

the 20 000 572

50376
1999
401-1

THESE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES
DE LILLE I

Spécialité : Océanologie Biologique

STATION MARINE DE WIMEREUX

CNRS UPRES-A 8013 ELICO

Présentée par

Laurent SEURONT

en vue d'obtenir le titre de

Docteur de l'Université de Lille 1



***Hétérogénéité spatio-temporelle et couplage
physique-biologie en écologie pélagique :
implications sur les flux de carbone***

***Exemple d'un écosystème côtier à fort hydrodynamisme :
la Manche Orientale***

Volume 1 : Texte

soutenue le 27 Octobre 1999 devant le jury composé de :

Prof.	J. C. Dauvin	Université de Lille I	Président du jury
Prof.	P. Auger	Université de Lyon I	Rapporteur
Prof.	J.M. Redondo	Univ. Polytech. Catalunya	Rapporteur
Dr.	F. Ibanez	Université de Paris VI	Examineur
Prof.	Y. Lagadeuc	Université de Caen	Directeur de thèse
Dr.	D. Schertzer	Université de Paris VI	Codirecteur de thèse



à mes grands-pères, Jean et Jules...

Peu importe quelle école vous avez fréquentée ou qui vous avez dans vos relations,
ce qui compte c'est ce que vous faites

STEPHEN J. HAWKINS:

Trous Noirs et Bébés Univers

SOMMAIRE

1. AVANT-PROPOS	1
2. RESUME	3
3. LISTE DES TRAVAUX	4
4. INTRODUCTION	6
5. STRUCTURE SPATIO-TEMPORELLE DE L'ECOSYSTEME PELAGIQUE	14
5.1. ETAT DE L'ART	14
5.1.1. <i>Approches empiriques</i>	14
5.1.2. <i>Approches théoriques</i>	16
5.1.3. <i>Modélisation</i>	19
5.1.4. <i>Evolution actuelle et limitations associées à la caractérisation de la structure spatio-temporelle de l'écosystème pélagique</i>	21
5.2. AVENEMENT DES CONCEPTS DE FRACTALS ET MULTIFRACTALS EN ECOLOGIE MARINE.....	24
5.3. AMBIGUITES ET IMPLICATIONS TERMINOLOGIQUES	28
6. STRUCTURE SPATIO-TEMPORELLE D'UN ECOSYSTEME PELAGIQUE A FORT HYDRODYNAMISME : EXEMPLE DE LA MANCHE ORIENTALE	32
6.1. PRESENTATION DU SITE.....	32
6.2. STRUCTURE VERTICALE	32
6.3. STRUCTURE HORIZONTALE.....	39
6.3.1. <i>Approche multi-échelle à basse fréquence</i>	39
6.3.2. <i>Approche multi-échelle à haute fréquence</i>	49
6.3.2.1. Structure physique	49
6.3.2.2. Structure biologique	54
a. <i>Transition physique-biologie et comportement agrégatif du phytoplancton</i>	60
b. <i>Transition biologie-physique et interactions proie-prédateur</i>	65
6.3.3. <i>Approche multi-échelle à haute fréquence et inhomogénéité locale</i>	69
6.4. PERSPECTIVES EULERIENNE ET LAGRANGIENNE	76
6.4.1. <i>Echantillonnage et perspectives</i>	76
6.4.2. <i>Hétérogénéité spatio-temporelle Eulerienne</i>	78

