relativement importante limitant dans le temps le travail des plongeurs), mais restent insuffisantes pour permettre une correction des mesures effectuées en laboratoire.

Des bilans provisoires de production de carbone et d'azote du peuplement sont proposés à partir des résultats obtenus en laboratoire ou sur le bateau. En considérant les variations saisonnières de métabolisme des trois espèces ainsi que leurs variations de bio-masse, le flux de carbone, sous forme de dioxyde de carbone, du peuplement vers la masse d'eau est estimé à $142 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ et le flux d'azote, sous forme d'ammoniaque, à $19 \text{ gN.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Ces flux représentent 40 à 60 % des besoins en carbone du phytoplancton et 30 à 50 % de ses besoins en azote, suivant les différentes estimations de la production primaire pélagique dans le détroit du Pas de Calais (Quisthoudt, 1987 ; Hoch, 1995). Ces bilans de production de carbone et d'azote reposent sur des expériences de respiration et d'excrétion ammoniacuée nombreuses et reproductibles, tenant compte de différentes variables environnementales ou propres aux organismes. Cependant, ces bilans sont établis par extrapolations de mesures sur des durées de 6 h à des durées journalières, sans tenir compte de variations circadiennes. De plus, ces mesures effectuées en laboratoire (ou sur le pont du bateau) ne sont pas validées par des mesures *in situ*. L'expérimentation en laboratoire présente l'avantage de contrôler le milieu, mais cet avantage constitue également son défaut majeur puisque l'organisme est étudié dans un contexte très différent de son environnement naturel. Les mesures en chambre benthique, envisagées dans le cadre de cette étude, auraient permis de limiter les modifications de milieu liées à l'expérimentation, et ainsi de valider ou corriger les ordres de grandeur obtenus en laboratoire. Elles auraient également permis de tester l'interaction entre les trois espèces d'une part et entre les espèces et le sédiment d'autre part. En effet, des études sur les flux à l'interface eau-sédiment (Boucher & Boucher-Rodoni, 1988 ; Boucher-Rodoni & Boucher, 1990) ont montré que les mesures sur l'ensemble du système ne donnent pas le même résultat que par addition des mesures réalisées séparément sur les différents constituants du système, cette addition ne tenant pas compte

des interactions (synergiques ou antagonistes) entre les constituants. D'autre part, ces bilans résultent de l'étude d'un seul processus de production de carbone et d'un seul processus de production d'azote ; l'égestion, source à la fois de carbone et d'azote, n'a pas été abordée.

Le comportement alimentaire de la plus grande partie de l'épifaune du peuplement semble constituer le processus déterminant des transferts de matières de la masse d'eau vers le compartiment benthique. Cependant, l'ingestion est difficilement quantifiable chez les trois espèces étudiées. Les expériences de nutrition déjà réalisées sur *Ophiothrix fragilis* ont pu être complétées. Ces expériences, réalisées en canal hydrodynamique à partir d'une culture monospécifique de diatomées, montrent l'incidence des variations de flux sur la capacité de filtration de l'espèce, que ces variations soient dues au courant ou à la disponibilité de diatomées, mais restent insuffisantes pour l'établissement d'un bilan fiable d'ingestion. Un tel bilan nécessiterait un complément d'expériences faisant intervenir différentes sources de substances nutritives et la prise en compte des variations temporelles des conditions hydrodynamiques (à l'échelle du cycle de marée, à l'échelle des alternances vives-eaux/mortes eaux). L'application d'expériences de nutrition en canal hydrodynamique a été tentée sur *Alcyonium digitatum* mais nécessite encore quelques mises au point et observations concernant notamment la périodicité et les stimuli de l'expansion des polypes ; par contre, elle n'est pas envisageable pour *Urticina felina* qui se nourrit de façon sporadique, en fonction de l'opportunité de rencontre de proies.

Aucun bilan d'ingestion ne pouvant être établi expérimentalement, les flux entrants dans le système benthique (résumés par l'ingestion des trois populations dominantes du peuplement macrobenthique) sont estimés à partir de l'équation d'équilibre énergétique appliquée à chacune des trois espèces. Bien que très grossière, car reposant sur de nombreuses hypothèses, cette estimation montre que le fonctionnement du système dépend en partie de l'advection et d'une source de matière allochtone. Le fonctionnement du peuplement des cailloutis du détroit du Pas de Calais peut s'expliquer par les caractéristiques physiques de la zone. D'une part, la masse d'eau côtière est enrichie par les apports terrigènes et la diffusion vers les eaux du large est limitée (Pingree *et al.*, 1975). D'autre part, la turbulence due aux vents et aux effets des courants de marée sur le sédiment grossier tend à homogénéiser la colonne d'eau. Ce type de fonctionnement est classique dans les baies ou en zones côtières de faible profondeur, où le brassage de la masse d'eau par les courants de marée assure une homogénéité de la colonne d'eau. Le phytoplancton vivant, principalement produit dans la couche supérieure de la masse d'eau, est ainsi disponible pour les organismes benthiques et l'ensemble des conditions environnementales favorisent l'abondance des suspensivores. Plusieurs auteurs ont montré que la filtration par des populations denses de suspensivores assure un contrôle de la biomasse phytoplanctonique et de la dynamique du seston dans différents systèmes côtiers. En baie de San Francisco, Cloern (1982) et Officer *et al.* (1982) comparent les

caractéristiques biologiques de la masse d'eau avec la capacité de filtration estimée des espèces dominantes de la macrofaune benthique et montrent que cette filtration constitue le principal facteur de contrôle de la biomasse phytoplanctonique. De même, Hily (1991) montre que les organismes benthiques (éponges, bivalves, balanes, ophiures, ascidies) peuvent, par leur activité suspensivore, contrôler la biomasse phytoplanctonique en rade de Brest en été et en hiver (c'est à dire en dehors des périodes de bloom).

Ces organismes suspensivores n'agissent pas uniquement comme des filtreurs prélevant le matériel dans la masse d'eau, ils contribuent également par leur métabolisme à l'apport de substances nutritives pour la masse d'eau, favorisant ainsi la production primaire. Dame & Libes (1993) montrent, par des mesures *in situ*, que malgré la pression exercée par la filtration, la production phytoplanctonique d'un estuaire de Caroline du Sud est favorisée par la présence d'une forte densité d'huitres. Les fortes densités d'organismes benthiques suspensivores des systèmes côtiers de faibles profondeurs et de masse d'eau verticalement homogène assureraient donc un feedback positif à leur forte consommation en phytoplancton par un rejet important de substances nutritives favorisant la production phytoplanctonique. L'équation d'équilibre énergétique appliquée à chacune des trois espèces dominantes du peuplement macrobenthique permet également une estimation des flux sortant de carbone et d'azote du système benthique vers la masse d'eau (respiration + égestion = 437,7 à 456,6 gC.m⁻².an⁻¹ ; excrétion + égestion = 76,2 à 79 gN.m⁻².an⁻¹ ; tableau 19). Le modèle de Dewailly (1995) estime un flux sortant de 506,5 gC.m⁻².an⁻¹ et de 86,1 gN.m⁻².an⁻¹ par la seule population d'*O. fragilis*. Dans ces deux approches, le système apparaît donc comme une source de dioxyde de carbone et de substances nutritives.

Dans ces estimations basées sur l'équation d'équilibre énergétique, la différence entre flux entrant et flux sortant correspond à la production des organismes macrobenthiques et représente donc un stockage provisoire de matière organique. Le métabolisme net du système côtier, permettant de déterminer s'il constitue une source ou un puits de dioxyde de carbone, correspond à la différence entre la production de matière organique (production primaire) et l'oxydation de cette matière organique (consommation). Si la production est supérieure à la consommation, le système est autotrophe et il constitue un puits de CO₂ ; si la production est inférieure à la consommation, le système est hétérotrophe et constitue une source de CO₂. L'étude de Smith & Hollibaugh (1993) synthétise le fonctionnement de 22 systèmes côtiers : parmi eux, 13 apparaissent hétérotrophes (donc sources de CO₂), 3 sont en équilibre et 6 sont faiblement autotrophes (puits de CO₂). Dans notre étude, la consommation apparaît nettement supérieure à la production, le système est donc hétérotrophe et source de CO₂. Cette conclusion sur le fonctionnement du système n'est basée que sur l'étude du peuplement macrobenthique, les autres compartiments benthiques y étant ignorés. La contribution du compartiment macrobenthique dans le métabolisme benthique total varie

considérablement d'un système à un autre. Ainsi, dans la littérature, nous avons relevé des contributions du compartiment macrobenthique à la respiration benthique totale allant de 6 à 84 %. Dans une communauté benthique de sables fins de Manche occidentale (Baie de Saint-Brieuc), Chardy *et al.* (1993) estiment que la contribution de la macrofaune à la respiration benthique totale (évaluée à $192 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) est négligeable puisqu'elle ne représente que 6 %. Dans une autre communauté benthique de sables fins de Manche occidentale (Baie de Morlaix), Chardy & Dauvin (1992) estiment une contribution de 14 % de la macrofaune à la respiration benthique totale (évaluée à $61 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$). En Atlantique Nord, Smith (1973) mesure une contribution de 5 à 27 % de la macrofaune à la respiration benthique d'une communauté de sables fins et Banse *et al.* (1971) montrent une contribution de la macrofaune de 20 à 40 % sur des fonds sableux et vaseux. Sur des sédiments sablo-vaseux du détroit de Bering, Grebmeier *et al.* (1988 et 1989) attribuent 20 % de la respiration benthique à la macrofaune dans une zone de faible production primaire pélagique ($50 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et de faible biomasse macrobenthique ($6,3 \text{ gC.m}^{-2}$) et une contribution de 70 % dans une zone de plus forte production primaire pélagique ($250 \text{ à } 300 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$) et de plus forte biomasse macrobenthique ($20,2 \text{ gC.m}^{-2}$). Enfin, Asmus (1982) mesure une contribution de 84 % de la macrofaune à la respiration benthique d'une communauté de sables intertidale de la Mer de Wadden.

Les informations acquises sur le métabolisme des trois espèces dominantes sont encore insuffisantes pour l'élaboration d'un modèle résumant le fonctionnement du peuplement, et seule une estimation grossière de flux de carbone et d'azote est envisagée. A partir des données acquises sur *Ophiothrix fragilis* depuis plusieurs années (notamment dans le cadre de cette étude), un premier travail de modélisation a été entrepris (Dewailly, 1995). D'une part, l'ingestion est simulée grâce à un modèle fonctionnant à l'échelle d'un cycle de marée et prenant en compte la disponibilité du phytoplancton, la vitesse du courant à proximité du fond et les variations du comportement suspensivore de l'espèce. D'autre part, un modèle de flux de carbone et d'azote intégrant les entrées dans le système (ingestion) et les pertes (égestion, excrétion et respiration) permet de calculer la production annuelle de la population d'ophiures. Les écarts relevés entre la production observée et la production calculée par simulation témoignent d'une modélisation imparfaite et confirment l'insuffisance des données expérimentales. Les principales lacunes de ce modèle résultent de la connaissance incomplète de certains mécanismes liés à l'activité ou au métabolisme de l'espèce (nutrition et égestion notamment) et de la généralisation de résultats expérimentaux obtenus dans des conditions particulières d'environnement et d'état physiologique. En particulier, l'expression de la nutrition d'*O. fragilis* (et donc de son égestion qui en dépend directement) ne peut pas être réaliste sans la prise en compte des différentes ressources nutritives de l'espèce (ingestion phytoplanctonique plurispécifique associée à une ingestion de particules détritiques), ni

sans celle des phénomènes physiques liés aux conditions particulières du milieu (tels que les remises en suspension).

A l'issu de l'ensemble de ce travail, il apparaît donc nécessaire de poursuivre l'expérimentation en laboratoire et de mettre au point différents systèmes de mesures *in situ* afin de compléter les connaissances et de limiter les approximations des processus impliqués dans les transferts à l'interface eau-sédiment. Le résumé du peuplement benthique par les trois espèces dominantes en terme de biomasse n'est pas remis en cause dans ce contexte sédimentaire limitant la meiofaune et l'activité microbienne ; mais les données concernant l'activité de ces espèces doivent être renforcées. Ainsi, les mesures de respiration et d'excrétion en laboratoire devront être menées sur des durées plus longues (cycles de 24 h) et sous des conditions de courant différentes, les mesures de nutrition en canal hydrodynamique devront être poursuivies et améliorées pour *O. fragilis* et *A. digitatum*, et des mesures d'égestion devront être élaborées. Enfin, des mesures *in situ* seront nécessaires pour la validation des valeurs de flux obtenues en laboratoire, pour la prise en compte des interactions entre les diverses composantes du système, pour vérifier si l'activité microbienne est réellement négligeable, et pour une meilleure compréhension des phénomènes physiques et biologiques à proximité du fond. Enfin, notre étude limitée à une station au sein de l'un des différents faciès du peuplement devra être élargie à l'ensemble du peuplement des cailloutis du détroit du Pas de Calais, puis généralisée à l'échelle du peuplement en Manche (30 à 40 % de sa superficie). Cette étude à grande échelle spatiale pourrait alors être intégrée à un bilan global de fonctionnement de la Manche permettant de déterminer son rôle en tant que puits ou source de dioxyde de carbone.

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.
- Allen J.**, 1899. On the fauna and bottom deposits near the thirty-fathoms line from Eddystone to Start-Point. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 5: 365-542.
- Améziane N., Chardy P. & J.C. Dauvin**, 1996. Modelling carbon flows in soft-bottom communities from the bay of Morlaix, western English Channel. In : *Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters*. 28 EMBS Symposium, Eleftheriou *et al.* (ed), Danemark, 215-224.
- Aminot A. & R. Kerouel**, 1982. Dosage automatique de l'urée dans l'eau de mer : une méthode très sensible au diacétylmonoxime. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 174-183.
- Ancellin J.**, 1957. Observations sur la faune et les fonds de pêche de quelques secteurs de la Manche et des Mers Nordiques. *Rev. Trav. I.S.T.P.M.*, 21 (4): 449-484.
- Anderson D.H. & R.J. Robinson**, 1946. Rapid electrometric determination of the alkalinity of sea water. *Ind. Eng. Chem.*, 18: 767-769.
- Anonyme**, 1986. Fifth report of the Benthos Ecology Working Group, Ostende. *International Council for the exploration of the Sea (CM Papers and Reports)*, CM 1986 / L: 27, 33 p.
- Anonyme**, 1988. Courants de marée dans le Pas de Calais. *Service Hydrographique et Océanographique de la Marine*, Paris.
- Asmus H.**, 1982. Field measurements on respiration and secondary production of a benthic community in the northern Wadden sea. *Neth. J. Sea Res.*, 16: 403-413.
- Banse K., Nichols F.H. & D.R. May**, 1971. Oxygen consumption by the seabed. III. On the role of the macrofauna at three stations. *Vie et Milieu*, 22: 31-52.
- Bender K.**, 1972. The orthonectid, *Rhopalura ophiocomae* (Giard), found in *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) and *Ophiura albida* (Forbes) from Norway. *Sarsia*, 49: 29-32.
- Binyon J.**, 1972. Physiology of echinoderms. Pergamon Press. Oxford, New York, Toronto, Sydney, Braunschweig. 264 p.
- Boero F., Balduzzi A., Bavestrello G., Caffa B. & R. Cattaneo-Vietti**, 1986. Population dynamics of *Eudendrium glomeratum* (Cnidaria: Anthomedusae) on the Portofino Promontory (Ligurian Sea). *Mar. Biol.*, 92: 81-85.
- Booolootian R.A.**, 1966. Reproductive physiology. In: *Physiology of Echinodermata*, Booolootian, Wiley & Sons (eds.). New York, 561-613.
- Boothby K.M. & I.D. Mac Farlane**, 1986. Chemoreception in sea anemones: betaine stimulates the pre-feeding response in *Urticina eques* and *U. felina*. *J. exp. Biol.*, 125: 385-389.

- Boucher G. & R. Boucher-Rodoni**, 1988. In situ measurement of respiratory metabolism and nitrogen fluxes at the interface of oyster beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 44: 229-238.
- Boucher G., Clavier J. & C. Garrigue**, 1994. Oxygen and carbon dioxide fluxes at the water-sediment interface of a tropical lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 107: 185-193.
- Boucher-Rodoni R. & G. Boucher**, 1990. In situ study of the effect of oyster biomass on benthic exchange rates. *Hydrobiologia*, 206: 115-123.
- Boucher-Rodoni R. & K. Mangold**, 1989. Respiration and nitrogen excretion by the squid *Loligo forbesi*. *Mar. Biol.*, 103: 333-338.
- Brafield A.E. & G. Chapman**, 1965. The oxygen consumption of *Pennatularubra* Ellis and some other anthozoans. *Z. vergl. Physiol.*, 50: 363-370.
- Brafield A.E. & G. Chapman**, 1967. The respiration of *Pteroides griseum* (Bohadsch) a pennatulid coelenterate. *J. Exp. Biol.*, 46: 97-104.
- Brey T.**, 1990. Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforsch.*, 32: 329-343.
- Brey T., Rumohr H. & S. Ankar**, 1988. Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 117: 271-278.
- 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.
- Brunet C., Brylinski J.M. & S. Frontier**, 1992. Productivity, photosynthetic pigments and hydrology in the coastal front of the eastern English Channel. *J. Plankton Res.*, 14 (11): 1541-1552.
- Brylinski J.M., Dupont J. & D. Bentley**, 1984. Conditions hydrobiologiques au large du Cap Gris-Nez (France) : premiers résultats. *Oceanol. Acta*, 7 (3): 315-322.
- Brylinski J.M. & Y. Lagadeuc**, 1990. L'interface eaux côtières / eaux du large dans le Pas de Calais (côte française) : une zone frontale. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 311 Sér. II: 535-540.
- Brylinski J.M., Lagadeuc Y., Gentilhomme V., Dupont J.P., Lafite R., Dupeuple 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*, Vol. Sp. 11: 197-203.
- Cabioch L.**, 1961. Etude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. *Cah. Biol. mar.*, 21: 1-40.
- Cabioch L.**, 1967. Résultats obtenus par l'emploi de la photographie sous-marine sur les fonds du large de Roscoff. *Helg. wiss. Meeresunters.*, 15: 361-370.

- Cabioch L.**, 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques en Manche Occidentale. *Cah. Biol. mar.*, IX, 5 (suppl.): 493-720.
- Cabioch L. & F. Gentil**, 1975. Distribution des peuplements benthiques de la partie orientale de la Baie de Seine. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 280 (D): 571-574.
- Cabioch L. & R. Glaçon**, 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la Baie de Somme au Pas de Calais. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 280 (D): 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. Sci. Paris*, 285 (D): 209-212.
- Carlgren O.**, 1949. A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria. *K. svenska. Vetenskakad. Handl.*, 4 (1): 1-121.
- Carlotti F.**, 1990. Modèle de recrutement d'espèces marines. Couplage du bilan de matière individuel et de la dynamique de population. *Thèse de Doctorat de l'Université de Paris VI*, 130 p.
- Cary L.R.**, 1918. A study of respiration in Alcyonaria. *Carnegie Inst. Wash. Publ. N°252, Pap. Dept. Mar. Biol.*, 12: 185-191.
- Chapman G.**, 1972. A note on the oxygen consumption of *Renilla köllikeri*, Pfeffer. *Comp. Biochem. Physiol.*, 42 (A): 863-866.
- Chardy P.**, 1987. Modèle de simulation du système benthique des sédiments grossiers du golfe normand-breton (Manche). *Oceanol. Acta*, 10 (4): 421-434.
- Chardy P. & J.C. Dauvin**, 1992. Carbons flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel: a simulation analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 81: 147-161.
- Chardy P., Gros P., Mercier H. & Y. Monbet**, 1993. Benthic carbon budget for the Bay of Saint-Brieuc (Western Channel). Application of inverse method. *Oceanol. Acta*, 16 (5-6): 687-694.
- Chen J.C. & S.H. Lai**, 1993. Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and ammonia-N excretion of juvenile *Penaeus japonicus* Bate. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 165: 161-170.
- Chen J.C. & F.H. Nan**, 1993. Changes of oxygen consumption and ammonia-N excretion by *Penaeus chinensis* Osbeck at different temperature and salinity levels. *Journal of Crustacean Biology*, 13(4): 706-712.
- Chia F.S.**, 1976. Sea anemone reproduction: patterns and adaptative radiation. In: *Coelenterate ecology and behaviour*, Mackie (ed), Plenum Press, 262-270.
- Chia F.S. & J.G. Spaulding**, 1972. Development and juvenile growth of the sea anemone *Tealia crassicornis*. *Biol. Bull.*, 142: 206-218.
- Clabaut P.**, 1988. Dynamique sédimentaire dans le détroit du Pas de Calais (large des côtes françaises). *Thèse de doctorat de l'Université de Lille I*, 251 p.

- Clarke A.**, 1990. Faecal egestion and ammonia excretion in the Antarctic limpet *Nacella concinna* (Strebel, 1908). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 138: 227-246.
- Clavier J., Boucher G. & C. Garrigue**, 1994. Benthic respiratory and photosynthetic quotients in a tropical lagoon. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 317: 937-942.
- Cloern J.E.**, 1982. Does the benthos control phytoplankton biomass in south San Francisco bay? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9: 191-202.
- Cockcroft A.C. & A. McLachlan**, 1993. Nitrogen budget for a high-energy ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 100: 287-299.
- Colongue V.**, 1990. Utilisation et mise au point de méthodes de dosage sensibles de sels nutritifs azotés dans la couche superficielle des océans. *Mémoire d'ingénieur de l'école supérieure d'agriculture de Purpan*, 73 p.
- Conover R.J. & E.D.S. Corner**, 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycle. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 48: 49-75.
- Copin-Montégut G.**, 1989. Physico-chimie de l'eau de mer. *Oceanis*, hors série 15: 142 p.
- Cornelius P.F.S., Manuel R.L. & J.S. Ryland**, 1990. Cnidaria. In: *The marine fauna of the British Isles and North-West Europe*. Hayward & Ryland (eds), Clarendon Press, Oxford, 101-180.
- Crisp D.J.**, 1984. Energy flow measurement. In *Methods for the study of marine benthos*, Holme N.A. & A.D. McIntyre (eds), IPB Handbook N°16, 2nd ed, 284-372.
- Culberson C., Pytkowicz R.M. & J.E. Hawley**, 1970. Seawater alkalinity determination by the pH method. *J. Mar. Res.*, 28: 15-21.
- Dame R. & S. Libes**, 1993. Oyster reefs and nutrient retention in tidal creeks. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 171: 251-258.
- Dame R.F., Spurrier J.D. & R.G. Zingmark**, 1992. In situ metabolism of an oyster reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 164: 147-159.
- Dame R.F., Wolaver T.G. & S.M. Libes**, 1985. The summer uptake and release of nitrogen by an intertidal oyster reef. *Neth. J. Sea Res.*, 19 (3): 265-268.
- Dauvin J.C.**, 1984. Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. *Thèse de Doctorat d'Etat, Université Paris VI*, 468 p.
- 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 de l'Université de Lille I*, 213 p.
- Davoult D.**, 1989. Structure démographique et production de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas de Calais, France. *Vie mar.*, hors série 10: 116-127.
- Davoult D.**, 1990. Biofaciès et structure trophique du peuplement des cailloutis du détroit du Pas de Calais (France). *Oceanol. Acta*, 13: 335-348.