6.4.3. Hétérogénéité spatio-temporelle Lagrangienne.....	84
6.5. DU CONCEPT DE COUPLAGE PHYSIQUE-BIOLOGIE EN ECOLOGIE MARINE	87
7. TURBULENCE ET HETEROGENEITE SPATIO-TEMPORELLE EN MANCHE ORIENTALE : IMPLICATIONS SUR LES FLUX DE CARBONE.....	93
7.1. TURBULENCE, HETEROGENEITE SPATIO-TEMPORELLE ET POPULATIONS PHYTOPLANCTONIQUES.....	93
7.1.1. Effets de l'inhomogénéité physique sur les flux de sels nutritifs	93
7.1.2. Effets de l'inhomogénéité/hétérogénéité des sels nutritifs sur la croissance phytoplantonique	94
7.1.3. Turbulence, distribution de la biomasse phytoplantonique et production primaire .99	
7.1.3.1. Distribution spatio-temporelle de la biomasse phytoplantonique et production primaire.....	99
7.1.3.2. Turbulence, photoadaptation et production primaire : approche Lagrangienne..	101
a. Photoadaptation et mélange vertical.....	102
b. Bilan de production phytoplantonique et mélange vertical	102
7.2. TURBULENCE, INHOMOGENEITE/HETEROGENEITE SPATIO-TEMPORELLE ET TROPHODYNAMIQUE DU ZOOPLANCTON	104
7.2.1. Inhomogénéité et taux de rencontre : vers une nouvelle phénoménologie.....	104
7.2.2. Inhomogénéité physico-biologique et taux de rencontre : approche analytique.....	104
7.2.3. Inhomogénéité/hétérogénéité biologique : approche multi-agents.....	107
8. DISCUSSION - CONCLUSION	119
9. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	128
ANNEXE 1 : DESCRIPTIF DES CAMPAGNES A LA MER.....	142
ANNEXE 2 : LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX	146
Liste des figures	146
Liste des tableaux.....	153
Liste des encadrés	154

Avant-Propos

1. AVANT-PROPOS

Ce travail, réalisé à la Station Marine de Wimereux, sous la direction d'Yvan Lagadeuc, dans le cadre d'une allocation de recherche du Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche n'est pas le fait d'une seule personne, mais a largement bénéficié de divers contacts et collaborations avec de nombreuses personnes auxquelles je tenais à rendre hommage ici. En particulier, un certain nombre des travaux présentés dans le présent volume et le volume II n'auraient pu exister sans les bases de données (RENORA et PROTUR) qui m'ont gracieusement été confiées par Christophe Luczak et Fabrice Lizon.

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

Messieurs les Professeurs Pierre Auger, de l'université de Lyon I, et José Manuel Redondo, de l'université Polytechnique de Catalogne à Barcelone, qui ont accepté la lourde tâche d'être rapporteur de ce travail,

Monsieur le Professeur Jean-Claude Dauvin, de l'université de Lille I, Directeur de la Station Marine de Wimereux, qui m'a fait l'honneur d'accepter de présider ce jury,

Monsieur Frédéric Ibanez, de l'université Paris VI, qui a accepté de juger ce travail malgré son emploi du temps chargé. Un grand merci également pour l'intérêt qu'il a toujours manifesté pour mon travail,

Daniel Schertzer, de l'université Paris VI, qui a accepté de co-encadrer cette thèse et de m'apporter son soutien de "*multifractaux*", j'espère que ce travail ne fera pas trop reculer la science...,

Enfin, Yvan Lagadeuc qui m'a accordé plus que sa confiance durant ces quelques années et que je remercie tout particulièrement pour l'extrême liberté avec laquelle il m'a laissé mener ce travail. Même si partager son bureau a parfois été difficile, il a été durant ces quelques années beaucoup plus qu'un "*chef*", et ses conseils tant personnels que professionnels m'ont toujours été profitables. Un grand merci pour ses "quelques rectifications de tirs" et ses « mais pourquoi tu écris ça? », plus que profitables aujourd'hui...

J'adresse ici les plus vifs remerciements à Serge Frontier, dont la rencontre a été et restera déterminante dans mon orientation d'écologiste "numérique", et qui après avoir allumé en moi la flamme du non-linéaire et du fractal a suivi l'évolution de mon travail "du coin de l'oeil" ;

Je remercie tout particulièrement Valérie Gentilhomme pour sa bonne humeur lors de nos (nombreux) quarts communs, ses conseils, son soutien, son amitié, sa grande maison, et Eric pour ses *mauresques* revigorants ;

François Schmitt a été mon guide et mon complice dans le monde des multifractals. Un grand merci à son immense patience devant mes questions de novice, souvent répétitives et naïves, comme à son soutien ;

Mes remerciements vont à Shaun Lovejoy pour sa disponibilité, sa sympathie, la qualité de nos échanges mailiques et ses informations sur la *Planktonoscale* ;

Un grand merci à Christophe Luczak pour nos discussions hautement non-linéaires et son amitié, à Fabrice Lizon pour avoir su supporter mes excentricités pendant nos années de bureau commun avec bonne humeur ;

Je tiens également à remercier Hidekatsu Yamazaki, ses encouragements, son intérêt pour mon travail comme sa motivation pour m'accueillir au Japon, comme la révélation de mon écriture "*Okubienne*", ont très significativement stimulé la rédaction de ce manuscrit ;

J'exprime aussi toute ma gratitude envers ceux qui à un moment ou à un autre m'ont aidé dans la réalisation de ce travail :

Christophe Marguerit, David Marsan, Catherine Naud, Robert Nowak, Yves Teissier pour leur conversation multifractales ;

Daniel, Dominique, Michel et Thierry (désolé pour la *Transalp*) pour leur bonne humeur et tous les étudiants qui ont accepté (toujours de leur plein gré) de m'accompagner en Mer, et de subir mes échantillonnages délirants ;

Un grand merci à Jean-Claude, capitaine du 'Sepia II' et heureux jeune retraité, et au sémillant Charly, ainsi qu'aux capitaines et aux équipages du 'Côte d'Aquitaine' et du 'Côte de la Manche' qui m'ont toujours permis de travailler sereinement ;

Un grandissime merci à mes parents qui, par leur soutien, leurs encouragements et leur compréhension devant mon acharnement de jeune chercheur, m'ont aidé beaucoup plus qu'ils ne le pensent ;

Merci aussi à tout ceux qui ont su rester mes amis malgré ma disponibilité plus qu'aléatoire et l'éloignement, je pense en particulier à Jean-Charles, Dorine et au petit Alexandre, à Julie, et à Tarub, Christophe et Michel pour leur soutien sans faille.

Enfin, je tenais à rendre un hommage ému à la défunte sonde CTD SBE 25 de la Station Marine, et à remercier tous les arbres qui ont fourni leur pâte à papier pour fabriquer ces pages. Sans eux, cette thèse n'existerait pas.

Et merci à ma petite fermière, pour TOUT...

Résumé

2. RESUME

En Manche Orientale, les processus turbulents et le mélange vertical sont généralement considérés comme une source d'homogénéisation de la masse d'eau. Toutefois, la distribution spatio-temporelle de paramètres physiques (température, salinité) et biologiques (sels nutritifs, biomasse phyto- et zooplanctonique), considérée dans le contexte innovant des fractals et des multifractals, présente une structuration *inhomogène* très particulière des petites (i.e. mètres ; secondes) aux grandes échelles (i.e. kilomètres ; jours) bien différentes que ce qui avait été envisagé jusqu'ici dans le cadre d'approches Gaussiennes classiques. De plus, cette structure apparaît être fonction des échelles d'observation, mais présente également une organisation dans le temps et l'espace qu'il est possible d'associer à des processus tels que les conditions phytoplanctoniques, la composition spécifique et la concentration du phytoplancton, ou la qualité et la quantité du matériel particulaire.

Nous avons ensuite testé les effets potentiels de ces structures sur les dynamiques du phyto- et du zooplancton. Dans les deux cas, la prise en compte de la nature exacte de la distribution de l'environnement en termes de physique comme en termes de biologie conduit à des résultats très différents en comparaison des approches antérieures basées sur des distributions uniformes, tout particulièrement dans le cas du comportement de prédation du zoo- sur le phytoplancton.