- Davoult D.**, 1992. Choix raisonné de l'effort d'échantillonnage lors de l'étude spatiale de peuplements macrobenthiques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 315, série III: 279-285.
- Davoult D., Degros N., Janquin M.A. & B. Soyez**, 1992. Biometrics, carbon and nitrogen content in the ophiuroid *Ophiothrix fragilis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 72: 915-918.
- Davoult D., Dewarumez J.M., Prygiel J. & A. Richard**, 1988. Carte des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. IFREMER/Région Nord-Pas de Calais, 1 carte + 30 p.
- Davoult D. & F. Gounin**, 1995a. Nitrogen excretion by a dense population of *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard): Role in the exchanges at the water-sediment interface. In: *Echinoderm Research*, Emson, Smith & Campbell (eds). Balkema, Rotterdam, 65-69.
- Davoult D. & F. Gounin**, 1995b. Suspension-feeding activity of a dense *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) population at the water-sediment interface: time coupling of food availability and feeding behaviour of the species. *Estuar. Coast. shelf Sci.*, 41: 567-577.
- Davoult D., Gounin F. & M.A. Janquin**, 1991. Ammonium excretion by the ophiurid *Ophiothrix fragilis* as a function of season and tide. *Mar. Biol.*, 111: 425-429.
- Davoult D., Gounin F. & M.A. Janquin**, 1994. Experimental nutrition in the suspension-feeding ophiurid *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) as a function of chlorophyll *a* flux. In: *Echinoderms through Time*, David, Guille, Féral & Roux (eds). Balkema, Rotterdam, 399-403.
- Davoult D., Gounin F. & A. Richard**, 1990a. Ecologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) var. *pentaphyllum* du détroit du Pas de Calais (France). De Ridder, Dubois, Lahaye & Jangoux (eds). Balkema, Rotterdam, 159-164.
- Davoult D., Gounin F. & A. Richard**, 1990b. 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.
- de Ceccatty M.P., Buisson B. & Y.M. Gargouil**, 1963. Rythmes naturels et réactions motrices chez *Alcyonium digitatum* Linn. et *Veretillum cynomorium* Cuv. *Compte Rendu des Séances de la Société de Biologie*, 157: 616-618.
- Dervin C.**, 1988. Comment interpréter les résultats d'une analyse factorielle des correspondances ? I.N.R.A.-I.N.A.-P.G., 75 p.
- Dewailly F.**, 1995. Modélisation des transferts de matière à l'interface eau-sédiment à travers une population benthique suspensivore. *DEA Universités Paris VI et Lille I*, 33 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.

- d'Hondt J.L. & M.J. d'Hondt**, 1992. First observations on the electrophoretic variability of *Alcyonium digitatum* Linnaeus, 1758 (Cnidaria, Octocorallia). *Boll. Zool.*, 59: 315-320.
- Doumenc D.A. & M. Van Praët**, 1987. Ordre des actiniaires. In: *Traité de zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome III, fascicule 3, Cnidaires, Anthozoaires*. Grassé, Masson, 257-401.
- Duineveld G.C.A., Künitzer A., Niermann U., De Wilde P.A.W.J. & J.S. Gray**, 1991. The macrobenthos of the North Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 28 (1/2): 53-65.
- Dupont J.**, 1980. Suivi hydrologique du détroit du Pas de Calais. II. Pigments végétaux, phytoplancton. *D.E.A. Université de Lille I*, 35 p.
- Eleftheriou A. & N.A. Holme**, 1984. Macrofauna techniques. In: *Methods for the study of marine benthos*, Holme & McIntyre (eds). Blackwell scientific publications, IBP Handbook 16, 140-216.
- Elmhirst R. & J.S. Sharpe**, 1923. On the colours of the sea anemone *Tealia crassicornis*. *Ann. Mag. nat. Hist.*, 11: 615-621.
- Escofier & Pagés**, 1990. Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation. Dunod, 2nde ed., 267 p.
- Farmanfarmanian A.A. & A.C. Giese**, 1963. Thermal tolerance and acclimation in the western purple sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus*. *Physiol. Zool.*, 36: 237-243.
- Fauchald K. & P.A. Jumars**, 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. mar. Biol. a. Rev.*, 17: 193-284.
- Fedra K.**, 1977. Structural features of a North Adriatic benthic community, in: *Biology of benthic organisms*, 11th European Symposium of Marine Biology, Galway October 1976. Pergamon Press, 483-492.
- Fenaux L.**, 1972. Evolution saisonnière des gonades chez l'ophiure *Ophioderma longicauda* (Retzius), Ophiuroidea. *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 57 (2): 257-262.
- Fontaine A.R.**, 1968. A new ophiuroid host for *Rhopalura ophiocomae* Giard (Orthonectida: Mesozoa). *J. Parasit.*, 54: 1251-1252.
- Frankignoulle M.**, 1992. Program "CO₂ 1.0" to calculate seawater CO₂ chemistry. University of Liege.
- Frontier S.**, 1980. Méthode statistique. Masson ed., 246 p.
- Frontier S. & D. Pichod-Viale**, 1993. Ecosystèmes - Structure, fonctionnement, évolution. Collection d'écologie, 21, Masson Paris, 2è ed, 447 p.
- Gaines A.G. & M.E.Q. Pilson**, 1972. Anoxic water in the Pettaquamscutt River. *Limnol. Oceanogr.*, 17: 42-49.

- Gaston G.R.**, 1987. Benthic polychaeta of the middle Atlantic Bight: feeding and distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36: 251-262.
- Gattuso J.P., Yellowlees D. & M. Lesser**, 1993. Depth - and light - dependant variation of carbon partitioning and utilization in the zooxanthellate scleractinian coral *Stylophora pistillata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 92: 267-276.
- Gaudy R. & J. Boucher**, 1983. Relation between respiration, excretion (ammonia and inorganic phosphorus) and activity of amylase and trypsin in different species of pelagic copepods from an Indian Ocean equatorial area. *Mar. Biol.*, 75: 37-45.
- Gemmil J.F.**, 1921. The development of the sea anemone *Bolocera tuediae* (Johnst.). *Quart. J. Micro. Sci.*, 65: 577-587.
- Gentil F.**, 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. *Thèse de 3ème cycle, Université Paris VI*, 70 p.
- Gentilhomme V.**, 1988. Contribution à l'étude de l'interface eaux côtières / eaux du large en Manche orientale : données sur la production primaire. *D.E.A. Université d'Aix-Marseille II*, 43 p.
- Gentilhomme V.**, 1992. Quantification des flux d'absorption et de régénération de l'azote minéral (nitrate, nitrite et ammonium) et organique (urée) dans la couche euphotique des océans oligotrophes. *Thèse de Doctorat de l'Université d'Aix-Marseille II*, 141 p.
- George C.L. & R.M. Warwick**, 1985. Annual macrofauna production in a hard-bottom reef community. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 65: 713-735.
- Glaçon R.**, 1977. Flore et faune du littoral du Pas de Calais et de la Manche Orientale. *Doc. Station Marine de Wimereux*, 51 p.
- Glémarec M.**, 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse de Doctorat de la Faculté des Sciences de Paris*, 167 p.
- Gnaiger E.**, 1983. Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption. In: *Polarographic oxygen sensors. Aquatic and physiological applications*. Gnaiger, E., Forstner, H. (eds.). Springer-Verlag, Heidelberg, 337-345.
- Gostan G.**, 1956. Cas d'hermaphrodisme chez *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard). *Bull. Soc. zool. Fr.*, 81: 85-87.
- Gounin F.**, 1993. L'ophiure *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) : biologie, éthologie alimentaire et rôle molysmologique dans le détroit du Pas de Calais (France). *Thèse de Doctorat de l'Université de Lille I*, 210 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.
- Graham A.**, 1971. British Prosobranchs. In: *Synopsis of the British Fauna*, Academic Press, London, New-York, San Francisco, 2, 112 p.

- Grebmeier J.M., Feder H.M. & C.P. McRoy**, 1989. Pelagi-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. II. Benthic community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 51: 253-268.
- Grebmeier J.M., McRoy C.P. & H.M. Feder**, 1988. Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. I. Food supply source and benthic biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 48: 57-67.
- Gruvel A. & E. Fischer-Piette**, 1939. Distribution de quelques communautés animales sessiles sur les fonds dragables de Granville à Bréhat. *Ann. Inst. Océan.*, 19: 79-102.
- 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 Milieu*, XXII B (1): 93-158.
- Hand C.**, 1955. The sea anemones of central California, Part 2. The endomyarian and mesomyarian anemones. *Wasmann J. Biol.*, 13: 37-99.
- Harris E.**, 1959. The nitrogen cycle in Long Island Sound. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 17: 31-65.
- Hartmann-Schröder G.**, 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. Die tierwelt Deutschlands 58. G. Fischer Verlag, Jena, 594 p.
- Hartnoll R.G.**, 1975. The annual cycle of *Alcyonium digitatum*. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 3: 71-78.
- Hartnoll R.G.**, 1976. Reproductive strategy in two british species of *Alcyonium*. In: *Biology of benthic organisms*. Pergamon press ed. 321-328.
- Hatcher A.I.**, 1989. RQ of benthic marine invertebrates. *Mar. Biol.*, 102: 445-452.
- Hatcher A.I.**, 1991. The use of metabolic ratios for determining the catabolic substrates of a solitary ascidian. *Mar. Biol.*, 108: 433-440.
- Hayward P.J. & J.S. Ryland**, 1990. The marine fauna of the British Isles and North-West Europe. Clarendon Press, Oxford, 996 p.
- Hickson S.J.**, 1892. Some preliminary notes on the anatomy and habits of *Alcyonium digitatum*. *Proceedings of the Cambridge philosophical Society*, 7: 305-308.
- Hickson S.J.**, 1895. The anatomy of *Alcyonium digitatum*. *Quart. J. Micro. Sci.*, 37: 343-389.
- Hickson S.J.**, 1901. *Alcyonium*. *L.M.B.C. Memoirs, V, Proc. & Transact. Liverpool Biol. Soc.*, 15: 92-113.
- Hily C.**, 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la rade de Brest. *Thèse d'Etat, Université de Bretagne Occidentale*, 359 p.
- Hily C.**, 1991. Is the activity of benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the bay of Brest? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 69: 179-188.

- Hily C., Girardot J.P. & B. Quéguiner**, 1988. Rythme tidal d'activité trophique d'*Ophiothrix fragilis* en rade de Brest. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 307, Sér III: 265-270.
- Hoch T.**, 1995. Modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant la production biologique en Manche (N, P, Si). *Thèse de Doctorat de l'Université de Paris VII*, 213 p.
- Hochachka P.W. & G.N. Somero**, 1973. Strategies of biochemical adaptation. W.B. Saunders Co., Philadelphia.
- Hoeger U., Mommsen T.P., O'Dor R. & D. Webber**, 1987. Oxygen uptake and nitrogen excretion in two cephalopods, octopus and squid. *Comp. Biochem. Physiol.*, 87A: 63-67.
- Holme N.A.**, 1953. The biomass of the bottom fauna of the English Channel off Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 32: 1-49.
- Holme N.A.**, 1961. The bottom fauna of the English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 41: 397-461.
- 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.**, 1983. Fluctuations in the benthos of the western English Channel. *Oceanol. Acta*, Actes du 17^e Symposium Européen de Biologie Marine, Brest, 27 sept - 1 oct 1982, 121-124.
- Holme N.A.**, 1984. Fluctuations of *Ophiothrix fragilis* in the western English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 64: 351-378.
- Hopkinson C.S., Fallon R.D., Jansson B.O. & J.P. Schubauer**, 1991. Community metabolism and nutrient cycling at Gray's reef, a hard bottom habitat in the Georgia bight. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 73: 105-120.
- Hyman L.H.**, 1940. The invertebrates: protozoa through ctenophora. McGraw-Hill Book Company, New York and London, 726 p.
- Ikeda T.**, 1977. The effects of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. VI. Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species maintained under fed and starved conditions. *Mar. Biol.*, 41: 241-252.
- Ingle R.W.**, 1983. Shallow-water crabs. In: *Synopsys of the British Fauna*, Cambridge University Press, 25, 206 p.
- Jacques T.G. & M.E.Q. Pilson**, 1980. Experimental ecology of the temperate scleractinian coral *Astrangia danae*. I. Partition of respiration, photosynthesis and calcification between host and symbionts. *Mar. Biol.*, 60: 167-178.
- Jangoux M.**, 1982. Excretion. In: *Echinoderm nutrition*, Jangoux & Lawrence (eds). Balkema, Rotterdam, 437-445.

- Keegan B.F., O'Connor B.D.S. & G.F. Konnecker**, 1985. Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland. XX: Echinoderm aggregations. *Proc. R. Ir. Acad.*, 85 B: 91-99.
- King P.E.**, 1974. British sea spiders. In: *Synopsis of the British Fauna*, Academic Press London and New York, 5, 68 p.
- Køehler R.**, 1921. Faune de France. I. Echinodermes, Librairie Fac. Sci. Paris, 210 p.
- Koroleff F.**, 1970. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. Informations on technics and methods for sea water analysis. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 3: 19-22.
- Krebs C.J.**, 1988. The experimental approach to rodent population dynamics. *Oikos*, 52 (2): 143-149.
- Kristensen E.**, 1993. Seasonal variations in benthic community metabolism and nitrogen dynamics in a shallow, organic-poor danish lagoon. *Estuar. Coast. shelf Sci.*, 36: 565-586.
- Kuipers B.R., de Wilde P.A. & F. Creutzberg**, 1981. Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5: 215-221.
- Larsonneur C., Bouysse P. & J.P. Auffret**, 1982. The superficial sediments of the English Channel and its Western approaches. *Sedim.*, 29: 851-864.
- Lawn I.D.**, 1975. An electrophysiological analysis of chemoreception in the sea anemone *Tealia felina*. *J. exp. Biol.*, 63: 525-536.
- Lawrence J.M. & J.M. Lane**, 1982. The utilization of nutrients by postmetamorphic echinoderms. In: *Echinoderm nutrition*, Jangoux & Lawrence (eds). Balkema, Rotterdam, 331-371.
- Le Borgne R.P.**, 1979. Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 37: 127-137.
- Le Borgne Y.**, 1986. La culture des micro-algues. In: *Aquaculture*, Technique et Documentation (Ed.). Paris, 181-192.
- Lefebvre A.**, 1996. Reproduction d'*Ophiothrix fragilis* (Echinoderme : Ophiuroide) en mer mégatidale (Manche) : évolution qualitative et quantitative de la maturation gonadique et distribution larvaire. *DEA Universités Paris VI et Lille I*, 31 p.
- Lefebvre J.**, 1980. Introduction aux analyses statistiques multidimensionnelles. 2nde ed. Masson Paris, 250 p.
- Le Fèvre-Lehöerff G., Grosse H. & A. Derrien**, 1983. Evolution des populations planctoniques animales en Manche et au sud de la Mer du Nord. *Oceanol. Acta.*, Actes 17^e Symposium Européen de Biologie Marine, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, 131-135.
- Lefranc G.**, 1970. Biologie de la morue du sud de la Mer du Nord et de la Manche orientale. *Rec. Trav. Inst. Pêches marit.*, 34 (3): 277-296.

- Legendre L. & P. Legendre**, 1984. *Ecologie numérique. 2: la structure des données écologiques*. Collection d'écologie, 12, Masson Ed., 335 p.
- Leloup E.**, 1952. *Faune de Belgique - Coelentérés*. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, 283 p.
- Leonard A.B.**, 1989. Functional response in *Antedon mediterranea* (Lamarck) (Echinodermata: Crinoidea): the interaction of prey concentration and current speed on a passive suspension feeder. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 127: 81-103.
- Lesser M.P., Witman J.D. & K.P. Sebens**, 1994. Effects of flow and seston availability on scope for growth of benthic suspension-feeding invertebrates from the gulf of Maine. *Biol. Bull.*, 187: 319-335.
- L'Helguen S., Madec C. & P. Le Corre**, 1993. Nutrition azotée du phytoplancton dans les eaux brassées de la Manche occidentale. *Oceano. Acta.*, 16 (5-6): 653-660.
- Loseva L.M.**, 1971. Observations on oogenesis of actinians. II. Oogenesis in *Tealia crassicornis* (Muell.), *Metridium senile* (L.) and *Protanthea simplex* (Carlg.). *Vestn. Leningr. Univ. Biol.*, 9: 22-29.
- Lucas A.**, 1992. *Bioénergétique des animaux aquatiques*. Masson, Paris, 179 p.
- Mac Bride E.W.**, 1907. The development of *Ophiothrix fragilis*. *Quart. J. Micro. Sci.*, 51: 557-606.
- Mac Farlane I.D.**, 1970. Control of preparatory feeding behaviour in the sea anemone *Tealia felina*. *J. exp. Biol.*, 53: 211-220.
- Mac Farlane I.D. & I.D. Lawn**, 1972. Expansion and contraction of the oral disc in the sea anemone *Tealia felina*. *J. exp. Biol.*, 57: 633-649.
- Madsen F.J.**, 1943. The danish octocorals from the waters inside Skagen. *Vidensk. Medd. Dansk. Naturh. Foren.*, 107: 1-12.
- Madsen F.J.**, 1944. Octocorallia (Stolonifera - Telestacea - Xeniidea - Alcyonacea - Gorgonacea). *Danish Ingolf-Exped.*, Copenhagen, V(13): 1-65.
- Mann K.H.**, 1982. *Ecology of coastal waters. A system approach*. Studies in Ecology. University of California Press. Los Angeles, 322 p.
- Manuel R.L.**, 1981. *British Anthozoa*. Kermack & Barnes (Eds). Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco, 241 p.
- Matsakis S.**, 1992. Ammonia excretion rate of *Clytia* spp. hydromedusae (Cnidaria, Thecata): effects of individual dry weight, temperature and food availability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 87: 55-63.
- Matthews A.**, 1917. The development of *Alcyonium digitatum* with some notes on the early colony formation. *Quart. J. Micro. Sci.*, 62: 43-94.
- Mayzaud P.**, 1973. Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. II. Studies of the metabolic characteristics of starved animals. *Mar. Biol.*, 21: 19-28.
- Mayzaud P. & R.J. Conover**, 1988. O:N atomic ratio as a tool to describe zooplankton metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 45: 289-302.

- Migné A.**, 1992. Richesse et hétérogénéité spatiale de l'épifaune suspensivore du peuplement des cailloutis (Déroit du Pas de Calais, France). Perspectives d'évaluation de la production secondaire et des transferts de matières entre la masse d'eau et le peuplement. *DEA Universités Paris VI et Lille I*, 26 p.
- Migné A. & D. Davoult**, 1993. Relations "taille-poids" chez quelques cnidaires coloniaux. *Cah. biol. mar.*, 34: 103-110.
- Migné A. & D. Davoult**, 1995. Multi-scale heterogeneity in a macrobenthic epifauna community. *Hydrobiologia*, 300/301: 375-381.
- Migné A. & D. Davoult**, 1996. Carbon-dioxide production and metabolic parameters in the ophiurid *Ophiothrix fragilis*. *Mar. Biol.*, sous presse.
- Migné A. & D. Davoult**, 1997a. Oxygen consumption in two benthic cnidarians: *Alcyonium digitatum* (Linnaeus, 1758) and *Urticina felina* (Linnaeus, 1767). Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology, Nationaal Natuurhistorisch Museum, The Netherlands, sous presse.
- Migné A. & D. Davoult**, 1997b. Ammonium excretion in two benthic cnidarians: *Alcyonium digitatum* (Linnaeus, 1758) and *Urticina felina* (Linnaeus, 1767). *J. Sea Res.*, sous presse.
- Migné A., Davoult D., Janquin M.A. & A. Kupka**, 1996. Biometrics, carbon and nitrogen content in two cnidarians: *Urticina felina* and *Alcyonium digitatum*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 76: 595-602.
- Molander A.R.**, 1916. Northern and Arctic invertebrates in the collection of the Swedish State Museum. VII. Alcyonacea. *Kgl. Svensk. Vet. Akad. Stockholm*, 51: 3-94.
- Moyse J. & P.A. Tyler**, 1990. Echinodermata. In: *The marine fauna of the British Isles and North-West Europe*. Hayward & Ryland (eds). Clarendon Press, Oxford, 839-871.
- Officer C.B., Smayda T.J. & R. Mann**, 1982. Benthic filter feeding: a natural eutrophication control. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9: 203-210.
- Okamura B.**, 1990. Behavioural plasticity in the suspension feeding of benthic animals. R.N. Hugues (ed), NATO ASI series vol G20, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 6: 37-660.
- Ölscher M.A. & K. Fedra**, 1977. On the ecology of a suspension feeding benthic community: filter efficiency and behaviour. In: *Biology of benthic organisms*. Keegan B.F., Ceidgh P.O. & P.J.S. Boadegn (eds). Pergamon Press, Oxford, 483-492.
- O'Neill R.**, 1971. Function minimization using a simplex procedure. Algorithm AS 47. *Applied Statistics*, 21: 338-345.
- Ott J. & K. Fedra**, 1977. Stabilizing properties of a high-biomass benthic community in a fluctuating ecosystem. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 30: 485-494.

- Parsons T.R., Takahashi M. & B. Hargrave**, 1984. Biological oceanographic processes. Pergamon Press, 3 ed, 330 p.
- Patent D.H.**, 1969. The reproductive cycle of *Gorgonocephalus caryi*. *Biol. Bull. (Woods Hole, Mass.)*, 136: 241-252.
- Patterson M.R.**, 1991. Passive suspension feeding by an octocoral in plankton patches: empirical test of a mathematical model. *Biol. Bull.*, 180: 81-92.
- Patterson M.R. & K.P. Sebens**, 1989. Forced convection modulates gas exchange in cnidarians. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 86: 8833-8836.
- Pax F.**, 1936. Anthozoa. Teil II : Unterklasse Octocorallia. *Tierwelt Nord und Ostsee*, 30: 221-317.
- Pearson T.H.**, 1971. Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland. II Analysis of the macrofauna by comparison of feeding groups. *Vie Milieu*, suppl. 22: 53-91.
- Peck L.S., Morris D.J., Clarke A. & L.J. Homes**, 1986. Oxygen consumption and nitrogen excretion in the Antarctic brachiopod *Liothyrella uva* (Jackson, 1912) under simulated winter conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 104: 203-213.
- Pedrotti M.L.**, 1993. Spatial and temporal distribution and recruitment of echinoderm larvae in the ligurian sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 73: 513-530.
- Pingree R.D., Pennycuik L. & B. Gaw**, 1975. A time-varying temperature model of mixing in the English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55: 975-992.
- Pingree R.D. & L. Maddock**, 1977. Tidal residuals in the English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 57: 339-354.
- Pratt E.M.**, 1905. The digestive organs of the alcyonaria and their relation to the mesogloæal cell plexus. *Quart. Journ. Mic. Sci.*, 49: 327-363.
- Prygiel J.**, 1987. Etude du peuplement à *Ophelia borealis* et de l'annélide *Nephtys cirrosa* (Ehlers, 1868) en Manche orientale et en Mer du Nord occidentale. *Thèse de Doctorat de l'Université de Lille I*, 128 p.
- Prygiel J., Davoult D., Dewarumez J.M., Glaçon R. & A. Richard**, 1988. Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 306 Sér. III: 5-10.
- Quetin L.B., Ross R.M. & K. Uchio**, 1980. Metabolic characteristics of midwater zooplankton: ammonia excretion, O:N ratios, and the effect of starvation. *Mar. Biol.*, 59: 201-209.
- 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. Sci. Paris*, 304 Sér. III (10): 245-250.
- Rachor E.**, 1982. Biomass distribution and production estimates of macro-endofauna in the North Sea. ICES C.M. 1982/L, 2: 1-10.

- Regnault M.**, 1981. Respiration and ammonia excretion of the shrimp *Crangon crangon* L. Metabolic responses to prolonged starvation. *J. comp. Physiol.*, 4: 549-555.
- Retière C.**, 1975. Distribution des peuplements benthiques des fonds meubles du Golfe Normanno-Breton. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 280 (D): 697-699.
- Retière C.**, 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du Golfe Normanno-Breton. *Thèse d'Etat, Université de Rennes*, 370 p.
- Ricker W.E.**, 1973. Linear regressions in fishery research. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 (3): 409-434.
- Robertson A.I.**, 1979. The relationship between annual production: biomass ratios and lifespan for marine macrobenthos. *Oecologia (Berl.)*, 38: 193-202.
- Robins M.W.**, 1968. The ecology of *Alcyonium* species in the Scilly Isles. *Report of the Underwater Association* : 67-71.
- Roushdy H.M.**, 1962. Expansion of *Alcyonium digitatum* L. (Octocorallia) and its significance for the uptake of food. *Vidensk. Medd. Dan. Naturhist. Foren. Kjobenhavn*, 124: 409-419.
- Roushdy H.M. & V.K. Hansen**, 1960. Ophiurids feeding on phytoplankton. *Nature*, 188: 517-518.
- Roushdy H.M. & V.K. Hansen**, 1961. Filtration of phytoplankton by the Octocoral *Alcyonium digitatum* L. *Nature*, 190: 649-650.
- Scherrer B.**, 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin ed, 850 p.
- Scor-Unesco**, 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water. *Monographs on oceanographic methodology, Publ. UNESCO*, 69 p.
- Sebens K.P. & G. Laakso**, 1977. The genus *Tealia* (Anthozoa: Actiniaria) in the waters of the San Juan archipelago and the Olympic peninsula. *Wasmann Journal of Biology*, 35 (2): 152-168.
- Shick J.M.**, 1991. A functional biology of sea anemones. Chapman & Hall, London, 395 p.
- Skjoldal H.R. & U. Bamstedt**, 1977. Ecobiochemical studies on the deep-water pelagic community of korsfjorden western Norway. Adenine Nucleotides in zooplankton. *Mar. Biol.*, 42: 197-212.
- 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*. *Quart. J. micro. Sci.*, 132: 267-309.
- Smith K.L.**, 1973. Respiration of a sublittoral community. *Ecology*, 54 (5) : 1065-1075.
- Smith S.V. & J.T. Hollibaugh**, 1993. Coastal metabolism and the oceanic organic carbon balance. *Rev. Geophys.*, 31 (1): 75-89.