En conclusion, cette étude démontre que la distribution des paramètres physiques et biologiques est loin d'être homogène, quelles que soient les échelles et les conditions hydrodynamiques. De plus, les effets potentiels de ces structures *inhomogènes* sur les flux de matières dans l'océan, envisagé à partir de différentes approches de modélisation indique clairement qu'une paramétrisation précise de l'organisation spatio-temporelle multi-échelle des ressources est indispensable pour obtenir des estimations fiables des stocks et des flux dans l'océan.

Liste des travaux

3. LISTE DES TRAVAUX

Cette liste permet d'identifier les 20 articles et manuscrits sur lesquels s'appuie ce Volume I, et auxquels il est constamment fait référence dans le texte. L'intégralité de ces travaux, numérotés de manière chronologique de A1 à A20, se trouve réunie dans le Volume II.

- A1** Seuront L, Schmitt F, Lagadeuc Y, Schertzer D, Lovejoy S & Frontier S (1996) Multifractal structure of phytoplankton biomass and temperature in the ocean. *Geophys. Res. Lett.*, **23**, 3591-3594.
- A2** Seuront L, Schmitt F, Schertzer D, Lagadeuc Y & Lovejoy S (1996) Multifractal intermittency of Eulerian and Lagrangian turbulence of ocean temperature and plankton fields. *Nonlin. Processes Geophys.*, **3**, 95-104.
- A3** Seuront L & Lagadeuc Y (1997) Characterization of space-time variability in stratified and mixed coastal waters (Baie des Chaleurs, Québec, Canada): application of fractal theory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **259**, 81-95.
- A4** Seuront L (1997) Distribution inhomogène multi-échelle de la biomasse phytoplanctonique en milieu turbulent. *J. Rech. Océanogr.*, **22**, 9-16.
- A5** Seuront L & Lagadeuc Y (1998) Spatio-temporal structure of tidally mixed coastal waters: variability and heterogeneity. *J. Plankton Res.*, **20**, 1387-1401.
- A6** Lizon F, Seuront L & Lagadeuc Y (1998) Photoadaptation and primary production study in tidally mixed coastal waters using a Lagrangian model. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **169**, 43-64.
- A7** Seuront L, Schmitt F, Lagadeuc Y, Schertzer D & Lovejoy S (1999) Universal multifractal analysis as a tool to characterize multiscale intermittent patterns: example of phytoplankton distribution in turbulent coastal waters. *J. Plankton Res.*, **21**, 877-922.
- A8** Seuront L (1999) Fractals et multifractals : nouveaux outils de caractérisation de l'hétérogénéité spatio-temporelle en écologie marine. *Oceanis* (sous presse).

- A9** Ramat E, Preux P, **Seuront L** & Lagadeuc Y (1999) Modélisation multi-agents de systèmes naturels. Réflexions générales et application en biologie marine. *Proceedings JFIADSM98* (sous presse).
- A10** **Seuront L**, Gentilhomme V & Lagadeuc Y (révisé) Do small-scale nutrient patches exist in tidally mixed coastal waters? *Limnol. Oceanogr.*
- A11** Lagadeuc Y, **Seuront L** & Lizon F (en révision) Turbulence intermittency and diffusion around small organisms: a useful approach? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- A12** **Seuront L** & Lagadeuc Y (soumis) Variability, inhomogeneity and heterogeneity: dealing with scales in marine ecology. *J. Plankton Res.*
- A13** Lagadeuc Y & **Seuront L** (soumis) Turbulence and small-scale phytoplankton patchiness: a new hypothesis on plankton feeding. *J. Plankton Res.*
- A14** Lagadeuc Y, **Seuront L**, Ramat E, Preux P, Pitiot P, Denis V, Falk L & Vivier H (soumis) Microscale turbulence intermittency and zooplankton dynamics: how to include behavioural components? *Oceanol. Acta.*
- A15** **Seuront L** (soumis) Small-scale mixing processes in the coastal ocean: low order deterministic chaos or high order stochasticity? *J. Plankton Res.*
- A16** **Seuront L** & Lagadeuc Y (manuscrit) Eulerian and Lagrangian spatio-temporal patterns in a tidally mixed ecosystem: a multiscale approach.
- A17** **Seuront L**, Schmitt F & Lagadeuc Y (soumis) Turbulence intermittency, small-scale phytoplankton patchiness and encounter rates in plankton: where do we go from here? *Deep-Sea Res. I.*
- A18** Ramat E, Preux P, **Seuront L** & Lagadeuc Y (soumis) Multi-agent modeling of the physical/biological coupling—A case study in marine ecology. *ECAL.*
- A19** **Seuront L**, Lizon F & Lagadeuc Y (manuscrit) Space-time heterogeneity of phytoplankton biomass in tidally mixed coastal waters: implication on primary production estimates.
- A20** **Seuront L** & Lagadeuc Y (manuscrit) Multiscale horizontal distribution of the calanoid copepod *Temora longicornis* in a turbulent coastal sea.

Introduction

S'il est donc vrai que l'inflation expérimentale de la science moderne a amené un développement considérable de la production scientifique, il convient cependant d'admettre qu'une grande partie de cette production est, aujourd'hui dénuée d'intérêt.

Il suffit de donner un coup d'oeil sur des périodiques scientifiques comme *Nature* ou *Science*, pour se rendre compte du peu de conséquence à tirer des principaux résultats qui y figurent.

De ce point de vue, l'expérimentation à outrance a conduit à une dévaluation totale du « fait » scientifique.

A force de procéder à des expériences faiblement motivées, la recherche scientifique finit par perdre de la valeur et il est probable que, sous peu, la communauté n'acceptera plus de subventionner des recherches qui ne seraient motivées ni pratiquement ni théoriquement

RENE THOM:
Paraboles et catastrophes

4. INTRODUCTION

Dans tous les écosystèmes, les interactions entre les organismes et la dynamique de leur environnement physique apparaissent essentielles dans la compréhension de la structure et du fonctionnement de ces écosystèmes (Steele, 1978, 1991 ; Steele & Henderson, 1994). Ce couplage entre processus physiques et biologiques a le plus souvent été considéré dans le cadre de grands forçages physiques associés à des cycles journaliers, tidaux ou saisonniers, voire pluriannuels ou séculaires. Toutefois, suite aux travaux de Stommel (1963), de nombreux auteurs (Haury *et al.*, 1978 ; Steele, 1978 ; Delcourt *et al.*, 1983 ; Marquet *et al.*, 1993) ont abandonné ce type d'approches, pour se concentrer sur les processus physiques les plus pertinents dans chacun des écosystèmes considérés. Il est ainsi devenu possible d'associer les échelles¹ spatio-temporelles des processus agissant sur la dynamique des populations terrestres et marines (Fig. 1). Par exemple, les blooms phytoplanctoniques se produisent classiquement pour des échelles spatiales de l'ordre de quelques centaines de mètres à quelques kilomètres, et cette dynamique spatiale peut être associée à des échelles temporelles de l'ordre de l'heure à la semaine. Il existe en outre une séparation très nette entre processus physiques et biologiques dans les écosystèmes terrestres (Fig. 1A), alors que les écosystèmes marins montrent une imbrication particulièrement complexes des échelles spatio-temporelles agissant sur la dynamique des populations (Fig. 1B). Cette différence est particulièrement nette pour ce qui est de la production primaire. La durée de vie et le temps de doublement du phytoplancton correspondent intimement aux échelles de temps associées aux processus de mélange, de l'ordre de quelques heures, à quelques jours (Thorpe, 1985 ; Denman & Gargett, 1995). Les échelles de temps de la croissance des organismes phytoplanctoniques et la vitesse à laquelle les propriétés de leur environnement physique évoluent sont donc du même ordre de grandeur, ce qui a bien souvent conduit à considérer le phytoplancton (à tort, ainsi que nous le verrons par la suite) comme un scalaire purement passif.