- Smith S.V. & G.S. Key**, 1975. Carbon dioxide and metabolism in marine environments. *Limnol. Oceanogr.*, 20: 493-495.
- Snow N.B. & P.J. LEW. Williams**, 1971. A simple method to determine the O:N ratio of small marine animals. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51: 105-109.
- Solé-Cava A.M., Thorpe J.P. & J.G. Kaye**, 1985. Reproductive isolation with little genetic divergence between *Urticina* (= *Tealia*) *felina* and *U. eques* (Anthozoa: Actiniaria). *Mar. Biol.*, 85: 279-284.
- Souplet A., Glaçon R., Dewarumez J.M. & F. Smigielski**, 1980. Distribution des peuplements benthiques littoraux en Mer du Nord, du Cap Blanc-Nez à la frontière belge. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 290 Sér. D: 627-630.
- Steimle F.W.**, 1985. Biomass and estimated productivity of the benthic macrofauna in the New York bight: a stressed coastal area. *Estuar. coast. shelf. sci.*, 21: 539-554.
- Stephens K.R., Sheldon R.M. & T.R. Parsons**, 1967. Seasonal variations in the availability of food for benthos in a coastal environment. *Ecology*, 48: 852-855.
- Stephenson T.A.**, 1928. The british sea anemones, volume 1. London Ray Society, 148 p.
- Stephenson T.A.**, 1935. The british sea anemones, volume 2. London Ray Society, 426 p.
- Stickle W.B. & B.L. Bayne**, 1982. Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and nitrogen excretion in *Thais* (*Nucella*) *lapillus* (L.). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 58: 1-17.
- Svoboda A. & T. Pörmann**, 1980. Oxygen production and uptake by symbiotic *Aiptasiadiaphana* (Rapp), (Anthozoa, Coelenterata) adapted to different light intensities. In: *Nutrition in the lower metazoa*. Smith D.C. & Y. Tiffon (eds). Pergamon Press. Oxford and New York. 87-92.
- Thompson T.E.**, 1962. Studies on the ontogeny of *Tritonia hombergi* Cuvier (Gastropoda Opisthobranchia). *Philosophical Transactions of the Royal Society*, London (B) 245: 171-218.
- Thompson T.E. & G.H. Brown**, 1976. British opisthobranch Molluscs. In: *Synopsis of the British fauna*. Academic Press, London, New York, San Francisco, 8, 203 p.
- Tixier-Durivault A.**, 1987. Sous-classe des octocoralliaires. In: *Traité de zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome III, fascicule 3, Cnidaires, Anthozoaires*. Grassé, Masson, 3-185.
- 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.
- 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. Observation on feeding mechanisms in some echinoderms. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 126: 484-485.
- Vink S. & M.J. Atkinson**, 1985. High dissolved C:P excretion ratios for large benthic marine invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 21: 191-195.
- Viollier M., Leconte P., Bougard M. & A. Richard**, 1978. Expérience aéroportée de télédétection (température et couleur de la mer) dans le détroit du Pas de Calais. *Oceanol. Acta*, 1: 265-269.
- Volle M.**, 1985. Analyse des données. Ed. Economica, 324 p.
- Warner G.F.**, 1969. Brittle-star in Torbay, Devon. *Underwater Association Report*, 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.**, 1982. Food and feeding mechanisms: Ophiuroidea. *In: Echinoderm nutrition*, Jangoux & Lawrence (Eds). Balkema, Rotterdam, 161-181.
- Warner G.F. & J.D. Woodley**, 1975. Suspension-feeding in the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55: 199-210.
- Webster S.K.**, 1975. Oxygen consumption in echinoderms from several geographical locations, with particular reference to the echinoidea. *Biol. Bull.*, 148: 157-164.
- Webster S.K. & A.C. Giese**, 1975. Oxygen consumption of the purple sea urchin with special reference to the reproductive cycle. *Biol. Bull.*, 148: 165-180.
- Wedi S.E. & D. F. Dunn**, 1983. Gametogenesis and reproductive periodicity of the subtidal sea anemone *Urticina lofotensis* (Coelenterata: Actiniaria) in California. *Biol. Bull.*, 165: 458-472.
- Widersten B.**, 1965. On the morphology and development in some Cnidarian larvae. *Zoologiska Bidrag Fran Uppsala*, 37: 139-182.
- Wollast R.**, 1991. The coastal organic carbon cycle: fluxes, sources and sinks. *In: Ocean margin processes in global change*, Mantoura R.F.C., Martin J.M. & R. Wollast (eds), Dahlem Workshop reports, Wiley Interscience, Chichester, 365-382.
- Wroblewski J.S.**, 1983. The role of modeling in biological oceanography. *Ocean. Sci. Engineering*, 8 (3): 245-285.

ANNEXE 1

Migné A. & D. Davoult, 1995.

Multi-scale heterogeneity in a macrobenthic epifauna community.

Hydrobiologia, 300/301: 375-381.

Multi-scale heterogeneity in a macrobenthic epifauna community

A. Migné & D. Davoult

Station Marine — URA-CNRS 1363, B.P.80 — 62 930 Wimereux, France

Key words: benthos, multi-scale heterogeneity, biomass, scuba diving, sampling strategy, suspension-feeders

Abstract

A quantitative study, based on monthly samples taken by divers with 0.1 m² quadrats, was conducted on a benthic community settling coarse sediments in an area exposed to strong water currents.

The richness of the community was high both in terms of biomass (270±107 g m⁻² in ash-free dry weight) and diversity (ten zoological groups for a total of 98 species). Three suspension feeding species were dominant: *Ophiothrix fragilis*, *Urticina felina* and *Alcyonium digitatum* accounted for more than 95% of the total biomass at all sampling periods.

Spatial heterogeneity analysis confirmed the role of these three dominant species. Heterogeneity revealed at a scale of 0.1 m² by dendrograms (qualitative similarity index) or by Factor Correspondence Analysis (FCA) (on biomasses) was due to the strong dispersion of rare species.

The influence of the observation scale was visualised by building Rank-Frequency Diagrams using progressively aggregated replicates. The distribution of relative biomasses and the rank of the dominant species always stabilized at scale of 0.4 or 0.5 m².

The three dominant species were overdispersed at a scale of 0.1 m² compared with a Poisson distribution. Spatial competition among the three species was suggested by their dispersion in the plane of the FCA. Calculation of a multiple linear regression (at the scale of 0.8 m²) showed negative relationships among these dominant species.

Temporal homogeneity was indicated (at a scale of 0.8 m²) by dendrograms of species similarities among samples and by FCA performed on total biomasses.

Introduction

Because of strong tidal currents greater than three knots during mean spring tide (Anonymous, 1968), the bottom of the Dover Strait consists of coarse sediment (Larsonneur *et al.*, 1982) which is colonized by a sessile epifauna community (Cabioch & Glaçon, 1975). This benthic community is dominated by suspension-feeders (Davoult, 1990) that should play a leading part in the exchange of matter at the bottom boundary layer.

The main species, the ophiurid *Ophiothrix fragilis*, has been studied over a period of several years (Davoult *et al.*, 1990a; 1990b; 1991). In this study others abundant species and their biomasses are documented, and the structural heterogeneity of the community and the spatial distribution of the abundant species estimated. Our objective is to optimize the sampling design to estimate community structure by considering both spatial and temporal distribution and both qualitative and

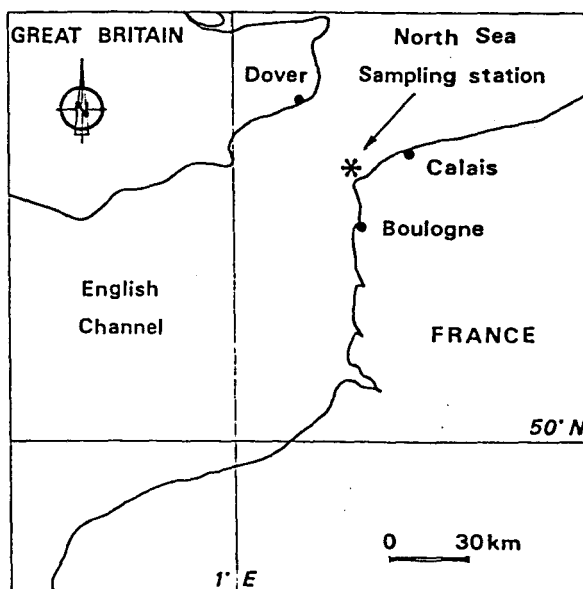


Fig. 1. Location of the sampling station

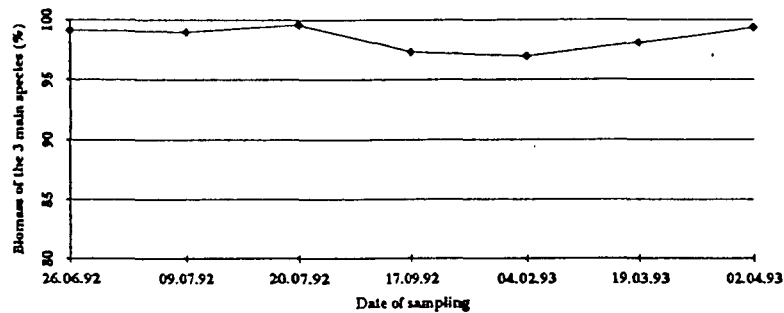


Fig. 2. Temporal trend in biomass of the three dominant species.

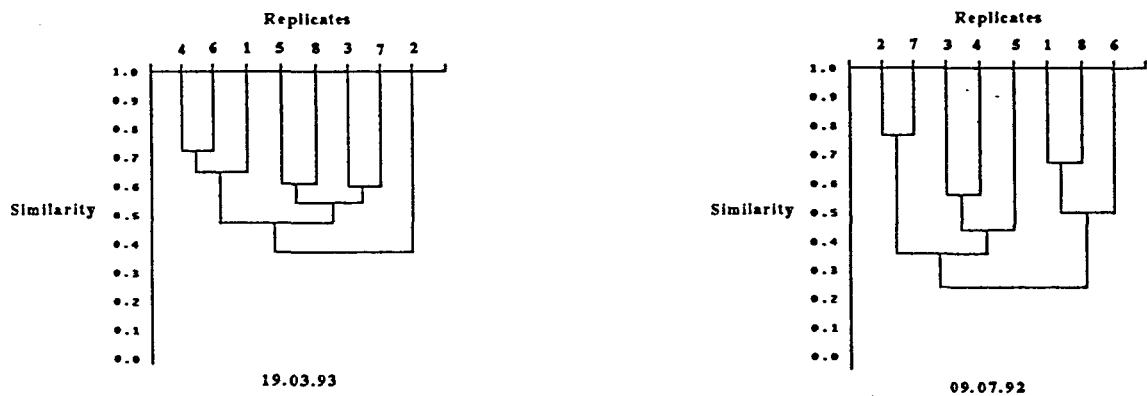


Fig. 3. Examples of dendrograms of species similarities among sampling quadrats (scale 0.1 m²).

quantitative data. This sampling strategy should allow estimation of carbon and nitrogen fluxes between the water column and the community by considering only a few species in a limited model.

Methods

Sampling

The sampling site was located at a depth of 37 m in the pebble community of the Dover Strait by satellite positioning GPS (50°55'5" N; 1°34'7" E) off the French coast (Fig. 1). Samples were taken by divers using 0.1 m² quadrats. Pebbles (so sessile epifauna), Ophiurids and other large motile species were collected. Eight replicates were taken each sampling visit (seven times between June 92 and April 93). Samples were maintained in the laboratory in circulating sea water.

Biomass measurement

Biomasses were estimated as ash free dry weight (AFDW) as recommended by the Benthos Ecology Working Group of ICES (Anonymous, 1986). Animals were dried for at least 48 h at 60 °C (±1 °C) until stabilization of weight (±0.1 mg), burned for 6 h at 520 °C (±20 °C) and the ashes were weighed. The difference between weights before and after burning gave the AFDW of the animal.

Structural heterogeneity analysis

A hierarchical cluster analysis was used to study the structural heterogeneity of the community. Replicates were first compared using Sorensen's qualitative similarity index (Legendre & Legendre, 1984), then dendrograms were built by flexible clustering using the Lance & Williams algorithm (1966).

The structural heterogeneity of the community was also studied by building rank-frequency diagrams

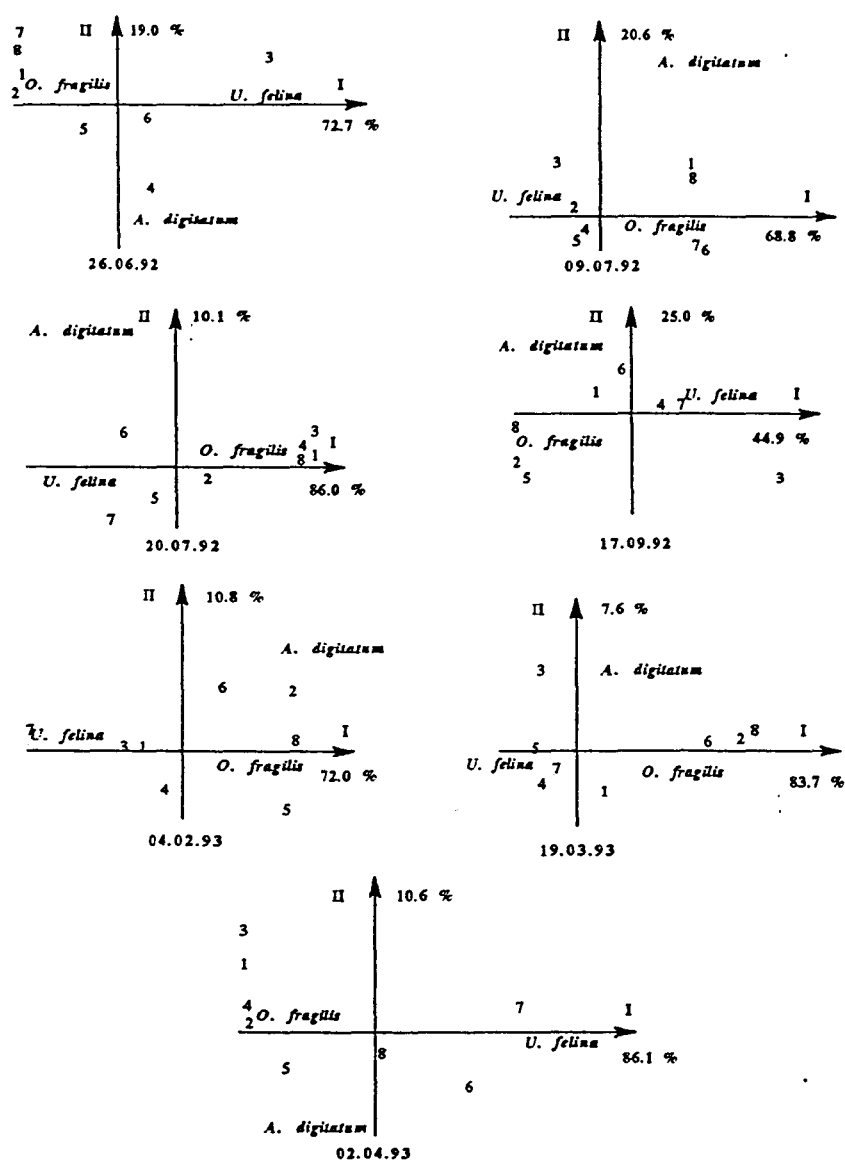


Fig. 4. Ordination of dominant species and quadrats on the first two axes of an FCA performed on the biomasses of each sample (scale 0.1 m²).

(RFDs). This graphical method is based on two criteria: the distribution of the relative biomasses of species and the corresponding rank order of the main species. The observation scale was varied by successively combining replicates and building RFDs to follow the spatial scale of structure and the permutations among main species (Davoult, 1992).

Lastly, factor correspondence analyses (FCA) were used to analyze biomasses by quadrats in each sample (0.1 m² scale) and the total biomass of samples (0.8 m² scale).

Spatial distribution of abundant species

Mean biomass (m) was plotted against variances (s^2) at the 0.1 m² scale. The dispersion of the abundant species was estimated by comparing these two parameters with a Poisson distribution ($s^2 = m$, typical of a random distribution) (Elliot, 1977).

Results

Richness of the community

The richness of the community was confirmed both in terms of abundance and in terms of diversity. Total biomass was highest at the end of July (425 g m^{-2} , AFDW) and lowest in February (155 g m^{-2}). The mean biomass calculated from the seven samples between June and April was $270 \pm 107 \text{ g m}^{-2}$. Diversity was also high — ten zoological groups for a total of 98 species (51 ± 7 species per sample). Only two of these groups were abundant — Echinoderms and Cnidarians. Three species were dominant — the Ophiurid *Ophiothrix fragilis* ($62 \pm 12\%$ of the biomass) and the Cnidarians *Urticina felina* ($32 \pm 11\%$) and *Alcyonium digitatum* ($5 \pm 3\%$). These three species accounted for more than 95% of the total biomass in all sampling periods (Fig. 2).

Spatial heterogeneity at a scale of 0.1 m^2

Dendrograms based on Sorensen's index at each sampling period (Fig. 3) revealed some heterogeneity due to the strong dispersion of rare species.

From a quantitative point of view, FCA of the biomasses of quadrats confirmed the role of rare species in the structural heterogeneity of the community. FCA furthermore showed reproducible structure in connection with the spatial dispersion of the three main species (Fig. 4).

A comparison of the mean and variance of biomass at the scale of 0.1 m^2 with a Poisson distribution (Fig. 5) indicates an overdispersion that is typical of benthic communities (Plante & Le Loeuff, 1982). According to Taylor (1961), there is a power-law relationship between the arithmetic mean (m) and variance (s^2) of biomass: $s^2 = a m^b$, which can be fitted in the form of the linear regression model: $\log s^2 = \log a + b \log m$. This linear regression was fitted for the biomass of the three dominant species: $\log s^2 = 1.168 \log m + 2.896$ ($r = 0.868$; $n = 21$; $p < 0.001$).

Choice of a scale of observation

The change in RFD with the scale of observation (from 0.1 m^2 to 0.8 m^2) showed a rapid stabilization of community structure (Fig. 6). The distribution of relative biomasses and the rank of the dominant species were always stabilized at a scale of 0.4 or 0.5 m^2 .

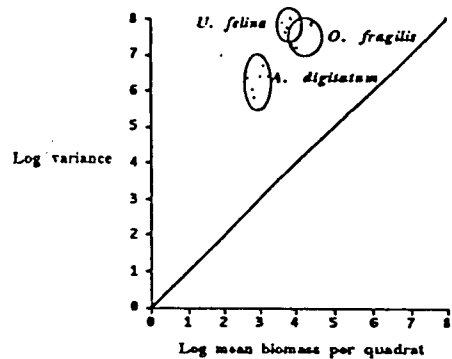


Fig. 5. Dispersion of the three dominant species (scale 0.1 m^2) compared with a Poisson distribution.

The trend of RFD also showed the contribution of the dominant three species in all sampling periods.

Temporal heterogeneity at a scale of 0.8 m^2

At a scale of 0.8 m^2 , the community appears qualitatively homogeneous since the last link of the dendrogram (Sorensen's index) was over 0.5 (Fig. 7).

In the FCA (Fig. 8), the three dominant species and the sampling dates appeared near the origin suggesting community homogeneity among the sampling periods and confirming the role of the three dominant species in the community. The dispersion of samples in the ordination plane was mainly due to rare species. The opposition of the three dominant species on the two main axes suggests spatial competition among them. This is confirmed by a multiple linear regression at this scale which showed some negative relationships: $y = -0.004 x_1 - 0.100 x_2 + 15\,540.19$ ($n = 7$; $r = 0.638$; $p = 0.352$; y : *A. digitatum*; x_1 : *O. fragilis*; x_2 : *U. felina*).

Discussion

With such a high biomass, the community in this study appeared to be the richest of the English Channel (Prygiel *et al.*, 1988), and one of the richest in temperate seas. The highest values of total biomass found in the literature were 238 g m^{-2} wet weight in the New-York Bight (Steimle, 1985) and 461 g m^{-2} (Nesis, 1970) in North-West Atlantic on the Grand Banks. These observations should justify our study despite the sampling difficulties.

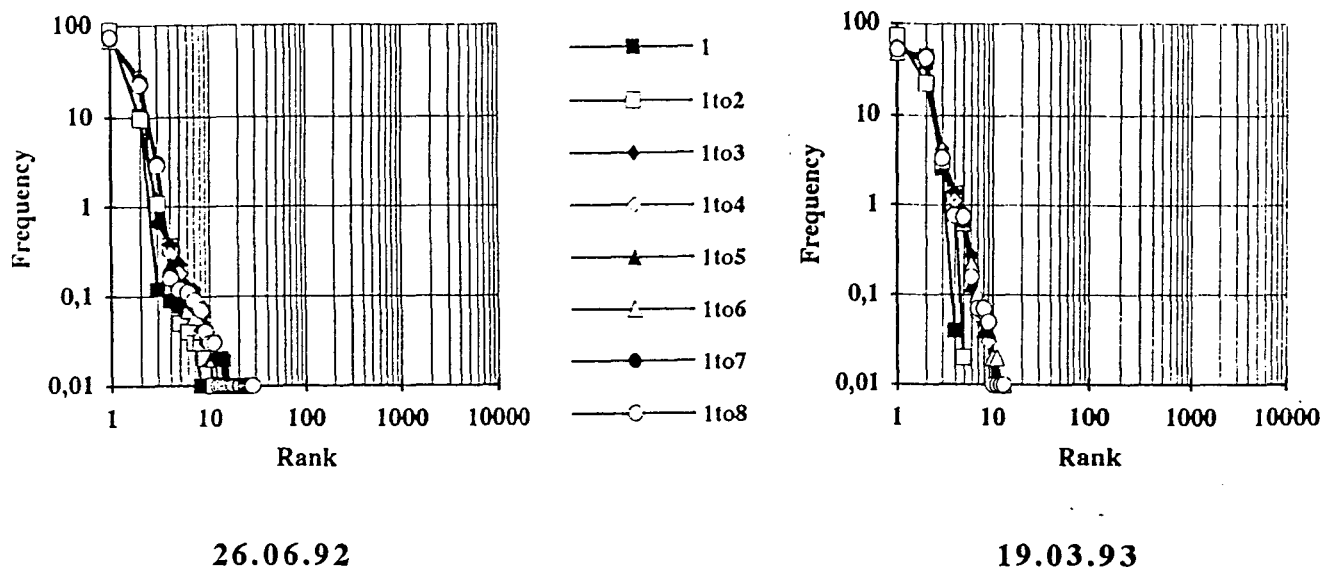


Fig. 6. Example of changes in Rank Frequency Diagrams with scale of observation (from 0.1 to 0.8 m²) at each sample.

Because of rare species and the overdispersion of the three dominant species, the community seemed to be heterogeneous at a scale of 0.1 m² in both qualitative and quantitative terms. On the other hand, at this scale, it seemed to be homogeneous when the three species were considered in aggregate. In all sampling periods (from June to April), the biomass of these three species accounted for more than 95% of the total biomass. This confirms previous studies establishing the high dominance of suspension-feeders (Davoult, 1990) in habitats of strong water movement where deposit feeders are rare.

To sample macrofauna, an instrument covering at least 0.1 m² is generally used for quantitative work (McIntyre *et al.*, 1984). Having selected the gear, the next important issue is how many sampling units should be collected and how they should be grouped. Replication is appropriate if differences among stations are to be tested statistically or if the spatial distribution of the organisms is to be assessed (Green, 1979). It was important to decide upon an optimal sampling scale because of the severe restrictions of time on the sampling site and the reduced operational capacity of divers. The initial aim was to determine the area which could be most effectively sampled. Several authors have discussed this minimal area concept in relation to diving (Boudouresque, 1971; Weinberg, 1978). The minimal sampling area will vary depend-

ing on the nature of the information required (Gamble, 1984). The structure of the community in our study showed rapid stabilization when the observation scale increased. Eight quadrats of 0.1 m² were sufficient to characterize both the total species composition and the biomasses of dominant species. At this scale, the community seemed to be qualitatively and quantitatively homogeneous. This sampling scale is close to the ten replicates of 0.1 m² used previously on soft bottom communities of the English Channel (e.g. Dauvin, 1984).