Il est ainsi désormais communément admis que la structure et le fonctionnement de l'écosystème marin, et tout particulièrement de l'écosystème pélagique, sont très étroitement liés aux processus physiques intervenant dans ces écosystèmes (*e.g.* Haury *et al.*, 1978 ; Denman & Powell, 1984 ; Legendre & Demers, 1984 ; Mackas *et al.*, 1985 ; Daly & Smith, 1993 ; Denman & Gargett, 1995). D'un point de vue plus général, les processus physiques agissent sur l'écosystème marin en terme d'énergie auxiliaire² (Margalef, 1978). Le

¹ Le terme "échelle" est utilisé non au sens des géographes, mais au sens usuel correspondant à l'ordre de grandeur des unités observées.

² Cette énergie auxiliaire, ou de covariance, a la particularité de contribuer au fonctionnement de l'écosystème sans transiter par la biomasse (Frontier & Pichot-Viale, 1993).

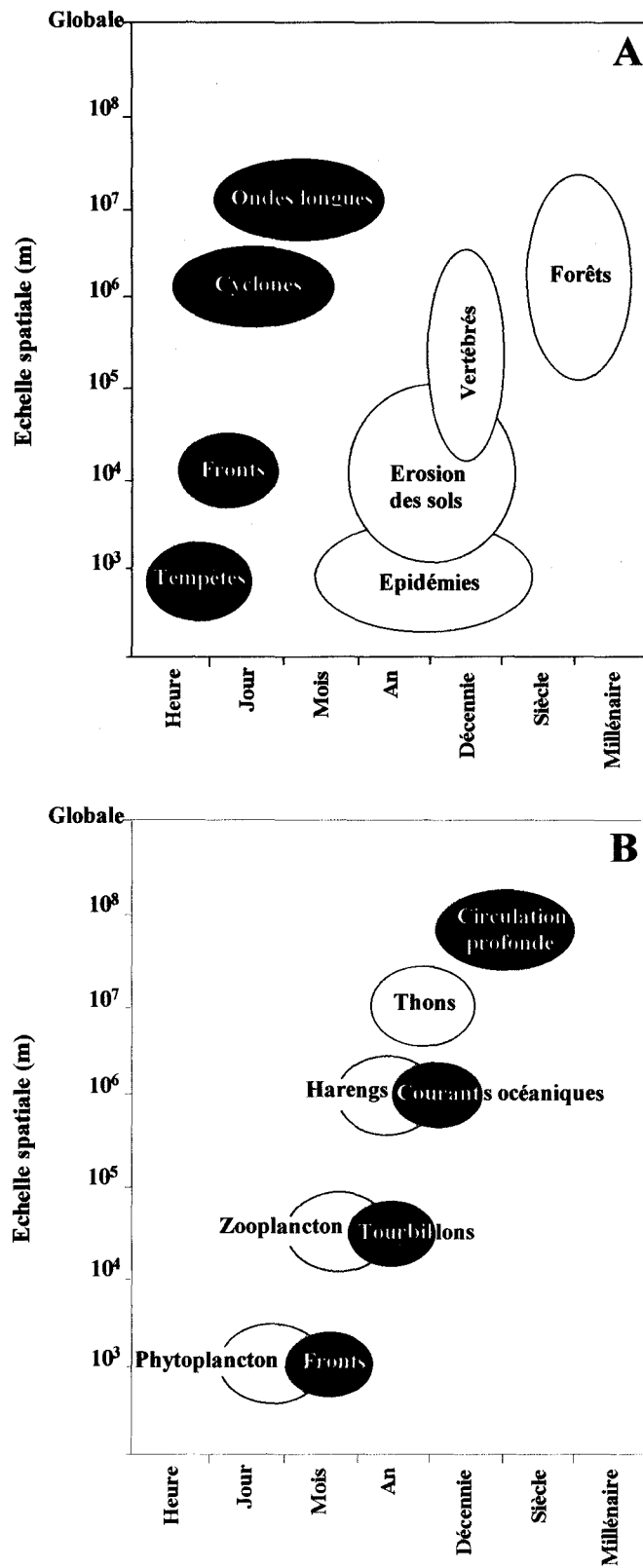


Figure 1. Echelles spatio-temporelles des processus biotiques et abiotiques pour les écosystèmes terrestres (A) et marins (B) (adapté de Steele & Henderson, 1994).

phénomène de remontée d'eau associée aux upwellings en est un excellent exemple : cette énergie amène les sels nutritifs dans la couche euphotique où se trouve la biomasse phytoplanctonique et contribue ainsi indirectement à la production de biomasse chlorophyllienne en permettant à tous les agents de la production primaire d'être réunis. Cette dépendance de la production biologique vis-à-vis de l'énergie auxiliaire a été formalisée dans le cadre de la théorie des ergoclines (Legendre & Demers, 1985 ; Legendre *et al.*, 1986). Le point essentiel de cette théorie est que la production biologique se développe essentiellement dans une zone où il existe des variations spatiales et/ou temporelles du niveau d'énergie auxiliaire. Toutefois, pour que ce couplage entre processus physiques et biologiques soit efficace, il faut qu'il y ait résonance entre les échelles spatiales et/ou temporelles des processus impliqués. De plus, dans le cadre plus général de l'établissement et du fonctionnement d'un