A wide selection of approaches was required to describe community structure — elucidation of spatial or temporal patterns necessitates the use of several methods (use of a qualitative index to assess temporal and spatial relations, a numerical approach to classify data, grouping by multivariate analysis, and varying the observational scale).

This quantitative study represents a preliminary approach to estimation of fluxes between the water column and the benthic community. It was important to determine whether a few species could dominate the community. When a few species account for most of the biomass they probably account for most of the production (Crisp, 1984). Hence an estimation of the production of the three main species of the pebbles community should make it possible to relate the production of this community to nutrient supplies. Similarly, an

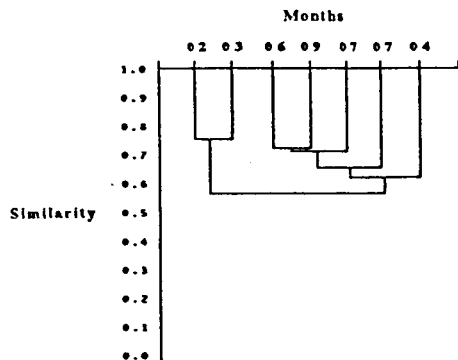


Fig. 7. Dendrogram of species similarities among samples (scale 0.8 m²).

evaluation of the transfer of matter through nutrition, respiration, excretion and reproduction of the dominant species should approximate exchanges between the water and the benthic community.

Acknowledgments

Thanks are expressed to Alain Richard, Ingrid Richard, Françoise Gounin and Marie-Andrée Janquin for diving assistance and to the crew members of the research vessel 'Sepia II'.

References

- Anonymous, 1968. Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. Service hydrographique de la Marine, Imprimerie Nationale, Paris.
- Anonymous, 1986. Fifth report of the Benthos Ecology Working Group. ICES, Ostende, 12–15 May, CM, L: 27, 33 pp.
- Boudouresque, C. F., 1971. Méthodes d'étude qualitative et quantitative du benthos (en particulier du phytobenthos). Téthys 3: 79–104.
- Cabioch, L. & R. Glaçon, 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, de la Baie de Somme au Pas-de-Calais. C.r. Acad. Sci., Paris, 285, série D: 491–494.
- Crisp, D. J., 1984. Energy flow measurements. Chapter 9, pp. 284–372 in N. A. Holme & A. D. McIntyre (Eds) Methods for the study of marine benthos, International Biological Programme Handbook No 16, 2nd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 387 pp.
- Dauvin, J. C., 1984. Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la Baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cádiz. Thèse doc. d'Etat, Univ. Paris VI, 498 pp. + 193 pp. d'Annexes.
- Davoult, D., 1990. Biofaciès et structure trophique du peuplement des cailloutis du Pas-de-Calais (France). Oceanol. Acta 13: 335–348.
- Davoult, D., 1992. Choix raisonné de l'effort d'échantillonnage lors de l'étude spatiale de peuplements macrobenthiques. C. r. Acad. Sci., Paris, t. 315, série III: 279–285.
- Davoult, D., F. Gounin & A. Richard, 1990a. Dynamique et reproduction de la population d'*Ophiothrix fragilis* du détroit du Pas-de-Calais (France). J. exp. mar. Biol. Ecol., 138: 201–216.
- Davoult, D., F. Gounin & A. Richard, 1990b. Ecologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* et *pentaphyllum* du détroit du Pas-de-Calais (France). In: Dubois, Lahaye & Jangoux (eds), Echinoderm Research, De Ridder, Balkema, Rotterdam: 159–164.
- Davoult, D., F. Gounin & M. A. Janquin, 1991. Ammonium excretion by the ophiurid *Ophiothrix fragilis* as a function of season and tide. Mar. Biol. 111: 425–429.
- Elliot, J. M., 1977. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. Scientific Publications, Freshwater Biological Association, 25 (2nd edn), 156 pp.
- Gamble, J. C., 1984. Diving. Chapter 5, pp. 99–139 in N. A. Holme & A. D. McIntyre (eds), Methods for the study of marine benthos, International Biological Programme Handbook No 16, 2nd edn. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 387 pp.
- Green, R. H., 1979. Sampling design and statistical methods for environmental biologists. John Wiley & Sons, New York, 257 pp.
- Larsonneur, C., P. Bouysse & J. P. Auffret, 1982. The superficial sediments of the English Channel and its western approaches. Sedimentology 29: 851–864.
- Legendre, L. & P. Legendre, 1984. Ecologie numérique 2: la structure des données écologiques. Collection d'écologie 12, Ed. Masson, 335 pp.
- McIntyre, A. D., J. M. Elliot & D. V. Ellis, 1984. Introduction: design of sampling programmes. Chapter 1, pp. 1–26 in N. A. Holme & A. D. McIntyre (eds), Methods for the study of marine benthos, International Biological Programme Handbook No 16, 2nd Ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 387 pp.
- Nesis, K. N., 1970. Biocoenoses and biomass of the benthos of the Newfoundland-Labrador region. Fish. Res. Bd Canada, Trans. Ser. No 1375, 75 pp.

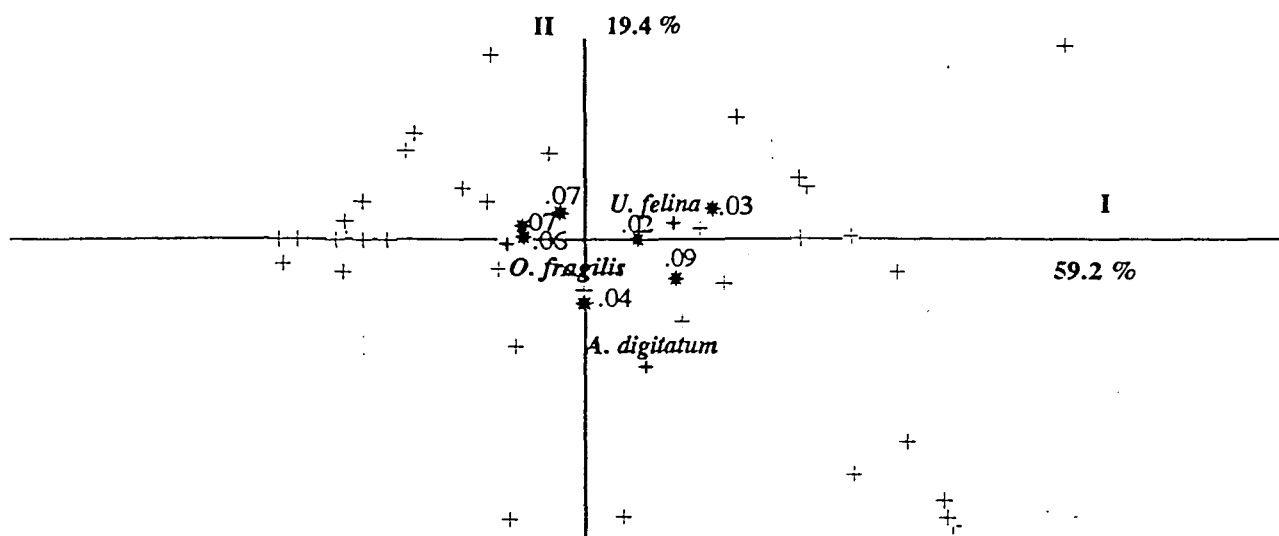


Fig. 8. Ordination of species and samples on the first two axes of an FCA performed on total biomasses (scale 0.8 m²).

Plante, R. & P. Le Loeuff, 1982. Le benthos marin et les stratégies d'échantillonnage. In S. Frontier (ed.), Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson Paris.

Prygiel, J., D. Davoult, J. M. Dewarumez, R. Glaçon & A. Richard, 1988. Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. C. r. Acad. Sci., Paris 306 (III): 5-10.

Steimle, F. W., 1985. Biomass and estimated productivity of the benthic macrofauna in the New York Bight: a dressed coastal area. Estuar. coast. shelf. Sci. 21: 539-554.

Taylor, L. R., 1961. Aggregation, variance and the mean. Nature, London, 189: 732-735.

Weinberg, S., 1978. The minimal area problem in invertebrate communities of mediterranean rocky substrata. Mar. Biol. 49: 33-40.

ANNEXE 2

Liste faunistique

Liste des espèces récoltées

Spongiaires

Eponges calcaires

Leucosolenia botryoïdes (Ellis & Solander, 1786)

Sycon ciliatum (Fabricius, 1780)

Demosponges

Haliclona oculata (Pallas, 1766)

Demosponge sp.

Cnidaires

Hydraires

Tubularia indivisa (Linné, 1758)

Clytia hemisphaerica (Linné)

Laomedea flexuosa (Hincks, 1868)

Calycella syringa (Linné, 1758)

Grammariaserpens (Hassal, 1848)

Halecium halecinum (Linné, 1758)

Diphasia attenuata (Hincks, 1866)

Abietinaria abietina (Linné, 1758)

Hydrallmania falcata (Linné, 1758)

Sertularia cupressina (Linné, 1758)

Nemertesia antennina (Linné, 1758)

Anthozoaires

Alcyonium digitatum (Linné, 1758)

Cerianthus lloydii (Gosse, 1860)

Actiniaire sp.

Urticina felina (Linné, 1767)

Annélides

Polychètes

Chaetopterus variopedatus (Renier, 1804)

Lepidonotus squamatus (Linné, 1766)

Gattyana cirrosa (Pallas, 1766)

Harmathoe impar (Johnston, 1839)

Lagisca extenuata (Grube, 1840)

Scalisetosus pellucidus (Ehlers)

Pholoe minuta (Fabricius, 1780)

Syllidae sp.

Sphaerodorum flavum (Oersthoeft, 1843)

Arabellairicolor (Montagu, 1804)
Owenia fusiformis (delle Chiaje, 1841)
Thelepus setosus (Quatrefages, 1865)
Potamillareniformis (Müller, 1771)
Pomatocerostriqueter (Linné, 1767)
Spirorbidae sp.

Mollusques

Polyplacophores

Lepidopleurus asellus (Gmelin, 1791)

Gasteropodes

Calliostoma zizyphinum (Linné, 1758)

Gibbulacineraria (Linné, 1758)

Crepidula fornicata (Linné, 1758)

Lunatia alderi (Forbes, 1838)

Opisthobranches

Pyramidellidae sp.

Limacia clavigera (Müller, 1776)

Tritonia plebeia (Johnston, 1838)

Dotocoronata (Gmelin, 1791)

Eubranchius farrani (Alder & Hancock)

Catrina aurantia (Alder & Hancock, 1842)

Trinchesia sp.

Lamellibranches

Modiolus modiolus (Linné, 1758)

Chlamys opercularis (Linné, 1758)

Anomia ephippium (Linné, 1758)

Hiatella arctica (Linné, 1767)

Bryozoaires

Stenolèmes

Crisia acuelata (Hassall, 1841)

Disporella hispida (Fleming, 1828)

Plagioeciapatina (Lamarck, 1835)

Tubilipora sp.

Gymnolèmes

Alcyonidium gelatinosum (Linné, 1767)

Scruparia ambigua (d'Orbigny)

Conopeum reticulum (Linné, 1767)

Electrapilosa (Linné, 1767)

Flustrafoliacea (Linné, 1758)

Calloporadumerilii (Audouin, 1826)
Amphiblestrum flemingii (Busk)
Bicellariellaciliata (Linné, 1758)
Bugulaavicularia (Linné)
Scrupocellaria scruposa (Linné, 1758)
Escharoïdes coccinea (Abildgaard)
Reptadeonellaviolacea (Johnston, 1847)
Escharellaimmersa (Fleming, 1828)
Schizoporella unicornis (Johnston, 1844)
Schizomavella auriculata (Hassall, 1842)
Hippopodinella lata (Busk, 1856)
Microporellaciliata (Pallas, 1766)
Plesiothoa gigerium (Ryland & Cordon)
Celleporapumicosa (Pallas, 1766)

Entoproctes

Pedicellinahispida (Ryland)

Arthropodes

Cirripèdes

Verrucastroemia (Müller)
Balanus crenatus (Bruguère, 1789)

Malacostracés

Amphipodes

Gammaropsis maculata (Johnston, 1828)
Melita gladiosa (Bate, 1862)
Corophium sextonae (Crawford, 1937)
Erichthonius brasiliensis (Dana, 1852)
Jassafalcata (Montagu, 1808)
Phtisicamarina (Slabber, 1778)
Caprellalinearior (Linné, 1758)
Pariambus typicus (Krøyer, 1845)

Decapodes

Pisidia longicornis (Linné, 1767)
Pagurus bernhardus (Linné, 1758)
Anapagurus hyndmanni (Bell, 1846)
Liocarcinus holsatus (Fabricius, 1798)
Macropodialinaresi (Forest & Zanquiey)
Pilimnus hirtellus (Linné, 1761)

Pycnogonides

Nymphon sp.

Pycnogonum littorale (Ström, 1762)

Echinodermes

Asterides

Asterias rubens (Linné, 1758)

Ophiurides

Ophiothrix fragilis (Abildgaard, 1789)

Amphipholis squamata (delle Chiaje, 1829)

Echinoides

Psammechinus miliaris (Gmelin)

Tuniciers

Ascidiens

Ascidiella scabra (Müller, 1776)

Ascidia mentula (Müller, 1776)

Dendrodoagrossularia (Van Beneden, 1846)

Molgula manhattensis (Dekay, 1843)

Ascidie sp.

ANNEXE 3

Migné A., Davoult D., Janquin M.A. & A. Kupka, 1996.

Biometrics, carbon and nitrogen content in two cnidarians: *Urticina felina* and *Alcyonium digitatum*.

J. mar. biol. Ass. U.K., 76: 595-602.

BIOMETRICS, CARBON AND NITROGEN CONTENT IN TWO CNIDARIANS: *URTICINA FELINA* AND *ALCYONIUM DIGITATUM*

A. MIGNÉ, D. DAVOULT, M.A. JANQUIN AND A. KUPKA

Station Marine, Université des Sciences et Technologies de Lille, URA 1363 du CNRS, BP 80, F-62930
Wimereux, France

A biometrical study was conducted on two common cnidarians: *Alcyonium digitatum* (Octocorallia) and *Urticina felina* (Hexacorallia). The aim was to relate both the carbon and the nitrogen content of these species to a simple and rapid measurement. As the simplest measurement that can be done on *A. digitatum* is a measurement of size, relationships were determined between the height of a colony and its organic carbon ($OC=0.0002 H^{2.0254}$, $n=104$, $r^2=0.923$) and nitrogen ($N=0.00004 H^{2.0283}$, $n=104$, $r^2=0.928$) content. As no constant size could be determined on sea anemones, linear relationships were established between dry weight (DW) and organic carbon ($OC=0.419 DW$, $n=65$, $r=0.995$) and nitrogen ($N=0.095 DW$, $n=65$, $r=0.997$) content in *U. felina*. All these relationships were highly significant ($P<0.1\%$) and appeared useful to express biomass of the two species in terms of carbon or nitrogen and then to consider dynamic processes such as respiration or excretion as fluxes of carbon and nitrogen.

INTRODUCTION

Determination of conversion factors is time consuming but very useful for estimating fluxes in an ecosystem (Brey et al., 1988). Organisms store, consume or produce organic matter during their life cycle. By conducting a preliminary calibration measurement on some organisms, their biomass can be converted into a more fundamental measurement of living matter such as carbon or nitrogen content, that should allow understanding and quantification of their role in carbon and nitrogen cycles.

Strong tidal currents, greater than three knots occur at mean spring tide (Anon., 1988), therefore the bottom of the Dover Strait (eastern English Channel) consists of coarse sediment (Larsonneur et al., 1982) which is colonized by a sessile epifauna community (Cabioch & Glaçon, 1975). This benthic community is dominated by suspension feeders (Davoult, 1990) that should play a leading role in the exchange of matter at the bottom boundary layer.

Three species, the ophiurid *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard), and the two cnidarians, *Urticina felina* (Linnaeus) and *Alcyonium digitatum* (Linnaeus), accounted for at least 97% of the total biomass of the community (mean biomass in ash free dry weight: 270 gm⁻²; Migné & Davoult, 1995a). These three species are very common in the North Sea and the English Channel (Hayward & Ryland, 1990). Biometrics (George & Warwick, 1985; Davoult et al., 1992), carbon and nitrogen content (Davoult et al., 1992) have been studied in *O. fragilis* and relationships between size, weight and carbon or nitrogen

content are suitable for this species (Davoult et al., 1992). As no work has been carried out on the biometrics of the two cnidarians, an attempt to determine such relationships by considering dynamic processes such as nutrition, respiration, excretion or reproduction of the three species as fluxes of carbon and nitrogen through a carbon or nitrogen stock was undertaken.

MATERIALS AND METHODS

Sampling

Specimens of *Urticina felina* and colonies of *Alcyonium digitatum* were collected from the benthic community of the Dover Strait between February 1993 and September 1994 (11 periods of sampling for *A. digitatum* and 10 for *U. felina*). The occurrence of pebbles made diving the only possible method of sampling. Some dredgings were also made but this method was inefficient for collecting sea anemones and colonies of *A. digitatum* could have been damaged.

Measurement of size and weight

In the laboratory, the height (H) of the fresh colonies of *A. digitatum* was measured ($H \pm 1$ mm) from the base to the top in their highest part when they are contracted after being detached from their support. Then colonies were dried at $60 \pm 1^\circ\text{C}$ for 96 h to determine their dry weight (DW ± 0.1 mg), burned at $520 \pm 20^\circ\text{C}$ for 6 h in a muffle furnace, and the ash weighed (± 0.1 mg). The difference between weights before and after burning gave the ash free dry weight (AFDW) (Anon., 1986). A series of measurements was first carried out on a large number of colonies of all sizes to establish relationships between the height and the weight (DW or AFDW). As no constant length or height could be determined on sea anemones, only weights (DW and AFDW) of specimens of *U. felina* were determined.

Carbon and nitrogen analysis

Total carbon (TC) and nitrogen (N) content was determined with a CHN (Carbon, Hydrogen, Nitrogen) element analyser (Carlo Erba 1106; Davoult et al., 1992). One hundred and eleven colonies of *A. digitatum* and 65 specimens of *U. felina* were analysed. A small portion of dried colony or dried individual was ground with a micro-grinder after being weighed. The rest was burnt in order to determine the biomass in ash free dry weight. Two sub-samples of ground portions were weighed ($\sim 1 \pm 10^{-3}$ mg) and introduced in the CHN element analyser (222 measurements for *A. digitatum* and 130 for *U. felina*).

Two other sub-samples of ground portions of *A. digitatum* were exposed to hydrochloric acid vapours, according to the method described by Davoult et al. (1992) to remove the calcium carbonate (CaCO_3) and subsequently to determine the part of organic carbon (OC) in total carbon. Duration of exposure to hydrochloric acid vapours to obtain stable weight after decarbonation and before alteration of the organic matter was 45 min. As there is no skeleton in sea anemones, total carbon measured in *U. felina* was assumed to be organic carbon.

Statistics

Exponential models ($W=aH^b$) were tested to establish relationships between mass (W in DW, AFDW, TC, OC or N) and height (H) in *A. digitatum*. The Simplex estimation method (O'Neill, 1971) was used to determine a and b parameters. Linear regressions forced through the origin were used to estimate relationships between the different expressions of mass in *A. digitatum* and *U. felina*.

Student's t -tests of comparison of means were performed in order to examine the influence of season on carbon and nitrogen content expressed as percentage of dry weight.

RESULTS

Relationships, in the form of an exponential model ($W=aH^b$), were determined between weight (DW or AFDW in g) and height (H in mm) in colonies of *Alcyonium digitatum* (Table 1, Figure 1).

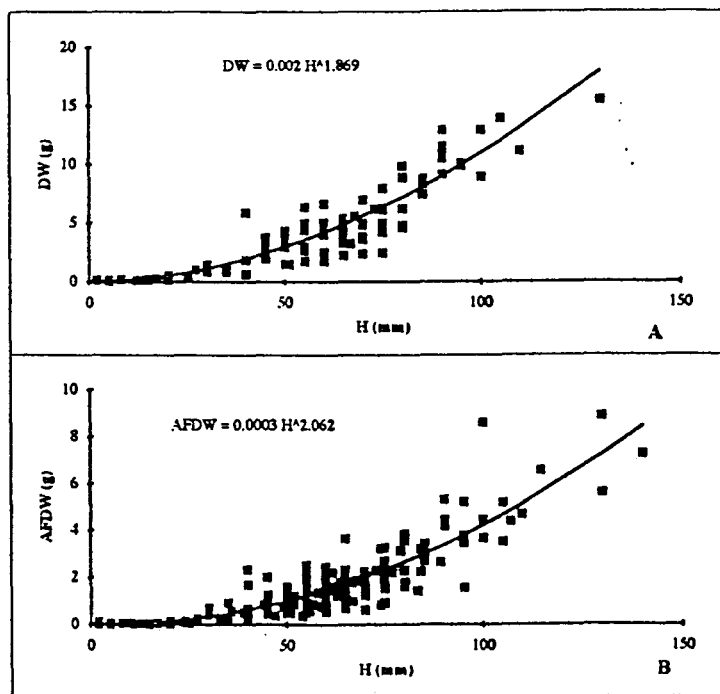


Figure 1. Weight plotted against height in *Alcyonium digitatum*. (A) Dry weight; (B) ash free dry weight.

Relationships, in the form of a linear model ($y=bx$), were determined between carbon (TC, OC) or nitrogen (N) content and weight (DW or AFDW) for the two species (Table 2, Figures 2 & 3).

Table 1. Relationships between weight (Y in g) and height (X in mm) in *Alcyonium digitatum*, parameters of the exponential model: $Y=aX^b$.

Y(g)	a	b	n	r ²	Figure
DW	0.002	1.869	104	0.933	1A
AFDW	0.0003	2.062	187	0.901	1B
TC	0.0003	2.003	104	0.928	4A
OC	0.0002	2.025	104	0.923	4B
N	0.00004	2.028	104	0.928	4C

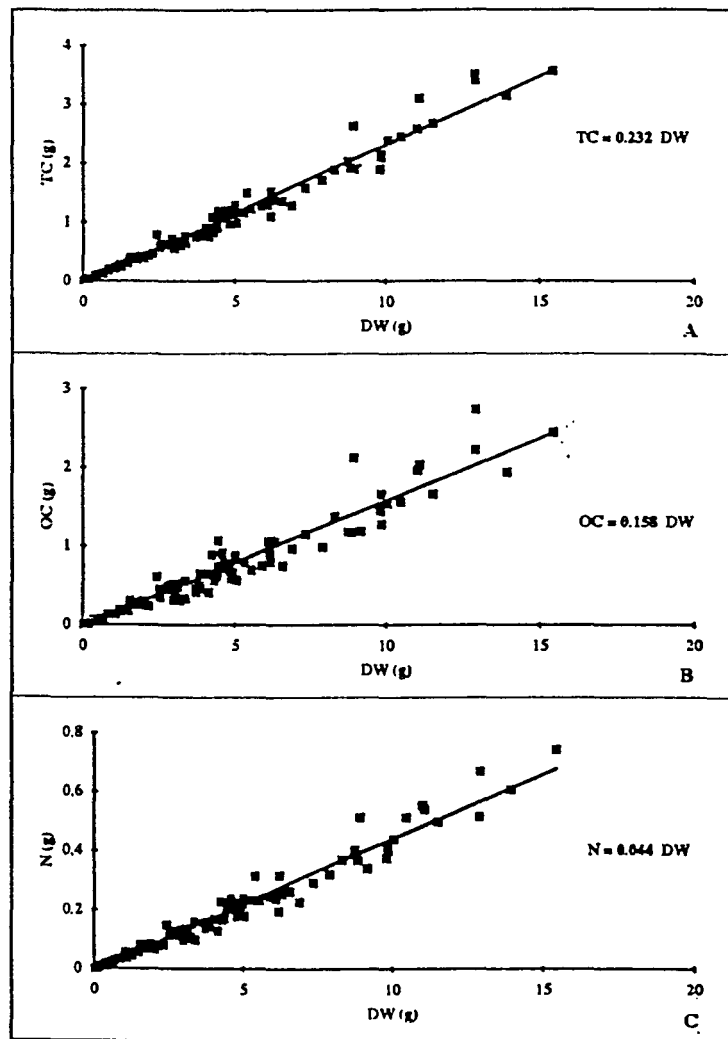


Figure 2. Carbon and nitrogen content in *Alcyonium digitatum* plotted against dry weight (DW). (A) Total carbon; (B) organic carbon; (C) nitrogen.

Carbon held as CaCO_3 in *A. digitatum* is assumed to be almost equal to the inorganic carbon content. Therefore, the inorganic carbon was calculated as the difference be-

tween the total carbon and the organic carbon and we inferred the CaCO_3 content: $\text{CaCO}_3 = (\text{TC} - \text{OC}) / 0.12$. Then, linear relationships were determined between CaCO_3 content and weight (Table 2). Due to the calculation by the difference of two values leading to the addition of the variabilities, the correlation coefficient was lower than the others but remained highly significant ($P < 0.1\%$).

Measuring the height of a colony is easier and less time consuming than measuring

Table 2. Relationships between carbon or nitrogen content and weight in *Alcyonium digitatum* and *Urticina felina*; parameters of the regression equations: $Y = bX$.

	Y(g)	X(g)	b	n	r	P	Figure
<i>A. digitatum</i>	TC	DW	0.232	111	0.994	<0.1%	2A
	OC	DW	0.158	109	0.984	<0.1%	2B
	CaCO_3	DW	0.617	109	0.972	<0.1%	
	N	DW	0.044	111	0.992	<0.1%	2C
	TC	AFDW	0.605	111	0.993	<0.1%	
	OC	AFDW	0.412	109	0.985	<0.1%	
	CaCO_3	AFDW	1.604	109	0.968	<0.1%	
<i>U. felina</i>	N	AFDW	0.115	111	0.990	<0.1%	
	OC	DW	0.419	65	0.995	<0.1%	3A
	N	DW	0.095	65	0.997	<0.1%	3B
	OC	AFDW	0.508	65	0.981	<0.1%	
N	AFDW	0.113	65	0.996	<0.1%		

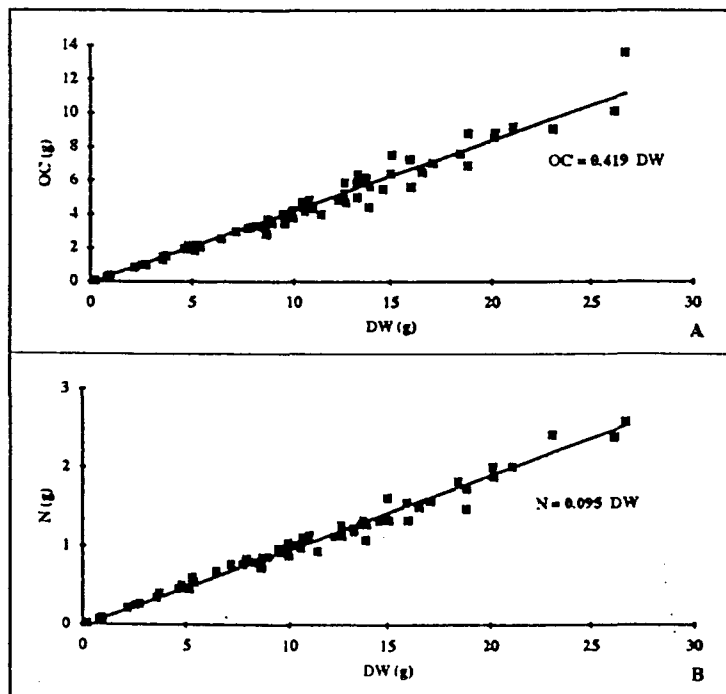


Figure 3. (A) Carbon; (B) nitrogen contents in *Urticina felina* plotted against dry weight.

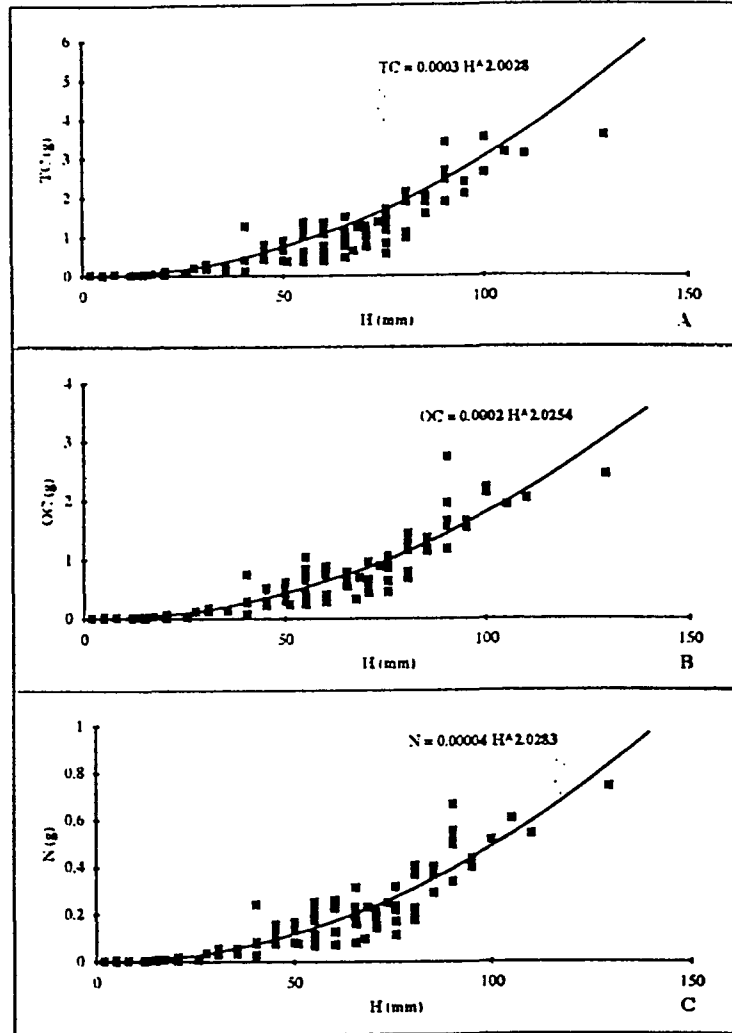


Figure 4. Carbon and nitrogen contents in *Alcyonium digitatum* plotted against height. (A) Total carbon; (B) organic carbon; (C) nitrogen.

its dry weight. So, it can be useful to express carbon and nitrogen contents of *A. digitatum* in terms of size. Relationships, in the form of an exponential model, were determined (Table 1, Figure 4).

In order to test the influence of season, winter and summer samples were compared. In *A. digitatum*, mean nitrogen, total carbon and organic carbon contents (%DW) differed between colonies sampled in winter ($N=3.88 \pm 0.75$; $TC=21.20 \pm 2.26$, $OC=12.93 \pm 3.44$; $n=64$) and colonies sampled in summer ($N=4.34 \pm 0.66$, $TC=23.30 \pm 2.95$, $OC=17.25 \pm 3.42$; $n=18$). Differences were significant (Student's *t*-test) at the 0.05 level for nitrogen content, at the 0.01 level for total carbon content and at the 0.001 level for organic carbon content. In *Urticina felina*, mean nitrogen and organic carbon contents (%DW) were also compared between individuals sampled in winter ($N=9.73 \pm 0.74$, $OC=39.68 \pm 3.02$;

n=37) and individuals sampled in summer ($N=9.69 \pm 0.82$, $OC=42.84 \pm 3.91$; $n=25$). Difference was not significant for nitrogen content and was significant at the 0.01 level for organic carbon.

DISCUSSION

Correlation between size and weight from a limited number of individuals to be applied to a larger population is a procedure currently used for solitary species (Crisp, 1984) and suitable for some colonial species (Boero et al., 1986). Indirect determination of biomass by measuring size of some colonial species (such as *Alcyonium digitatum* and some hydroids of the community) has already been studied (Migné & Davoult, 1993). The error from the estimation remains low and the gain of time and energy is enough to justify such a procedure.

As results are highly significant, relationships between weight and carbon or nitrogen content will be suitable for further studies. The expression of biomass of the three species in terms of carbon or nitrogen content will allow quantification of their role (as storage, consumption or production) in the fluxes of organic matter between the pelagic and the benthic systems.

In the mean biomass of $AFDW=270 \text{ gm}^{-2}$ of the community, 267.3 g are due to *Ophiothrix fragilis* (62%), *Urticina felina* (32%) and *A. digitatum* (5%) (Migné & Davoult, 1995a). That accounts for $OC=102.0 \text{ g}$ and $N=26.7 \text{ g}$, according to the relationships determined here for the two cnidarians and to the relationships determined by Davoult et al. (1992) for the ophiuroid, taking into account mean individual weight and numbers of individuals or colonies within the community. In the same way, results of first experiments conducted on respiration (production of carbon dioxide) or excretion (production of ammoniac) of the three species (Migné & Davoult, 1995b) can be expressed in term of rates: daily respiration rate (gC gC^{-1}) and daily excretion rate (gN gN^{-1}).

Two main seasons have been defined and compared, a warm season with samples of June, July and September and a cold season with samples from November, January, February and March. Some hints of seasonal oscillations are given but the number of samples is not enough to establish different relationships in the two seasons. Variations in carbon and nitrogen content with season could be due to environmental factors such as temperature and food availability which are generally considered to be important in driving seasonal processes in benthic metabolism (Brey et al., 1988; Kristensen, 1993). These seasonal variations are often related to different reproductive stages of the animal (Brey et al., 1988). The winter low of organic carbon observed in *A. digitatum* could be due to the absence of gametes during this period, as spawning occurring at the beginning of winter in this species (Hickson, 1895; Matthews, 1917; Widersten, 1965; Hartnoll, 1975).

Equations have been determined without taking into account the season, the development and the sexual stage which must affect carbon and nitrogen content. Nevertheless, these equations are valid tools in an assessment of the relative importance of benthic processes associated with the carbon and nitrogen cycles in the community, provided that they are used on an annual scale and not for a certain part of the year only.

This work was supported by the Programme National d'Océanographie Côtière, Chantier Manche (PNOC). Thanks are expressed to Ingrid and Alain Richard for diving assistance, Alain Lefebvre for CHN analyses and to the crew members of the RV 'Sepia II'. We also thank F. Boero and another anonymous referee for making helpful comments on an earlier draft of the manuscript.

REFERENCES

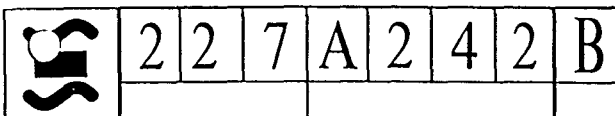
- Anon., 1986. Fifth report of the Benthos Ecology Working Group. *International Council for the Exploration of the Sea, Ostende (CM Papers and Reports)*, CM 1986/ L: 27, 33 pp.
- Anon., 1988. *Courants de marée dans le Pas-de-Calais*. Paris: Service Hydrographique et Océanographique de la Marine.
- Boero, F., Balduzzi, A., Bavestrello, G., Caffa, B. & Cattaneo-Vietti, R., 1986. Population dynamics of *Eudendrium glomeratum* (Cnidaria: Anthomedusae) on the Portofino Promontory (Ligurian Sea). *Marine Biology*, 92, 81–85.
- Brey, T., Rumohr, H. & Ankar, S., 1988. Energy content of macrobenthic invertebrates: general conversion factors from weight to energy. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 117, 271–278.
- Cabioch, L. & Glaçon, R., 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Paris, série D*, 280, 491–494.
- Crisp, D.J., 1984. Energy flow measurements. In *Methods for the study of marine benthos*, 2nd ed. (ed. N.A. Holme and A.D. McIntyre), pp. 284–372. Oxford: Blackwells. [IPB handbook no. 16.]
- Davoult, D., 1990. Biofaciès et structure trophique du peuplement des cailloutis du Pas-de-Calais (France). *Oceanologica Acta*, 13, 335–348.
- Davoult, D., Degros, N., Janquin, M.A. & Soyeux, B., 1992. Biometrics, carbon and nitrogen content in the ophiuroid *Ophiothrix fragilis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 72, 915–918.
- George, C.L. & Warwick, R.M., 1985. Annual macrofauna production in a hard-bottom reef community. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 65, 713–735.
- Hartnoll, R.G., 1975. The annual cycle of *Alcyonium digitatum*. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 3, 71–78.
- Hayward, P.J. & Ryland, J.S., ed., 1990. *The marine fauna of the British Isles and north-west Europe*, vols. 1 and 2. Oxford: Clarendon Press.
- Hickson, S.J., 1895. The anatomy of *Alcyonium digitatum*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 37, 343–389.
- Kristensen, E., 1993. Seasonal variations in benthic community metabolism and nitrogen dynamics in a shallow, organic-poor Danish lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 36, 565–586.
- Larsonneur, C., Bouysee, P. & Auffret, J.P., 1982. The superficial sediments of the English Channel and its western approaches. *Sedimentology*, 29, 851–864.
- Matthews, A., 1917. The development of *Alcyonium digitatum*, with some notes on the early colony formation. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 62, 43–93.
- Migné, A. & Davoult, D., 1993. Relations 'taille-poids' chez quelques Cnidaires coloniaux. *Cahiers de Biologie Marine*, 34, 103–110.
- Migné, A. & Davoult, D., 1995a. Multi-scale heterogeneity in a macrobenthic epifauna community. *Hydrobiologia*, 300/301, 375–381.
- Migné, A. & Davoult, D., 1995b. Rôle des organismes suspensivores dans les transferts pelagobenthiques d'une zone de fort hydrodynamisme: approche expérimentale. *Journal de Recherche Océanographique*, 20, 9–14.
- O'Neill, R., 1971. Function minimization using a simplex procedure. Algorithm AS 47. *Applied Statistics*, 21, 338–345.
- Widersten, B., 1965. On the morphology and development in some cnidarian larvae. *Zoologiska Bidrag Från Uppsala*, 37, 139–182.

ANNEXE 4

Migné A. & D. Davoult.

Carbon dioxide and metabolic parameters in the ophiurid *Ophiothrix fragilis*.

Mar. Biol. (épreuves)



Dispatch: 04-12-96

Journal: Marine Biology

Author Received

No. of pages: 6

Marine Biology (1996) ■■■: ■■■■-■■■■

© Springer-Verlag 1996

A. Migné · D. Davoult

Carbon-dioxide production and metabolic parameters in the ophiurid *Ophiothrix fragilis*

Received: 1 August 1996 / Accepted: 4 September 1996

Abstract As part of the evaluation of fluxes between the water column and a rich benthic community of the Dover Strait (Eastern English Channel), laboratory measurements of oxygen consumption were carried out on a common ophiurid, *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard), from February 1993 to February 1995. The mean O_2 -consumption rate was evaluated at $0.31 \text{ mg } O_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (ash-free dry weight). Simultaneous measurements of O_2 consumption and CO_2 production using the pH-alkalinity method revealed an average respiratory quotient of 0.69 proved suitable for converting oxygen demand to carbon flux. A seasonal trend in respiration data was demonstrated by sinusoidal curves fitted to O_2 -uptake and CO_2 -release data as a function of time. The influence on respiration rate of two seasonal parameters (temperature and food availability) is discussed; linear regression indicated a highly significant relationship between O_2 consumption (or CO_2 production) and temperature; both O_2 -consumption and CO_2 -production rates decreased with starvation. The average O:N ratio was estimated at 8.46, close to the theoretical value when proteins constitute the catabolic substrate. The annual carbon respired by the *O. fragilis* community examined and the estimated annual primary production by phytoplankton indicate that the respiration of the *O. fragilis* community could supply 35% of phytoplankton carbon requirements.

Introduction

The ophiurid *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) is an echinoderm very common on all coasts of the English

Channel, in lower littoral and sublittoral hard bottoms. It is widely distributed in the eastern Atlantic, from northern Norway to the Cape of Good Hope (Hayward and Ryland 1990).

Because of strong tidal currents, that exceed 3 knots during mean spring tide (Anonymous 1988), the bottom of the Dover Strait (Eastern English Channel) consists of coarse sediment (Larsonneur et al. 1982), which is colonized by an epifaunal community (Cabiocch and Glaçon 1975) and dominated by the ophiurid *Ophiothrix fragilis* (Davoult 1990). As part of a study estimating the fluxes between the water column and the benthic community, oxygen consumption and carbon-dioxide production were measured for this species, which accounted for 62% of the mean biomass of the benthic community of the Dover Strait (270 g m^{-2} ash-free dry weight: Migné and Davoult 1995).

Little information is available on the respiration of echinoderms. Since they have a low level of locomotory activity and lack muscular development, they are presumed to have a low respiratory rate (Lawrence and Lane 1982). A comparison of oxygen-consumption rates among representatives of several major phyla (Nicol 1967, in Lawrence and Lane 1982) showed that echinoderms have lower respiration rates than the other phyla. The aim of this study was to estimate the oxygen consumption of the ophiurid *Ophiothrix fragilis* in the laboratory, taking into account the influence of season, water temperature and nutritional state. Simultaneous measurements of oxygen consumption and carbon-dioxide production (by the pH-alkalinity method) enabled estimation of a mean RQ, and CO_2 release calculated from O_2 uptake. Ammonia excretion during incubation was also measured in order to determine the O:N ratio.

Materials and methods

Specimens of adult *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) were collected from the densest population in the Dover Strait ($50^{\circ}55'5 \text{ N}$;

Communicated by A. Rodríguez, Puerto Real

A. Migné (✉) · D. Davoult
Station Marine, Université des Sciences
et Technologies de Lille, URA-CNRS 1363,
B.P. 80, F-62930 Wimereux, France

1347 E) between February 1993 and February 1995. Ophiurids were maintained in the laboratory in circulating sea water. Respiration rates were measured within 3 to 4 d after collection.

Ten specimens (7 to 11 mm disc diam) were kept in an incubation chamber (vol = 2.5 litres) with continuous stirring to ensure satisfactory mixing. The chamber was placed inside an aquarium with running sea water in order to buffer temperature changes. Filtered sea water (filtration on glass microfibre filters, Whatman GF C, porosity $\approx 1 \mu\text{m}$) limited contamination of the medium by particulate organic matter or bacteria. The filtered sea water was air-saturated prior to incubations. Ophiurids acclimated for 30 min during open-circuit flushing between the chamber and a tank. An oxygen and temperature probe (dissolved-oxygen meter: YSI Model 58, $\pm 10^{-2} \text{ mg l}^{-1}$, $\pm 0.1 \text{ C}^\circ$) calibrated in saturated air and connected to a recorder provided continuous measurements of oxygen concentration in the chamber. All experiments lasted 6 h, and readings were taken every 30 min.

A pH probe (pH meter: Metrohm Model 713, $\pm 10^{-3}$ pH unit), calibrated in National Bureau of Standards buffers (4.000, 7.000 and 9.000; Metrohm), was used to estimate carbon-dioxide production. The CO_2 content of the sea water was calculated from pH, total alkalinity, salinity and temperature using Mehrbach constants (Frankignoulle 1992). Estimation of total alkalinity involved the measurement of the pH of a sea water/acid mixture using the Culberson et al. (1970) procedure; 30 ml of HCl 0.01 *N* were added to 100 ml of sea water. Water samples (two replicates of 100 ml) for alkalinity measurement were taken at the beginning and at the end of the incubation; the pH of sea water/acid mixture was measured on each replicate. Total alkalinity (TA = meq l^{-1}) was calculated from the Anderson and Robinson (1946) equation, with an H^+ activity coefficient of 0.74. Simultaneous measurement of O_2 -consumption and CO_2 -production rates allowed the respiratory quotient (RQ = $\Delta\text{CO}_2:\Delta\text{O}_2$) to be calculated. The RQ is commonly used as an indicator of unknown catabolic substrates. Theoretically, this ratio varies from 0.7 when lipids are oxidized, to 1.0 when carbohydrates are oxidized (Hochachka and Somero 1973). It is equal to 0.8 when proteins are catabolized (Gnaiger 1983).

Water samples (three replicates of 100 ml) were also taken at the beginning and at the end of each incubation to measure the ammonia production and calculate the atomic ratio of oxygen consumed to ammonia-nitrogen excreted. Davoult et al. (1991) demonstrated the linearity of ammonia excretion by *Ophiothrix fragilis* during 6 h experiments. The O:N ratio is also an indicator of a catabolic substrate (Harris 1959, Conover and Corner 1968). When an organism oxidizes protein, the O:N ratio is as low as 7; it is high when either fat (≈ 415) or carbohydrate (O:N $\rightarrow\infty$) are oxidized (Ikeda 1977). Ammonia content was measured using the method described by Koroleff (1970).

The RQ was first calculated for each experiment before computing a regression line with O_2 and CO_2 exchange-rates. Since both O_2 and CO_2 fluxes were subject to natural variability and to measurement error, and since neither variable was independent of the other, the predictive regression could not be used for estimating the average RQ (Jacques and Pilon 1980). The geometric mean regression was therefore applied (Ricker 1973); the slope of this functional regression is the ratio of the standard deviations of the two variables. When the intercept of the regression line is not significantly different from zero (test based on Student's law; Scherrer 1984), the regression can be forced through the origin. The slope of the forced regression is the ratio of the sums of the two variables and is the best estimate of the average RQ. Average O:N was estimated by the same method.

The biomass of the ten specimens was measured as ash-free dry weight (afdwt), as recommended by the Benthos Ecology Working Group of ICES (Anonymous 1986). Ophiurids were dried for 48 h at 60 C° ($\pm 1 \text{ C}^\circ$) until constant weight was reached ($\pm 0.1 \text{ mg}$), then burned for 6 h at 520 C° ($\pm 20 \text{ C}^\circ$), and the ashes weighed. The difference between weights before and after burning gave the afdwt of the ophiurids.

To test the influence of nutritional state on respiratory rates, a series of experiments was carried out on specimens whose nutritional state was known. The first experiment was made on ten

specimens fed with a culture of *Skeletonema costatum* once a day for 1 wk. Two other experiments were made after 2 and 9 d starvation, respectively. During the starvation period, the ten ophiurids were kept in running sea water.

Results

A total of 22 incubations was performed on *Ophiothrix fragilis*, with eight simultaneous measurements of oxygen consumption and carbon-dioxide production. Both processes were linear, as shown by the coefficient of determination (r^2) of the linear regressions (twelve values of $r^2 > 0.99$, eight values > 0.95 , two values > 0.82 for O_2 measurements; all values of $r^2 > 0.99$ for CO_2 measurements).

O_2 consumption

The mean (\pm confidence interval at the 95% level) oxygen-consumption rates were $0.31 \pm 0.07 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ for the first year of experiments (1993, 10 measurements), $0.32 \pm 0.07 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ for the second year (1994, 11 measurements), and $0.31 \pm 0.04 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ for all experiments (22 measurements from February 1993 to February 1995; Table 1).

A seasonal trend was apparent. Oxygen-consumption rate increased in spring up to high summer values, then decreased in autumn and was low in winter (Fig. 1a). Sinusoidal curves were fitted to the data from 1993 and to the data from 1994; parameters were estimated using the Simplex method:

$$1993: y = 0.31 - 0.137 \sin[(2\pi/365)x + 1.360] , \quad (1)$$

$$(n = 10, r^2 = 0.992) ,$$

$$1994: y = 0.32 - 0.121 \sin[(2\pi/365)x + 0.757] , \quad (2)$$

$$(n = 11, r^2 = 0.981) ,$$

where x = Julian days, and y = O_2 -consumption rate in $\text{mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

The seasonal trend was the same in 1993 and in 1994: the difference in mean oxygen-consumption rate was not significant at the 0.01 level (Student's *t*-test) and the two estimated curves were close. A mean sinusoidal curve was then fitted to the whole data set (Fig. 1b):

$$y = 0.31 - 0.128 \sin[(2\pi/365)x + 1.094] , \quad (3)$$

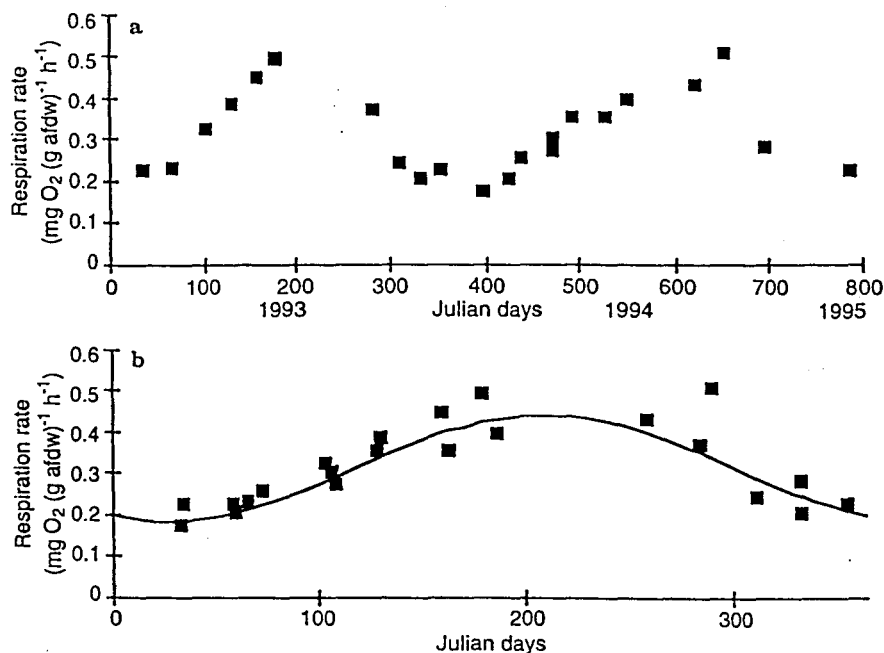
$$(n = 22, r^2 = 0.977) .$$

This seasonal trend paralleled the temperature variations. It was therefore possible to define a significant linear relation between oxygen consumption and temperature:

$$y = -0.001 + 0.026x \quad (n = 22, r^2 = 0.721, p < 0.001) , \quad (4)$$

where x = temperature in $^\circ\text{C}$, and y = O_2 -consumption rate in $\text{mg g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Fig. 2).

Fig. 1 *Ophiothrix fragilis*. a Oxygen consumption measured throughout experimental period (February 1993 to February 1995); b adjusted sinusoidal curve as a function of Julian days: $y = 0.312 - 0.128 \sin [(2\pi/365)x + 1.094]$



CO₂ production

To test the evolution of total alkalinity during the 6 h incubations, initial alkalinity (TA_i , calculated from mean pH of the two sea water/acid mixtures at the beginning of incubations) was plotted against final alkalinity (TA_f , calculated from mean pH of mixtures at the end of incubations), and the geometric mean regression was applied ($TA_f = 0.869 TA_i + 0.109$, $n = 14$, $r^2 = 0.839$, $p < 0.001$). As the intercept of this regression line was not significantly different from zero, the regression was forced through the origin to estimate an average $TA_f:TA_i$ ratio of 0.934 (Fig. 3) that does not differ significantly from 1. A paired t -test, performed to compare TA_i and TA_f also showed no significant difference. Therefore, the alkalinity was assumed to be constant for each incubation and its value was calculated using the mean pH of the four samples.

The mean CO₂-production rate (\pm confidence interval at the 95% level) was 0.080 ± 0.027 mg C g⁻¹ h⁻¹ (8

experiments: Table 1). To test the occurrence of a seasonal trend, a sinusoidal curve was fitted to the eight data sets:

$$y = 0.080 - 0.033 \sin[(2\pi/365)x + 0.569], \quad (5)$$

$(n = 8, r^2 = 0.951)$,

where x = Julian days, and y = CO₂-production rate in mg C g⁻¹ h⁻¹ (Fig. 4). A linear regression was also found between CO₂ production and temperature (Fig. 5):

$$y = -0.03 + 0.01x \quad (n = 8, r^2 = 0.734, p = 0.003) . \quad (6)$$

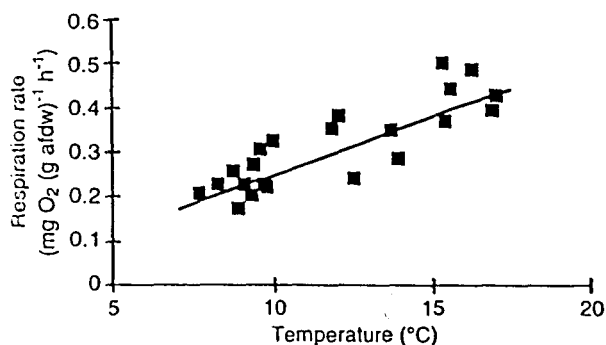


Fig. 2 *Ophiothrix fragilis*. Oxygen consumption as a function of temperature; regression line is also shown: $y = -0.001 + 0.026x$

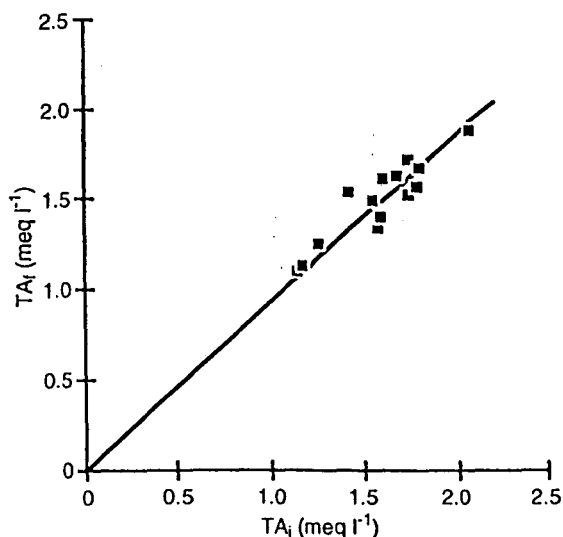


Fig. 3 Comparison of alkalinity at beginning (TA_i) and at end (TA_f) of incubation, and regression line forced through origin: $y = 0.934x$

Table 1 *Ophiothrix fragilis*. Experimental measurements of oxygen consumption ($\text{mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), carbon-dioxide production ($\text{mg C g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), ammonia excretion ($\mu\text{g N g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) and calculation of atomic ratios of CO_2 released to O_2 consumed (RQ) and of O_2 consumed to ammonia-nitrogen excreted (O:N) [T temperature of experiment; $afdw$ biomass of the ten experimental individuals in ash-free dry weight (g)]

Date	(T , °C)	afdw (g)	O_2	CO_2	NH_4	RQ	O:N
1993							
3-Feb	(9.8)	1.81	0.223		12.51		7.82
8-Mar	(8.3)	1.25	0.228		11.32		8.85
14-Apr	(10.0)	2.08	0.324		24.17		5.86
12-May	(12.1)	2.86	0.384		20.88		8.04
10-Jun	(15.7)	3.38	0.443		14.32		13.50
29-Jun	(16.4)	2.81	0.488		21.49		9.92
11-Oct	(15.5)	1.95	0.368		17.90		9.00
8-Nov	(12.6)	2.78	0.239		13.82		7.58
30-Nov	(9.3)	2.19	0.203		9.20		9.65
22-Dec	(9.1)	1.80	0.227		11.91		8.33
1994							
2-Feb	(8.9)	1.94	0.171		7.88		9.45
1-Mar	(7.7)	1.75	0.204	0.042	10.75	0.55	8.27
15-Mar	(8.8)	1.37	0.253	0.067	14.45	0.70	7.70
18-Apr	(9.6)	1.90	0.303		20.21		5.58
20-Apr	(9.4)	1.83	0.272	0.071	16.73	0.70	7.10
09-May	(11.9)	2.35	0.353	0.079	23.85	0.60	6.48
13-Jun	(13.8)	1.89	0.350	0.098	14.84	0.75	10.31
6-Jul	(17.0)	1.58	0.394		21.26		8.11
16-Sep	(17.1)	1.01	0.428		15.22		12.29
17-Oct	(15.4)	1.51	0.504	0.147	21.01	0.78	10.50
30-Nov	(14.0)	1.57	0.283	0.078	15.83	0.74	7.80
1995							
28-Feb	(9.7)	1.93	0.225	0.057	11.36	0.68	8.70

Metabolic ratios

Respiratory quotients (RQ) were calculated for the eight experiments in which measurements of both O_2 consumption and CO_2 production were available; they ranged from 0.55 to 0.78 (Table 1). The geometric mean regression of the relationship between CO_2 release and O_2 uptake was highly significant ($y = 0.0005 + 0.734x$, $n = 8$, $r^2 = 0.901$, $p < 0.001$) and the intercept was not significantly different from zero. This allowed the regression to be forced through the origin and calculation of the corresponding slope value, estimating an average RQ of 0.689 (Fig. 6).

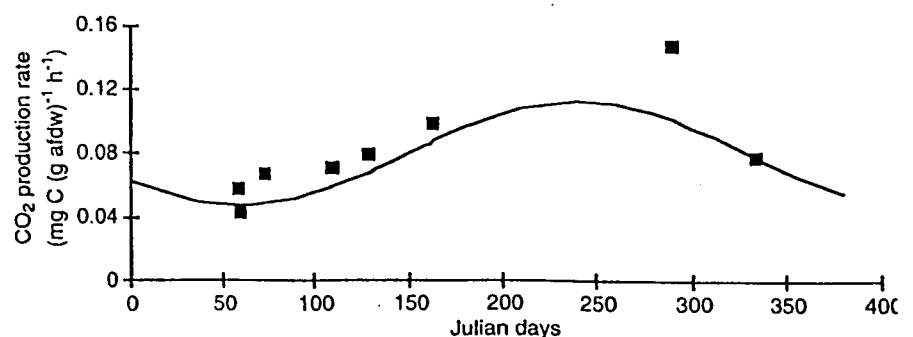
O:N atomic ratios were calculated in the 22 experiments; they ranged from 5.58 to 13.50 (Table 1). The geometric mean regression of the relationship between O_2 uptake and NH_4 release was highly significant ($y = 0.0007 + 7.963x$, $n = 22$, $r^2 = 0.671$, $p < 0.001$), and the intercept was not significantly different from

zero. This allowed the regression to be forced through the origin and calculation of the corresponding slope value, estimating an average O:N of 8.46.

Experiments on fed ophiurids

Three experiments on the role of nutritional state were carried out in December 1994, at temperatures of 13.6, 13.4 and 13°C, respectively. O_2 consumption and CO_2 production were also linear in these experiments ($r^2 > 0.90$). O_2 -consumption rate was high ($0.326 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) after ophiurids had been fed; it decreased with starvation ($0.316 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ after 2 d starvation and $0.267 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ after 9 d starvation). CO_2 -production rate increased in the first experiment ($0.092 \text{ mg C g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), decreased in the second one ($0.066 \text{ mg C g}^{-1} \text{ h}^{-1}$), and remained at the same level in the third ($0.066 \text{ mg C g}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

Fig. 4 *Ophiothrix fragilis*. Carbon-dioxide production measured at different periods of year and adjusted sinusoidal function: $y = 0.080 - 0.033 \sin [(2\pi/365)x + 0.569]$



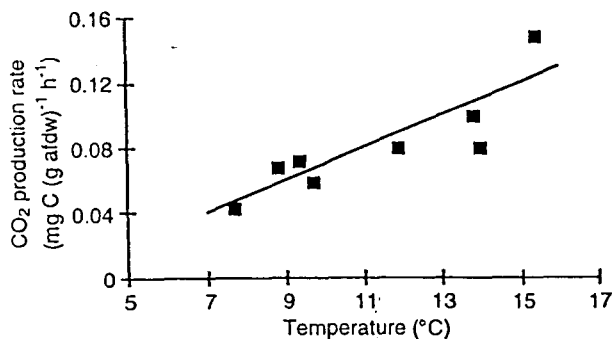


Fig. 5 *Ophiothrix fragilis*. Carbon-dioxide production as a function of temperature; regression line is also shown: $y = -0.03 + 0.01x$

Discussion

The mean oxygen-consumption rate measured in this study for *Ophiothrix fragilis* ($0.31 \text{ mg g}^{-1} \text{ afdw h}^{-1}$) is of the same order of magnitude as that measured by Ursin [1960, in Lawrence and Lane 1982: $1.5 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ wet wt d}^{-1}$, i.e. $0.437 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ afdw h}^{-1}$, with 1 ml O_2 equal to 1.428 mg and assuming a ratio of 4.9 between wet weight and ash-free dry weight of *O. fragilis* (Davoult et al. 1992)]. It is also comparable to rates measured on other ophiurids: 0.211 and $0.349 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ afdw h}^{-1}$ for *Ophioderma longicauda* and *Ophioglypha lacertosa*, respectively (Montuori 1913, in Farmanfarmaian 1966).

Seasonal changes in the respiration rate of *Ophiothrix fragilis* in the present study appeared to be highly significant. As the curve fitting is better with time than with temperature for both O_2 and CO_2 , it is suggested that seasonal factors other than temperature may play a role in control of respiration. The rate of oxygen consumption increases in spring, when sea temperature increases but also when phytoplankton and particulate organic carbon concentrations are high (Quisthoudt 1987). Therefore, respiration could be related to food availability, as already reported for other echinoderm taxa (Lawrence and Lane 1982). Measurements on fed ophiurids (at $13.6 \text{ }^\circ\text{C}$) revealed an oxygen-consumption rate ($0.326 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) relatively close to the rate

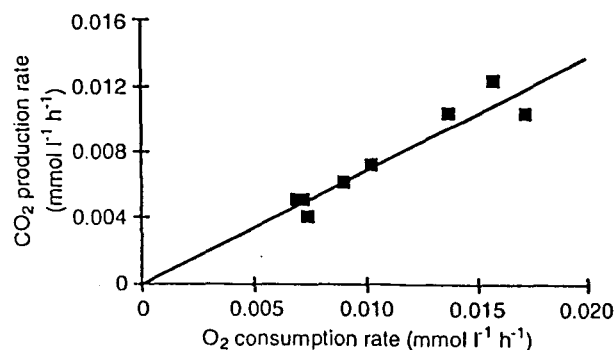


Fig. 6 *Ophiothrix fragilis*. Carbon-dioxide production as a function of oxygen consumption; regression line forced through origin is also shown: $y = 0.689x$, for average RQ estimation

($0.353 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) expected from the relationship between temperature and O_2 consumption (Eq. 4). After 2 d starvation, the difference between the two rates increased ($0.316 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ measured, $0.347 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ expected, at $13.4 \text{ }^\circ\text{C}$). Thus, deviation between measured and expected rates increases with increasing length of starvation ($0.267 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ measured after 9 d starvation against $0.337 \text{ mg O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ expected at $13 \text{ }^\circ\text{C}$).

In the eight calculations of RQ, two values indicated protein as catabolic substrate, four indicated lipid, and two were outside theoretical limits, insofar as the O:N ratio calculated for each incubation remained steady throughout the year, close to the theoretical value for proteins as catabolic substrate. The RQ is more rarely used as indicator of catabolic substrate than the O:N ratio. Although it appears to be a fairly reliable indicator of metabolic substrate in some organisms such as corals (Gattuso et al. 1993), it is not reliable for other marine organisms (Hatcher 1991). Reviewing the problems of RQ measurements of benthic marine invertebrates, Hatcher (1989) presented arguments against the use of animal RQs for drawing any conclusions about catabolic substrates. Nevertheless, it is a useful factor for converting oxygen demand to carbon fluxes. Since CO_2 in sea water is more difficult to measure than O_2 , a common procedure consists in estimating CO_2 production from measurements of O_2 consumption using a previously determined mean RQ. The high correlation between CO_2 release and O_2 uptake observed in the present study on *Ophiothrix fragilis* indicates the suitability of RQ for such estimations in further studies on this species.

As lipids did not seem to be catabolized (according to the O:N ratios), there are presumably no storage processes to build lipid reserves. This suggests either a continuous food supply for the ophiurids and therefore no need to build reserves, or the catabolism of tissue for survival during starvation. However, Davoult et al. (1991) have shown that the lowest values of metabolic activity (measured as ammonia excretion) observed in *Ophiothrix fragilis* in winter never reached the values measured during starvation in the laboratory, and therefore did not reach the level where tissue would be catabolized.

The large contribution of the *Ophiothrix fragilis* population to the biomass of the benthic community of the Dover Strait is likely to contribute to important fluxes of carbon dioxide to the water column. The O_2 -consumption data estimated in this study were converted, using the mean RQ, into CO_2 -production data in order to calculate the yearly flux of carbon resulting from respiration of the *O. fragilis* population. Assuming the biomass of the population to be 167.4 g m^{-2} (Migné and Davoult 1995), this flux was estimated at 119 g C m^{-2} . Using the ^{14}C method, Quisthoudt (1987) estimated the annual primary production by phytoplankton of the Dover Strait, at $\sim 336 \text{ g C m}^{-2}$. According to her data and to data of the present study, respiration of the

O. fragilis community could supply 35% of phytoplankton carbon requirements.

Acknowledgements This work was supported by the PNOG (Programme National d'Océanographie Côtière, Chantier Manche). Thanks are expressed to the crew members of the research vessel "Sepia II", to I. Richard, A. Richard and M.A. Janquin for diving assistance, and to D. Menu for constructing the incubation chamber. We also thank two anonymous reviewers for making helpful comments on an earlier draft of the manuscript.

References

- Anderson DH, Robinson RJ (1946) Rapid electrometric determination of the alkalinity of sea water. *Ind Engng Chem analyt Edn* 18: 767-769
- Anonymous (1986) Fifth report of the Benthos Ecology Working Group, Ostende. *Int Councl Explor Sea Comm Meet (Biol oceanogr Comm)* 1986 L: 27: 1-33
- Anonymous (1988) Courants de marée dans le Pas de Calais. Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, Paris
- Cabioch L, Glaçon R (1975) Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, de la baie de Somme au Pas de Calais. *C r hebdomadaire Séances Acad Sci, Paris (Sér D)* 280: 491-494
- Conover RJ, Corner EDS (1968) Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life-cycles. *J mar biol Ass UK* 48: 49-75
- Culbertson C, Pytkowicz RM, Hawley JE (1970) Seawater alkalinity determination by the pH method. *J mar Res* 28: 15-21
- Davoult D (1990) Biofacies et structure trophique du peuplement des cailloutis du Pas de Calais (France). *Oceanol Acta* 13: 335-348
- 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
- Davoult D, Degros N, Janquin M-A, Soyez B (1992) Biometrics, carbon and nitrogen content in the ophiuroid *Ophiothrix fragilis*. *J mar biol Ass UK* 72: 915-918
- Farmanfarmaian A (1966) The respiratory physiology of echinoderms. In: Booloottian RA (ed) *Physiology in Echinodermata*. Interscience Publishers, New York, London, Sydney, pp 245-265
- Frankignoulle M (1992) Program "CO₂ 1.0" to calculate seawater CO₂ chemistry. University of Liege, France
- Gattuso JP, Yellowlees D, Lesser M (1993) Depth- and light-dependent variation of carbon partitioning and utilization in the zooxanthellate scleractinian coral *Stylophorapistillata*. *Mar Ecol Prog Ser* 92: 267-276
- Gnaiger E (1983) Appendix C. Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption. In: Gnaiger E, Forstner H (eds) *Polarographic oxygen sensors. Aquatic and physiological applications*. Springer-Verlag, Heidelberg, pp 337-345
- Harris E (1959) The nitrogen cycle in Long Island Sound. *Bull Bingham oceanogr Coll* 17: 31-65
- Hatcher A (1989) RQ of benthic marine invertebrates. *Mar Biol* 102: 445-452
- Hatcher A (1991) The use of metabolic ratios for determining the catabolic substrates of a solitary ascidian. *Mar Biol* 108: 433-440
- Hayward PJ, Ryland JS (1990) *The marine fauna of the British isles and north-west Europe*. Clarendon Press, Oxford
- Hochachka PW, Somero GN (1973) *Strategies of biochemical adaptation*. W.B. Saunders & Co., Philadelphia
- Ikeda T (1977) The effects of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. VI. Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species maintained under fed and starved conditions. *Mar Biol* 41: 241-252
- Jacques TG, Pilon MEQ (1980) Experimental ecology of the temperate scleractinian coral *Astrangia danae*. I. Partition of respiration, photosynthesis and calcification between host and symbionts. *Mar Biol* 60: 167-178
- Koroleff F (1970) Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *Informations on technics and methods for sea water analysis. Rapp P-v Réunion Cons perm Int Explor Mer* 3: 19-22
- Larsonneur C, Bouysse P, Auffret JP (1982) The superficial sediment of the English Channel and its western approaches. *Sedimentology* 29: 851-864
- Lawrence JM, Lane JM (1982) The utilization of nutrients by post-metamorphic echinoderms. In: Jangoux M, Lawrence JM (eds) *Echinoderm nutrition*. A.A. Balkema, Rotterdam, pp 331-371
- Migné A, Davoult D (1995) Multi-scale heterogeneity in a macrobenthic epifauna community. *Hydrobiologia* 300/301: 375-381
- Quisthoudt C (1987) Production primaire phytoplanctonique dans le détroit du Pas de Calais (France). *C r hebdomadaire Séances Acad Sci, Paris (sér III)* 304: 245-250
- Ricker WE (1973) Linear regressions in fishery research. *J Fish Res Bd Can* 30: 409-434
- Scherrer B (1984) *Biostatistique*. Gaëtan Morin, Quebec

ANNEXE 5

Migné A. & D. Davoult

Oxygen consumption in two benthic cnidarians: *Alcyonium digitatum* (Linnaeus, 1758)
and *Urticina felina* (Linnaeus, 1767).

Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology,
Nationaal Natuurhistorisch Museum, The Netherlands (épreuves).

DATE OF PUBLICATION: xx.xx.1997

Oxygen consumption in two benthic cnidarians: *Alcyonium digitatum* (Linnaeus, 1758) and *Urticina felina* (Linnaeus, 1767)

A. Migné & D. Davoult

Migné, A. & D. Davoult. Oxygen consumption in two benthic cnidarians: *Alcyonium digitatum* (Linnaeus, 1758) and *Urticina felina* (Linnaeus, 1767).

Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology, 1995: x-xx, figs 1-4, tabs 1-2.

A. Migné & D. Davoult, Station Marine, Université des Sciences et Technologies de Lille, URA 1363 du CNRS, B.P. 80, F-62930, Wimereux, France.

Key words: Cnidarians; respiration; nutrition; seasonal trend; O/N ratio.

Abstract: As part of the evaluation of fluxes between the water column and a rich benthic community of the Dover Strait (eastern English Channel), laboratory measurements of oxygen consumption were done on two common cnidarians: the octocoral *Alcyonium digitatum* (Linnaeus, 1758) and the sea anemone *Urticina felina* (Linnaeus, 1767). Sixteen experiments were done on *A. digitatum* and 20 on *U. felina*, at different periods of the year. The mean oxygen consumption rates (\pm confidence interval at the 95% level) were $0.21 \pm 0.04 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ for *A. digitatum* and $0.13 \pm 0.03 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ for *U. felina* (ash free dry weight). The measurement of the NH_4^+ excretion rate during the respiration experiments allowed to calculate the atomic ratio (O/N). A seasonal trend was revealed in the respiration of *A. digitatum* and a significant linear relationship appeared between oxygen consumption and temperature. Respiration in *U. felina* showed a large variation from one experiment to another in the same period of the year and no significant relation appeared between oxygen consumption and temperature; a significant difference was revealed between specimens of different weight (oxygen consumption rates were higher in small specimens). Measurement of oxygen consumption rate under progressive nutritional stress showed a decrease of rate with starvation for the 2 species. The occurrence of a seasonal trend is discussed in relation to the way of feeding of the two species and with the food availability.

Introduction

The sea anemone *Urticina felina* (Linnaeus, 1767) and the octocoral *Alcyonium digitatum* (Linnaeus, 1758) are two widespread species, common, often locally abundant, on all coasts of the English Channel. *A. digitatum* occurs from Iceland to western Europe and *U. felina* from the Arctic to Biscay, generally in situations where strong water movements (currents or wave turbulence) prevail, on the lower shore or in the sublittoral, attached to rocks and boulders (Manuel, 1981).

Because of strong tidal currents, greater than three knots in mean spring tide (Anonymous, 1988), the bottom of Dover Strait (eastern English Channel) consists of coarse sediment (Larsonneur et al., 1982) which is colonized by a sessile epifauna community (Cabioch & Glaçon, 1975). As part of the evaluation of fluxes between the water column and this community, experimental measurements of oxygen consumption were done on these two species that account for a large part of the biomass. *U. felina* and *A. digitatum* account respectively for 32% and 5% of the mean biomass of $270 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ in ash free dry weight (Migné & Davoult, 1995).

Nothing is known about the minimum need of oxygen of these two species. Since they are sessile and have a low activity, they are supposed to have a relatively low rate of metabolism. A study of oxygen consumption in twelve zooxanthellate species

of Alcyonaria from a coral reef in southern Florida (Cary, 1918) also revealed a very low metabolic rate, though it varied considerably in the different species.

In this study, we intended to determine an order of magnitude of oxygen consumption of the two cnidarians by conducting laboratory measurements, taking into account the influence of season, water temperature, size and nutritional state of organisms. Simultaneous measurement of ammonia excretion allowed to calculate the O:N ratio for the two species.

Materials and methods

Specimens of *Urticina felina* and colonies of *Alcyonium digitatum* were collected (with their substrate) by divers in Dover Strait at 37 m depth. After collection, animals were maintained in the laboratory in circulating sea water. Respiratory rates were measured in the few following days. Measurements were carried out between February 1993 and April 1995.

In each experiment, a specimen of *U. felina* or a colony of *A. digitatum* with its substrate (stripped of other sessile animals) was kept for 6 hours in a tight chamber of 2.5 l capacity, where a magnetic stirrer ensured satisfactory mixing, and placed inside an aquarium with running sea water in order to buffer temperature changes. Continuous registration of the oxygen concentration in the chamber was ensured by means of an oxygen ($\pm 10^{-2}$ mg.l⁻¹) and temperature ($\pm 0.1^\circ\text{C}$) probe (dissolved oxygen meter: YSI model 58) connected to a recorder. Filtered sea water (filtration on glass microfibre filters Whatman GF/C, porosity = 1 μm) was used to avoid contamination of the medium by organic matter or bacteria. Temperature in the tight chamber was almost the same as in the field at the time of sampling. To ensure maximum oxygen saturation at the beginning of the incubation, the filtered sea water was aerated. Animals were allowed to acclimate for half an hour during open circuit flushing between the chamber and a tank.

In order to test the influence of nutritional state on respiration rates of the two cnidarians, oxygen consumption rates were examined as a function of progressive nutritional stress. Incubations were performed on laboratory fed specimens the day of nutrition and were repeated 1, 4 and 8 days later. *A. digitatum* was fed with living nauplii of *Artemia* spec. and *U. felina* with fresh mussel.

Sampling of water was done at the beginning and at the end of each experiment to measure the ammonia (NH₄⁺) production in order to calculate the atomic ratio of consumed oxygen and excreted ammonia nitrogen which is an indicator of catabolic substrate (Harris, 1959). When an organism is exclusively oxidizing protein, the O:N ratio will be low, less than 7; it will be high when either fat or carbohydrate is oxidized. Ammonia content was measured according to Koroleff's method (1970). For each experiment the O:N ratio was calculated first; the average O:N for each species was subsequently estimated according to the rules for ratio variables (average O:N = $\Sigma\text{O}/\Sigma\text{N}$; Scherrer, 1984).

Biomass was measured as ash free dry weight (AFDW) as recommended by the Benthos Ecology Working Group of ICES (Anonymous, 1986). Specimens were dried for 96 h at 60°C ($\pm 1^\circ\text{C}$) until stabilization of weight (± 0.1 mg), burned for 6 h at 520°C ($\pm 20^\circ\text{C}$) and the ashes weighed. The difference between the weight before and after burning gave the AFDW of the specimen.

Results

The mean oxygen consumption rates (\pm confidence interval at the 95% level) were $0.21 \pm 0.04 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ for *Alcyonium digitatum* ($n = 16$ experiments; table 1) and $0.13 \pm 0.03 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ for *Urticina felina* ($n = 20$ experiments; table 2).

A seasonal trend appeared in the respiration of *A. digitatum*: the oxygen consumption rate gradually increased from February ($0.09 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) to June-July ($0.36 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$), then it decreased to November ($0.16 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). A sinusoidal model was fitted to the data (fig. 1), parameters were estimated by the Simplex method:

$$y = 0.207 - 0.097 \sin [(2\pi / 365) x + 1.432]; (n = 16, r^2 = 0.961) \quad (1)$$

where x = Julian days and y = O_2 consumption in $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$.

This seasonal trend followed the temperature variations; there is a significant linear relation between oxygen consumption and temperature:

$$y = 0.016 x + 0.019; (r = 0.669, n = 16, p = 0.005) \quad (2)$$

where x = temperature in $^\circ\text{C}$ and y = O_2 consumption in $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (fig. 2).

The colonies of *A. digitatum* used in this study had nearly the same weight (AFDW = $1.91 \pm 0.31 \text{ g}$; table 1). In one experiment with a small colony (AFDW = 0.31 g), the oxygen consumption rate appeared much higher ($0.525 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$).

No seasonal trend appeared in the respiration rate of *U. felina*. Results showed considerable variation from one experiment to another in a same period of the year (fig. 3) and no significant relation appeared between oxygen consumption and temperature.

Table 1. *Alcyonium digitatum*. Laboratory measurements of oxygen consumption: date of measurement, temperature in experimental chamber ($^\circ\text{C}$), biomass of colony (g of AFDW), oxygen consumption rate ($\text{mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$), ammonia production rate ($\mu\text{g N} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) and atomic ratio of oxygen consumed to ammonia-nitrogen excreted (O/N).

Date	$^\circ\text{C}$	AFDW (g)	$\text{mg O}_2/\text{g/h}$	$\mu\text{g N/g/h}$	O/N
22.03.93	9.0	1.11	0.23	9.57	10.56
05.04.93	9.5	1.71	0.14	9.08	6.5
25.06.93	16.0	1.83	0.36	15.43	10.07
25.11.93	10.5	1.76	0.17	8.30	9.12
01.02.94	9.0	2.70	0.11	3.72	12.35
04.02.94	9.0	2.54	0.11	4.40	10.94
25.02.94	7.7	1.83	0.09	3.65	10.91
02.03.94	8.0	1.54	0.22	10.36	9.42
11.03.94	8.7	2.09	0.19	9.03	9.06
08.05.94	12.2	3.42	0.22	22.27	4.26
09.06.94	13.7	1.57	0.31	24.96	5.42
05.07.94	16.9	1.80	0.33	31.86	4.57
15.09.94	17.4	2.06	0.20	8.16	10.45
14.10.94	15.1	1.66	0.26	18.76	6.11
29.11.94	14.0	1.11	0.16	8.60	8.29
10.04.95	11.6	1.82	0.23	14.22	6.98

Table 2. *Urticina felina*. Laboratory measurements of oxygen consumption: date of measurement, temperature in experimental chamber (°C), biomass of specimen (g of AFDW), oxygen consumption rate ($\text{mg O}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$), ammonia production rate ($\mu\text{g N}\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$) and atomic ratio of oxygen consumed to ammonia-nitrogen excreted (O/N).

Date	T°C	AFDW (g)	$\text{mg O}_2/\text{g/h}$	$\mu\text{g N/g/h}$	O/N
09.02.93	9.5	7.68	0.07	8.18	3.85
23.03.93	9.1	2.78	0.08	12.52	2.73
24.03.93	9.5	9.85	0.08	7.89	4.55
06.04.93	9.8	5.10	0.06	6.69	3.79
07.04.93	9.6	1.15	0.18	26.49	2.89
28.06.93	16.6	5.38	0.13	7.84	7.42
01.07.93	17.0	5.12	0.09	6.99	5.76
26.11.93	9.8	0.77	0.21	13.41	6.95
29.11.93	9.4	0.77	0.19	12.46	6.74
14.03.94	9.0	9.92	0.05	5.29	3.72
16.03.94	8.8	0.57	0.14	10.59	5.66
07.07.94	17.0	5.00	0.11	12.90	3.63
08.07.94	17.2	9.24	0.09	8.70	4.53
19.09.94	16.3	5.67	0.09	6.97	5.84
20.09.94	16.2	0.93	0.25	12.75	8.54
19.10.94	14.8	0.71	0.34	35.05	4.21
01.12.94	14.4	6.67	0.09	6.42	6.13
02.12.94	14.4	5.22	0.10	7.97	5.71
11.04.95	12.1	3.10	0.15	18.64	3.61
12.04.95	11.4	4.78	0.12	12.45	4.22

For this species, specimens of different weight were used in experiments; in the same period of sampling, the smaller specimens always showed a higher respiration rate (table 2). The mean oxygen consumption rate was $0.094 \pm 0.017 \text{ mg O}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ for specimens of AFDW > 2 g ($n = 14$) and $0.217 \pm 0.072 \text{ mg O}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ for specimens of AFDW < 2 g ($n = 6$). The test of comparison of means (Student's *t*-test) showed a significant difference at the 0.1% level. Two experiments were done on specimens of AFDW < 0.5 g: the results were $0.635 \text{ mg O}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ for a specimen of 0.17 g and $0.867 \text{ mg O}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ for a specimen of 0.46 g.

Oxygen consumption rate measured on a colony of *A. digitatum* (1.49 g) after it was fed was high ($0.423 \text{ mg O}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$) and gradually decreased in following days ($0.398 \text{ mg O}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ the next day, $0.329 \text{ mg O}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ four days later and $0.255 \text{ mg O}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ eight days later; fig. 4).

In a specimen of *U. felina* (5.04 g) which had been kept in

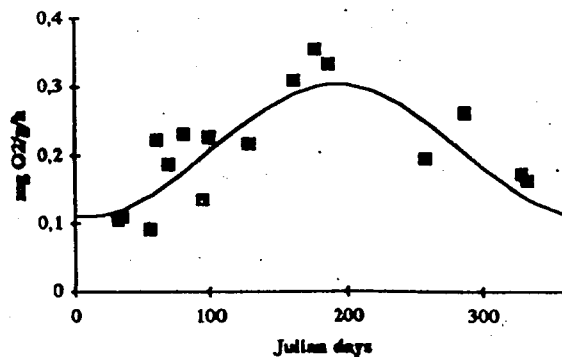


Fig. 1. *Alcyonium digitatum*. Laboratory measurements of oxygen consumption ($\text{mg O}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$) at different periods of the year (Julian days) and calculated sinusoidal function: $y = 0.207 - 0.097 \sin [(2\pi / 365) x + 1.432]$.

laboratory for one month without being fed, the oxygen consumption rate was low ($0.096 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$); it was much higher after the specimen was fed ($0.151 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$), and it decreased in the following days ($0.124 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ the next day, $0.123 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ four days later and $0.119 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ eight days later; fig. 4).

Measurement of the NH_4^+ excretion rate during the respiration experiments allowed the calculation of the average atomic ratio (O:N), which was 6.47 for *A. digitatum* and 4.42 for *U. felina*.

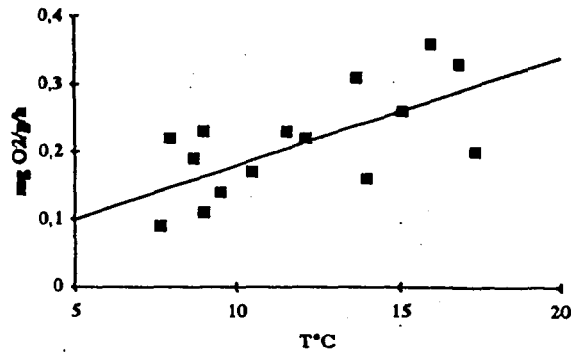


Fig. 2. *Alcyonium digitatum*. Laboratory measurements of oxygen consumption ($\text{mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) plotted against temperature ($^{\circ}\text{C}$), and regression line: $y = 0.016x + 0.019$.

Discussion

The present survey allows an estimate of the mean oxygen consumption rate for the two cnidarians *Alcyonium digitatum* and *Urticina felina*. These rates are probably underestimated because measurements were made a few days after sampling, i.e. after a few days of starvation. Decrease of oxygen uptake with starvation has already been mentioned for cnidarians (Svoboda & Pörmann, 1980).

Being a suspension feeder, *A. digitatum* feeds almost continuously and it may therefore be assumed that the nutritional state of collected colonies was the same. Unlike *A. digitatum*, *U. felina* does not only feed on plankton, but captures preys discontinuously (Sebens, 1981). Thus, the heterogeneity observed in measurements (not always correlated with variation of size) may in the latter species be explained by variations in nutritional state of collected specimens.

Repetitive measurements through the year showed a seasonal trend in oxygen consumption rate, correlated with temperature, for *A. digitatum*. This seasonality (with a maximum occurring in summer) could also be related to variations in food availability. Though it has been proven capable to feed on phytoplankton (Roushdy & Hansen, 1961), *A. digitatum* mainly feeds on zooplankton (Pratt, 1905; Matthews, 1917) and the greatest concentrations of zooplankton (Le Fèvre-Lehoërff et al., 1983) follow the great concentrations of phyto-

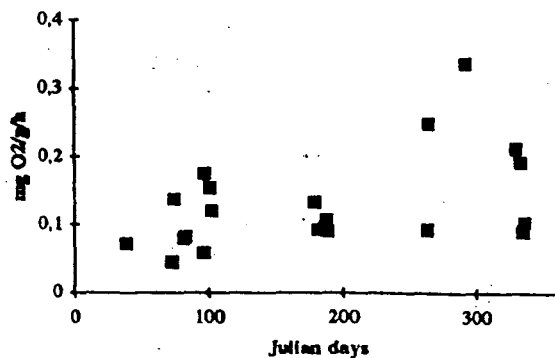


Fig. 3. *Urticina felina*. Laboratory measurements of oxygen consumption ($\text{mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) at different periods of the year (Julian days).

plankton occurring in spring (Quisthoudt, 1987).

The oxygen consumption rate is suggested to be size dependence by the observation of an increase of this with decreasing biomass. This trend is well known in solitary anthozoa and may be explained by the increasing surface-to-volume ratio in smaller individuals (Svoboda & Pörmann, 1980). Variation in the rate of oxygen consumption by unit of weight between small and large colonies is also noticed in pennatulids (Brafeld & Chapman, 1965; Brafeld & Chapman, 1967; Chapman, 1972) and may be explained by a higher number (biomass) of polyps compared with the living rest of colony (coenenchym which is probably less active in metabolism) in the small colonies.

In *Alcyonaria*, the surface in contact with water varies greatly with the state of contraction and expansion of the colony, and as a consequent one would expect variation in oxygen consumption rate (Brafeld & Chapman, 1965; Brafeld & Chapman, 1967; Chapman, 1972). However, during the 6 hours of our experiments, the state of contraction/expansion of the colony of *Alcyonium digitatum* varied with no noticeable effect on the oxygen consumption rate.

Many studies on respiration in marine invertebrates have used excretion-based metabolic ratios as qualitative predictors of catabolic substrates (Snow & Williams, 1971; Ikeda, 1977; LeBorgne, 1979; Mayzaud & Conover, 1988). Nevertheless, Hatcher (1991), examining the variability among several excretion-based metabolic ratios, concluded that any of them is a true representation of the nature of catabolic substrates. Conover & Corner (1968) noted that the O/N ratio varies on a seasonal basis for several species of plankton, and Snow & Williams (1971), studying a prawn, found a low value of this ratio in winter (6.1) and a high value in early summer (34.2). Such seasonal variations were not obvious in our experiments. But in *A. digitatum*, lower ratios were found in summer, indicating that protein is probably catabolized during this period, and higher ratios in winter, suggesting that a part of the reserves as either carbohydrates or fat or both is being utilized. No seasonal trend

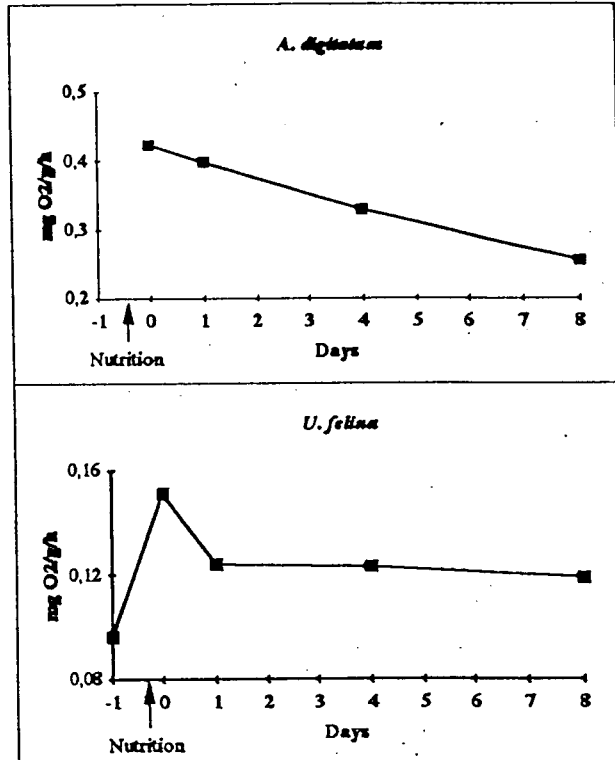


Fig. 4. *Alcyonium digitatum* and *Urticina felina*. Laboratory measurement of influence of feeding on oxygen consumption ($\text{mg O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$).

was revealed in the O/N ratios determined in *Urtica felina*; these remained low, nearly always less than 7. As lipids did not seem to be catabolized, the lack of storage processes to build lipid reserves is presumed. This could suggest either a continuous food supply and no need of building reserves, or the catabolism of tissue to survive starvation.

Acknowledgements

This work was supported by the PNOC (Programme National d'Océanographie Côtière, Chantier Manche). Thanks are expressed to the crew members of the research vessel "Sepia II", to Ingrid and Alain Richard and Marie-Andrée Janquin for diving assistance and to Dominique Menu for the realisation of the tight experimental chamber. We also thank Dr Armin Svoboda for making helpful comments on an earlier draft of the manuscript.

References

- Anonymous, 1986. Fifth report of the Benthos Ecology Working Group, Ostende.— International Council for the exploration of the Sea (CM Papers and Reports), CM 1986 / L: 27, 33 p.
- Anonymous, 1988. Courants de marée dans le Pas de Calais.— Service hydrographique et océanographique de la Marine, Paris.
- Brafield, A.E. & G. Chapman, 1965. The oxygen consumption of *Pennatula rubra* Ellis and some other anthozoans.— *Z. vergl. Physiol.* 50: 363-370.
- Brafield, A.E. & G. Chapman, 1967. The respiration of *Pteroides griseum* (Bohadsch) a pennatulid coelenterate.— *J. Exp. Biol.* 46: 97-104.
- Cabioch, L. & R. Glaçon, 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, de la baie de Somme au Pas de Calais.— *C. R. Acad. Sci. Paris* 280 (D): 491-494.
- Cary L.R., 1918. A study of respiration in Alcyonaria.— *Carnegie institution of Washington* 252: 187-191.
- Chapman, G., 1972. A note on the oxygen consumption of *Renilla köllikeri*, Pfeffer.— *Comp. Biochem. Physiol.* 42 (A): 863-866.
- Conover, R.J. & E.D.S. Corner, 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life-cycles.— *J. mar. biol. Ass. U.K.* 48: 49-75.
- Harris, E., 1959. The nitrogen cycle in Long Island Sound.— *Bull. Bingham oceanogr. Coll.* 17: 31-65.
- Hatcher, A., 1991. The use of metabolic ratios for determining the catabolic substrates of a solitary ascidian.— *Mar. Biol.* 108: 433-440.
- Ikeda, T., 1977. The effects of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. IV. Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species maintained under fed and starved conditions.— *Mar. Biol.* 41: 241-252.
- Koroleff, F., 1970. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. Informations on technics and methods for sea water analysis.— *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. perm. int. Explor. Mer* 3: 19-22.
- Larsonneur, C., Bouysse, P. & J.P. Auffret, 1982. The superficial sediment of the English Channel and its western approaches.— *Sedimentology* 29: 851-864.
- LeBorgne, R.P., 1979. Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results.— *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 37: 127-137.
- Le Fèvre-Lehoërff, G., Gossel, H. & A. Derrien, 1983. Evolution des populations planctoniques animales en Manche et au sud de la Mer du Nord.— *Oceanol. Acta.* n°sp: 131-135.
- Manuel, R.L., 1981. British Anthozoa.— *Synopsis of the British Fauna (New Series)* no 18: i-vii, 1-241.
- Matthews, A., 1917. The development of *Alcyonium digitatum*, with some notes on the early colony formation.— *Quart. J. Micro. Sci.* 62: 43-93.
- Mayzaud, P. & R.J. Conover, 1988. O:N atomic ratio as a tool to describe zooplankton metabolism.— *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45: 289-302.

- Migné, A. & D. Davoult, 1995. Multi-scale heterogeneity in a macrobenthic epifauna community.— *Hydrobiologia* 300/301: 375-381.
- Pratt, E. M., 1905. The digestive organs of the Alcyonaria, and their relation to the mesogleal cell plexus.— *Quart. J. Micro. Sci.* 49: 327-363.
- 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* 304 (série III, n°10): 245-250.
- Roushdy, H.M. & V.K. Hansen, 1961. Filtration of phytoplankton by the octocoral *Alcyonium digitatum* L.— *Nature*. 190: 649-650.
- Scherrer, B., 1984. *Biostatistique*: 1-850. G. Morin Ed.
- Sebens, K.P., 1981. The allometry of feeding, energetics, and body size in three sea anemone species.— *Biol. Bull.* 161: 152-171.
- Snow, N.B. & P.J.B. Williams, 1971. A simple method to determine the O:N ratio of small marine animals.— *J. mar. biol. Ass. U.K.* 51: 105-109.
- Svoboda, A. & T. Porrmann, 1980. Oxygen production and uptake by symbiotic *Aiptasia diaphana* (Rapp), (Anthozoa, Coelenterata) adapted to different light intensities. In: Smith, D.C. & Y. Tiffon (ed.). *Nutrition in the lower Metazoa*.— Pergamon Press, Oxford and New York: 87-92.

ANNEXE 6

Migné A. & D. Davoult

Ammonium excretion in two benthic cnidarians: *Alcyonium digitatum* (Linnaeus, 1758)

and *Urticina felina* (Linnaeus, 1767).

J. Sea Res. (sous presse)

Ammonium excretion in two benthic cnidarians: *Alcyonium digitatum* (Linnaeus, 1758)
and *Urticina felina* (Linnaeus, 1767).

Migné A. & D. Davoult

Station Marine

Université des Sciences et Technologies de Lille

URA 1363 du CNRS

B.P. 80, F-62930 Wimereux

Abstract:

As part of the evaluation of nitrogen fluxes between the water column and a macrobenthic community of the Dover Strait (eastern English Channel), ammonium excretion was measured, throughout the year, on two common cnidarians (the octocoral *Alcyonium digitatum* and the sea anemone *Urticina felina*) which together account for 37% of the biomass. Mean ammonium excretion rates were $6.48 (\pm 2.44 \text{ s.d.}) \mu\text{gN g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (ash free dry weight) for *A. digitatum* and $4.12 (\pm 1.38 \text{ s.d.}) \mu\text{gN g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ for *U. felina*. Seasonal variations were revealed in the excretion of *A. digitatum*, lower variations appeared in the excretion of *U. felina*. These trends were discussed by considering the influences of temperature, food availability, nutritional state and nutritional habits of the two species. The results of this and a previous study indicated nitrogen production is $18.9 \text{ gN m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ for the community.

Key words: Cnidarians - Excretion - Seasonal trend - Benthic community.

Abbreviated title: Excretion in *Alcyonium digitatum* and *Urticina felina*.

Introduction:

The sea anemone *Urticina felina* (Linnaeus, 1758) and the octocoral *Alcyonium digitatum* (Linnaeus, 1767) are two common widespread species, which are locally very abundant, on all coasts of the English Channel (Cornelius et al., 1990). They are generally found attached to rocks and boulders in situations where strong water movement (current or wave turbulence) prevails (Manuel, 1981).

Areas of English Channel exposed to strong tidal currents, consisting of coarse sediments (gravels and pebbles), are colonized by a rich macrobenthic epifauna community (Cabioch, 1968 ; Cabioch & Glaçon, 1975 ; Cabioch & Glaçon, 1977). The study of this community is relevant in the general survey of carbon and nitrogen cycles in the English Channel, because of its richness (both in terms of diversity and biomass) and because it accounts for about 30 to 40% of the total English Channel area (Larsonneur et al., 1982). So, the macrobenthic epifauna community of the Dover Strait (eastern English Channel) is being studied. The quantitative survey showed that biomass of the benthic community is one of the highest in temperate seas (mean annual biomass = 270 g m⁻² in ash free dry weight ; Migné & Davoult, 1995). Among the 98 collected species, only three are dominant whatever the period of the year: the echinoderm *Ophiothrix fragilis* and the two cnidarians *Urticina felina* and *Alcyonium digitatum*, which account respectively for 62 %, 32 % and 5 % of the mean annual biomass. Since meiofauna and microbial activity are limited in such coarse sediment, these three species are suspected to be responsible for the main part of carbon and nitrogen exchanges at the water boundary layer.

The ammonium excretion rate of the main species have already been measured, and a mean daily ammonia flux from the *O. fragilis* population to the water column has been estimated (Davoult et al., 1991). In order to add the contribution of the other two main species, ammonium excretion was measured in the two cnidarians that are supposed to be mainly ammonotelic (Hyman, 1940). Surveys were conducted throughout the year to test the occurrence of seasonality, and influence of nutritional state on the excretion rate was studied on specimens under controlled fed conditions.

Materials and methods:

The studied cnidarians belong to the benthic community located in the Dover Strait (eastern English Channel: 50°55'5 N ; 1°34'7 E), 33 m above the lowest chart level. In this area, turbulence, due to the effects of both wind and tidal currents (greater than three knots in mean spring tide ; Anonymous, 1988) on coarse sediment (pebbles account for 80 % of total sediment ; Davoult, 1990), makes the water column most of the time homogeneous and allows the benthos to exploit the living phytoplankton.

Surveys were made from March 1993 to May 1995. Cnidarians were collected by divers during slack water (the only tidal state during which collection by divers could be achieved). On board ship, immediately after removal from their habitat, 2 to 6 colonies of *Alcyonium digitatum* (representative of diverse biomasses: from 0.1 to 15.0 g afdw) or 2 to 4 specimens of *Urticina felina* (also representative of diverse biomasses: from 0.6 to 24.0 g afdw) were placed in a plastic tank with 8 litres of sea water and with a cap protecting animals from daylight. A second tank was used as a control. Both tanks were put in a container with running sea water in order to buffer temperature changes. The temperature of the water in the tanks was ± 1 °C of ambient temperature at the sampling site. Experiments were made on board ship to take into account the tidal conditions prevailing just before sampling. In situ measurements would of course be the most valid method but were difficult in this area because of depth and strong tidal currents. Laboratory experiments avoid stress and also control some environmental conditions, but would not take into account such important aspects of natural conditions as variations in tidal currents and nutritional state of organisms.

Tank water was sampled (3 replicates of 100 ml) every 30 min over a 6-h period for ammonium measurement by the colorimetric indophenol method (Koroleff, 1970). This method allows the measurement of ammonia-N concentrations from 0.05 to 100 $\mu\text{mol l}^{-1}$ with a precision of ± 0.12 at the 3 $\mu\text{mol l}^{-1}$ level (Riley et al., 1972). The absence of contamination and nitrification during the experiment was verified in the control tank. Ammonium excretion was calculated as a function of ammonium concentration and volume variations in the tank during the 6 h. Ammonium excretion rate

was calculated by linear regression forced through the origin of ammonium production versus time. It was expressed as $\mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$ after measuring the biomass of animals in ash free dry weight, according to the method recommended by the Benthos Ecology Working Group of ICES (Anonymous, 1986).

Some experiments were also made in the laboratory to determine the influence of nutritional state on excretion rate. Four colonies of *Alcyonium digitatum*, first used to measure excretion on board ship in September 1994, were kept in aquaria in running sea water, with no supply of organic matter, for 7 days. A measurement of ammonium excretion rate was made after this starvation period and compared to the previous measurement. In March 1995, a measurement was made on four colonies of *A. digitatum* four days after collection, 3 days later they were fed with nauplii of *Artemia sp.* (by being kept for 5 hours in an 8 litres tank of sea water containing initially 4000 nauplii). A second measurement was made just after the nutrition period (after the sea water was changed in the tank), a third measurement was made the day after and a last measurement, 4 days later. Between measurements, colonies were kept in the experimental tank supplied with running sea water ; temperatures were ± 0.1 °C from one experiment to another. Three specimens of *Urticina felina*, first used to measure excretion on board ship in April 1995, were kept in the laboratory with no supply of organic matter for 14 days. A measurement of ammonium excretion was made after this period of starvation. Then, the 3 specimens were fed with fresh mussels, the oral discs of anemones closed around the prey, trapping it while it was engulfed by the mouth. The following measurement of ammonium excretion was made immediately after the tentacles were expanded again, other measurements were made one, four and eight days later (these measurements were shorter to avoid a too high concentration of ammonium in the medium). Between measurements, anemones were kept in the tank supplied with running sea water ; temperatures were ± 0.3 °C from one experiment to another.

Results:

A total of 11 on-board experiments were performed on *Alcyonium digitatum* and 10 on *Urticina felina*. No variation in ammonium concentration was observed in the control tanks. In experiments made on the two species, the difference in ammonium concentration between the beginning and the end of the measurements varied from 2.6 to 11.0 $\mu\text{mol l}^{-1}$ for *A. digitatum* and from 3.6 to 14.1 $\mu\text{mol l}^{-1}$ for *U. felina*. The mean difference between the two successive measurements (from 0.47 to 1.55 $\mu\text{mol l}^{-1}$ for *A. digitatum* and from 0.58 to 2.04 $\mu\text{mol l}^{-1}$ for *U. felina*) was higher than the precision of the method, and ammonium excretion seemed to be a linear process for the 6h-measurements. In few experiments, augmentation of NH_4^+ in the tank was low in the first two hours, suggesting an inhibition as a response to sampling stress. Nevertheless, as r^2 of the calculated linear regression is always greater than 0.950, ammonium excretion rate could be estimated by the slope of the regression line (Table 1).

Mean ammonium excretion rates were 6.48 (± 2.44 sd) $\mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$ ($n = 11$, ranged from 1.43 to 9.49) for *Alcyonium digitatum* and 4.12 (± 1.38 sd) $\mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$ ($n = 10$, ranged from 1.41 to 6.26) for *Urticina felina*.

As a seasonal trend appeared in excretion of *Alcyonium digitatum*, a sinusoidal curve was fitted to the data (Figure 1), estimating parameters by the Simplex method (O'Neil, 1971):

$$y = 6.48 - 2.70 \sin [(2\pi / 365) x + 1.10], (n = 11, r^2 = 0.952) \quad (1)$$

where x = julian days and y = ammonium excretion rate in $\mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$.

This seasonal trend followed the water temperature variations, giving a minimum at the end of January and a maximum at the end of July, and there was a significant linear relation between ammonium excretion rates and temperatures (Figure 2):

$$y = 0.42 x + 1.30, (n = 11, r^2 = 0.441, p = 0.026) \quad (2)$$

where x = temperature in $^{\circ}\text{C}$ and y = ammonium excretion rate in $\mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$.

A sinusoidal curve was also fitted to the data obtained for *Urticina felina* (Figure 3):

$$y = 4.12 - 0.72 \sin [(2\pi/365) x + 0.48], (n = 10, r^2 = 0.922) \quad (3)$$

where x = julian days and y = ammonium excretion rate in $\mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$, but there was no significant relation between ammonium excretion rates and temperatures (Figure 4):

$$y = 0.15 x + 2.25, (n = 9, r^2 = 0.120, p = 0.361) \quad (4)$$

where x = temperature in $^{\circ}\text{C}$ and y = ammonium excretion rate in $\mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$.

Measurements of ammonium excretion on board ship, made on 4 colonies of *Alcyonium digitatum* on September 14th 1994, gave an excretion rate of $6.43 \mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$. Excretion rates measured, on the same 4 colonies, after 7 days of starvation, was 50.7 % lower than the first rate ($3.17 \mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$). In the series of experiments made on colonies under controlled feeding conditions in March 1995, the excretion rate measured 4 days after collection was lower than the rate measured on-board at the same period. The excretion rate greatly increased immediately after the period of nutrition and decreased quickly in the following days (Table 2).

In *Urticina felina*, the excretion rate measured after 14 days of starvation was much lower (62.1 %) than the one measured on board on the same specimens (Table 2). An increase in excretion rate was measured the day after the period of nutrition, this rate gradually decreased in the following days (Table 2).

Discussion:

Important seasonal changes were observed in the excretion rates measured for *Alcyonium digitatum*. This seasonality could be related to water temperature, but this is not the only factor controlling the excretion (equation 2: $r^2 = 0.441$, only 44 % of variance explained by temperature). It can also be related to variations in food availability, as was first shown for the dominant species of the community, the echinoderm *Ophiothrix fragilis* (Davoult et al., 1991). *O. fragilis* is considered as an efficient suspension-feeder, feeding mainly on phytoplankton and organic particulate matter. Its maximum ammonium excretion rate was measured in spring, when phytoplankton and particulate organic carbon are abundant in the water (maximum phytoplankton concentrations in the Dover Strait area are measured in spring : $12 \mu\text{gChla l}^{-1}$; Quisthoudt, 1987). The excretion rate decreased in autumn, when phytoplankton

concentrations are low ($< 2 \mu\text{gChla l}^{-1}$, Quisthoudt, 1987). Though it has been proved to be able to feed on phytoplankton (Roushdy & Hansen, 1961), *A. digitatum* mainly feeds on zooplankton organisms (Pratt, 1905; Matthews, 1917). The maximum excretion rate in *A. digitatum*, according to the equation (1), occurs at the end of July, when there are the greatest concentrations of zooplankton following the greatest concentrations of phytoplankton (Le Fèvre-Lehoërf et al., 1983). Laboratory experiments on starved or fed colonies show the influence of nutritional state on ammonium excretion rate. The value obtained after the period of nutrition was much higher than any obtained throughout the year. This can be explained by the concentration of *Artemia sp.* in the experimental tank (500 nauplii l^{-1} at the beginning of the period of nutrition) being higher than the maximum concentrations of zooplankton occurring *in situ* (10 ind l^{-1} ; Le Fèvre-Lehoërf et al., 1983) and by the high consumption of *Artemia sp.* by colonies (240 nauplii l^{-1} remaining in the tank after 4 hours of nutrition).

The seasonal trend revealed in measurements made on *Urticina felina* is not as obvious as the one revealed in *Alcyonium digitatum*, even if a significant response is observed after nutrition in the laboratory suggesting an influence of nutritional state on ammonium excretion. This sedentary species, mainly macrophagic, captures prey (Doumenc & Van Praët, 1987), so its feeding is not a continuous phenomenon and is not necessarily related to seasonal variations. The heterogeneity observed in measurements is certainly because of the difference of nutritional state of collected specimens.

All on-board measurements carried throughout the survey were made on specimens collected during slack water, so any possible influence of tidal state was taken into account. This would seem unlikely to affect *Urticina felina* which has a slow ingestion/excretion rate, but may affect the *Alcyonium digitatum* measurements. Such an influence was shown on *Ophiothrix fragilis* (Davoult et al., 1991), the feeding activity of this species, and then its excretion, being directly governed by previous hydrodynamic conditions. Nevertheless, variations observed in excretion of *O. fragilis* with tidal cycle remained low and were only significant for measurements made during phytoplanktonic blooms (i.e. in autumn and spring). Furthermore, another study (Dame et al., 1985) made

on oysters (also suspension-feeders) did not show any correlation between ammonia excretion and tidal cycle.

Substantial contribution of benthic organisms to the water column nutrients has already been suggested (Hopkinson et al., 1991 ; Cockroft & McLachlan, 1993 ; Dames & Libes, 1993). When hydrodynamical conditions are not favourable to the settlement of fine sediment, the infauna, meiofauna and microheterotrophic activity is limited and nutrient fluxes to the water column are expected to be mainly due to macrobenthic epifauna activity. So, Davoult et al. (1991) suggested that the dense population of *Ophiothrix fragilis* was the main source of ammonia at the water-sediment interface in the Dover Strait. The high proportion that the two cnidarians contribute to the biomass of the community is likely to contribute also to an important flux of ammonia to the water column. With the hypothesis that ammonium excretion is a continuous process and that the experimental measurements can be applied to the community scale, we estimated the annual nitrogen production due to ammonium excretion of the three species. By using the mean ammonium excretion rate of *Urticina felina* ($4.12 \mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$) and its mean annual biomass in the community (86.4 g m^{-2} ; Migné & Davoult, 1995), we calculated a nitrogen flux of $3.1 \text{ gN m}^{-2}\text{y}^{-1}$. By integrating the sinusoid fitted onto the ammonium production data (relation 1) and using the mean monthly biomasses of *Alcyonium digitatum* in the community (from 5.1 to 19.1 g m^{-2} ; Migné & Davoult, 1995), we calculated a nitrogen flux of $0.8 \text{ gN m}^{-2} \text{y}^{-1}$. Considering the three species (that together account for more than 95 % of the biomass of the community), we estimated an annual flux of nitrogen by ammonium excretion of 18.9 gN m^{-2} . The same order of magnitude ($17.8 \text{ gN m}^{-2} \text{an}^{-1}$) was obtained by in situ measurements in an intertidal oyster reef (soft body dry weight of oysters = 169 g m^{-2}) of South Carolina (Dame et al., 1992).

As ammonium constitutes most of the nitrogen uptake by phytoplankton (Matsakis, 1992; L'Helguen et al., 1993), excretion of these benthic organisms could constitute an important source of nitrogen for phytoplankton. Quisthoudt (1987) estimated the annual primary production by phytoplankton of the Dover Strait, with the carbon 14 method, around 336 g C m^{-2} ; with a mean C:N ratio of 6.6 for phytoplankton,

this annual primary production is estimated to be 59 gN m^{-2} . According to this data, the ammonium excretion of the three species could supply 32 % of phytoplankton nitrogen requirements. More recently, the annual primary production was calculated, in the English Channel, by modelling the biogeochemical cycles of elements limiting the primary production (Hoch, 1995). In the area of the Dover Strait, the production was estimated to be $40 \text{ gN m}^{-2} \text{ y}^{-1}$; the ammonium excretion of the three species could then supply 47 % of the phytoplankton nitrogen requirement.

According to the estimations stated here, the ammonium excretion of the high biomass species could contribute to nitrogen availability for primary production in the area. This could constitute a positive feedback to the high phytoplankton consumption by the main species of the community. This mechanism has already been noticed in shallow and/or high mixed coastal marine systems where the phytoplankton is consumed by the dense suspension-feeding populations (Dame & Libes, 1993).

Acknowledgements

This work was supported by the PNOC (Programme National d'Océanographie Côtière, Chantier Manche). Thanks are expressed to the crew members of the research vessel "Sepia II", to Ingrid and Alain Richard and Marie-Andrée Janquin for diving assistance and to Alain Kupka and Alain Lefebvre for their help in analyses. We also thank anonymous reviewer for making helpful comments on an earlier draft of the manuscript.

Literature cited

- Anonymous, 1986. Fifth report of the Benthos Ecology Working Group, Ostende. International Council for the exploration of the Sea (CM Papers and Reports), CM 1986 / L: 27, 33 p.
- Anonymous, 1988. Courants de marée dans le Pas de Calais. Service hydrographique et océanographique de la Marine, Paris.
- Cabioch, L. and Glaçon, R., 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, de la baie de Somme au Pas de Calais. C. R. Acad. Sci. Paris, 280 (D): 491-494.
- Cabioch, L. and Glaçon, R., 1977. Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, du cap d'Antifer à la baie de Somme. C. R. Acad. Sci. Paris, 285 (D): 209-212.
- Cockcroft, A.C. and McLachlan, A., 1993. Nitrogen budget for a high-energy ecosystem. Mar. Ecol. Prog. Ser., 100: 287-299.
- Cornelius, P.F.S., Manuel, R.L. and Ryland, J.S., 1990. Cnidaria. In: Hayward, P.J., Ryland, J.S. (eds) The marine fauna of the British Isles and North-West Europe. Clarendon Press, Oxford.
- Dame, R. and Libes, S., 1993. Oyster reefs and nutrient retention in tidal creeks. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 171: 251-258.
- Dame, R.F., Spurrier, J.D. and Zingmark, R.G., 1992. In situ metabolism of an oyster reef. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 164: 147-159.
- Dame, R.F., Wolaver, T.G. and Libes, S.M., 1985. The summer uptake and release of nitrogen by an intertidal oyster reef. Neth. J. Sea Res., 19 (3/4): 265-268.
- Davoult, D., 1990. Biofaciès et structure trophique du peuplement des cailloutis du détroit du Pas de Calais (France). Oceanol. Acta, 13: 335-348.
- Davoult, D., Gounin, F. and Janquin, M.A., 1991. Ammonium excretion by the ophiurid *Ophiothrix fragilis* as a function of season and tide. Mar. Biol., 111: 425-429.

Doumenc, D.A. and Van Praët, M., 1987. Ordre des actiniaires. In: Grasset, P.P. (ed) *Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie. Cnidaires, Anthozoaires*. Masson, Paris, New York, Barcelone, Milan, Mexico, Sao Paulo.

Hoch, T., 1995. Modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant la production biologique en Manche (N, P, Si). Thèse de doctorat de l'Université Paris VII. 213p.

Hyman, L.H., 1940. *The invertebrates: protozoa through ctenophora*. McGraw-Hill Book Company, New York and London, 726 p.

Hopkinson, C.S., Fallon, R.D., Janson, B.O. and Schubauer, J.P., 1991. Community metabolism and nutrient cycling at Gray's reef, a hard bottom habitat in the Georgia bight. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 73: 105-120.

Koroleff, F., 1970. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. Informations on technics and methods for sea water analysis. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm.int. Explor. Mer.* 3: 19-22.

Larsonneur, C., Bouysse, P. and Auffret, J.P., 1982. The superficial sediment of the English Channel and its western approaches. — *Sedimentology*, 29: 851-864.

Le Fèvre-Lehoëuff, G., Gossel, H. and Derrien, A., 1983. Evolution des populations planctoniques animales en Manche et au sud de la Mer du Nord. *Oceanol. Acta*, N°sp: 131-135.

L'Helguen, S., Madec, C. and Le Corre, P., 1993. Nutrition azotée du phytoplancton dans les eaux brassées de la Manche occidentale. *Oceanol. Acta*, 16 (5-6): 653-660.

Manuel, R.L., 1981. *British Anthozoa*. Kermack M. & R.S.K. Barnes Eds, Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco, 241 p.

Matsakis, S., 1992. Ammonia excretion rate of *Clytia* spp. hydromedusae (Cnidaria, Thecata): effects of individual dry weight, temperature and food availability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 87: 55-63.

Matthews, A., 1917. The development of *Alcyonium digitatum*, with some notes on the early colony formation. *Quart. J. Micro. Sci.*, 62: 43-93.

Migné, A. and Davoult, D., 1995. Multi-scale heterogeneity in a macrobenthic epifauna community. *Hydrobiologia*, 300/301: 375-381.

O'Neil, R., 1971. Function minimization using a simplex procedure. Algorithm AS 47. *Applied Statistics*, 21: 338-345.

Pratt, E.M., 1905. The digestive organs of the Alcyonaria, and their relation to the mesogleal cell plexus. *Quart. J. Micro. Sci.*, 49: 327-363.

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*, 304 (série III, n° 10): 245-250.

Riley, J.P., Grasshoff, K. and Voipio, A., 1972. Nutrient chemicals. In: Goldberg, E.D. A guide to marine pollution. Gordon & Breach Science publishers Inc, New York, 168 p.

Roushdy, H.M. and Hansen, V.K., 1961. Filtration of phytoplankton by the octocoral *Alcyonium digitatum* L. *Nature*, 190: 649-650.

	Date	T°C	AFDW (g)	a	n	r2
<i>A. digitatum</i>						
	24.06.93	15.1	14.422	9.225	13	0.998
	24.02.94	6.9	13.672	5.190	13	0.961
	10.03.94	7.9	11.209	1.145	13	0.992
	07.05.94	10.5	15.867	6.092	13	0.989
	08.06.94	12.6	10.215	7.491	13	0.985
	04.07.94	17.8	8.379	5.100	13	0.952
	14.09.94	17.1	8.414	3.867	13	0.984
	29.09.94	16.3	10.042	6.804	13	0.998
	28.11.94	12.4	9.272	2.854	12	0.997
	24.03.95	9.1	6.765	3.377	13	0.987
	07.04.95	9.4	12.030	4.720	13	0.992
<i>U. felina</i>						
	19.03.93		30.974	7.682	13	0.989
	24.06.93	15.1	29.949	11.605	13	0.999
	10.03.94	7.9	35.212	3.549	12	0.964
	08.06.94	12.6	37.961	12.756	13	0.987
	04.07.94	17.8	16.134	5.315	12	0.975
	14.09.94	17.1	17.343	3.314	13	0.997
	29.09.94	16.3	11.442	3.860	13	0.975
	28.11.94	12.4	15.146	6.770	12	0.996
	07.04.95	9.4	26.941	7.813	11	0.958
	23.05.95	11.8	22.643	6.234	13	0.967

Table 1: On board measurements of ammonium excretion in *Alcyonium digitatum* and *Urticina felina*.

Experimental conditions: date of measurement, temperature in the tank (°C), biomass (gAFDW).

Parameters of linear equations of ammonium excreted as a function of time: $y = a x$ (y: ammonium excreted in μatgN , x: time in h, a: excretion rate in $\mu\text{atgN h}^{-1}$), n: number of measurements.

	Experimental conditions	Parameters of linear regression	Excretion rate ($\mu\text{g N/g/h}$)
<i>A. digitatum</i>			
	<u>Laboratory measurements</u> (AFDW = 6.0 g; $T^\circ = 9.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$)		
Exp 1	4 days after collection	$y = 2.497 x$ (n = 13; $r^2 = 0.980$)	5.82
	3 days before nutrition		
Exp 2	day of nutrition (Artemia)	$y = 5.043 x$ (n = 13; $r^2 = 0.909$)	11.76
Exp 3	1 day after nutrition	$y = 1.596 x$ (n = 13; $r^2 = 0.932$)	3.72
Exp 4	4 days after nutrition	$y = 1.557 x$ (n = 13; $r^2 = 0.954$)	3.63
	<u>On board measurement</u> (AFDW = 6.8 g; $T^\circ = 9.1^\circ\text{C}$)	$y = 3.377 x$ (n = 13; $r^2 = 0.987$)	6.99
<i>U. felina</i>			
	(AFDW = 25 g) <u>Laboratory measurements</u> ($T^\circ = 10.3 \pm 0.3^\circ\text{C}$)		
Exp 1	14 days after collection	$y = 2.802 x$ (n = 13; $r^2 = 0.937$)	1.54
	3 days before nutrition		
Exp 2	day of nutrition (Mussels)	$y = 2.727 x$ (n = 9; $r^2 = 0.915$)	1.50
Exp 3	1 day after nutrition	$y = 6.169 x$ (n = 9; $r^2 = 0.989$)	3.39
Exp 4	4 days after nutrition	$y = 4.303 x$ (n = 11; $r^2 = 0.973$)	2.35
Exp 5	8 days after nutrition	$y = 3.458 x$ (n = 11; $r^2 = 0.951$)	1.90
	<u>On board measurement</u> ($T^\circ = 9.4^\circ\text{C}$)	$y = 7.813 x$ (n = 11; $r^2 = 0.958$)	4.06

Table 2: Influence of nutritional state on ammonium excretion in *Alcyonium digitatum* and *Urticina felina*.

Experimental conditions: temperature ($^\circ\text{C}$), biomass (gAFDW), delay from nutrition in days.

Results of laboratory measurements made under controlled feeding conditions compared to results of on board measurements made at the same period of the year: parameters of linear regression $y = a x$ (y: ammonium excreted in μatgN , x: time in hours, a: excretion rate in $\mu\text{atgN h}^{-1}$), n: number of measurements and excretion rate in $\mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$.

Captions:

Figure 1: *Alcyonium digitatum*. Ammonium excretion rates ($\mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$) measured on board through the year and adjusted sinusoidal curve as a function of julian days ($y = 6.480 - 2.698 \sin[(2\pi/365) x + 1.095]$, $n = 11$, $r^2 = 0.952$).

Figure 2: *Alcyonium digitatum*. Ammonium excretion rates ($\mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$), measured on board through the year, plotted against temperature ($^{\circ}\text{C}$) and regression line ($y = 0.422 x + 1.300$, $n = 11$, $r = 0.664$, $p = 0.026$).

Figure 3: *Urticina felina*. Ammonium excretion rates ($\mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$) measured on board through the year and adjusted sinusoidal curve as a function of julian days ($y = 4.120 - 0.721 \sin[(2\pi/365) x + 0.475]$, $n = 10$, $r^2 = 0.922$).

Figure 4: *Urticina felina*. Ammonium excretion rates ($\mu\text{gN g}^{-1} \text{h}^{-1}$), measured on board at different periods of the year, plotted against temperature ($^{\circ}\text{C}$).