écosystème, cette résonance n'est pas cantonnée à un seul niveau trophique mais peut, et doit, se manifester dans les transitions trophiques : herbivores et carnivores doivent eux aussi trouver leur subsistance à un rythme compatible avec leurs rythmes biologiques. Le Fèvre & Frontier (1988) font à ce sujet une comparaison entre plusieurs situations d'enrichissement en sels nutritifs, démontrant que les chaînes alimentaires s'établissent (ou pas) selon que la périodicité de ces apports coïncide (ou pas) avec les échelles de temps biologiques. Ces travaux mettent essentiellement en évidence la notion de dépendance d'échelle³ (Baudry, 1992), largement utilisée dans le cadre de la description de l'organisation hiérarchique des écosystèmes (Allen & Starr, 1982 ; O'Neill *et al.*, 1989) et de la modélisation des écosystèmes marins (Nihoul & Djenidi, 1991).

Toutefois, en plus des dépendances d'échelles, il existe des interactions entre les échelles : un phénomène à petite échelle spatio-temporelle peut influencer un phénomène à plus grande échelle et réciproquement (Frontier *et al.*, 1992). Ce concept de transfert d'échelle trouve tout particulièrement sa place en écologie marine, où la distribution de bon nombre de paramètres biologiques suit celle de la turbulence hydrodynamique (*e.g.* Platt, 1972), processus fondamentalement multi-échelle, régnant de l'échelle des grands tourbillons océaniques à celle de la viscosité (Fig. 2). Margalef (1967, 1968, 1979), Travers (1971), Frontier & Pichod-Viale (1993) évoquent ainsi des changements d'échelle de la diversité avec la turbulence, mais aussi avec l'apport des sels nutritifs et les successions écologiques. Ainsi, l'inadéquation entre les résultats empiriques et ceux obtenus par le biais de modèles conceptuels ou numériques (*e.g.* Hoch, 1995), comme la controverse touchant les parts respectives des production nouvelle et

³ La dépendance d'échelle correspond au fait d'un processus observable à une échelle donnée est influencé par des processus se déroulant à la même échelle.

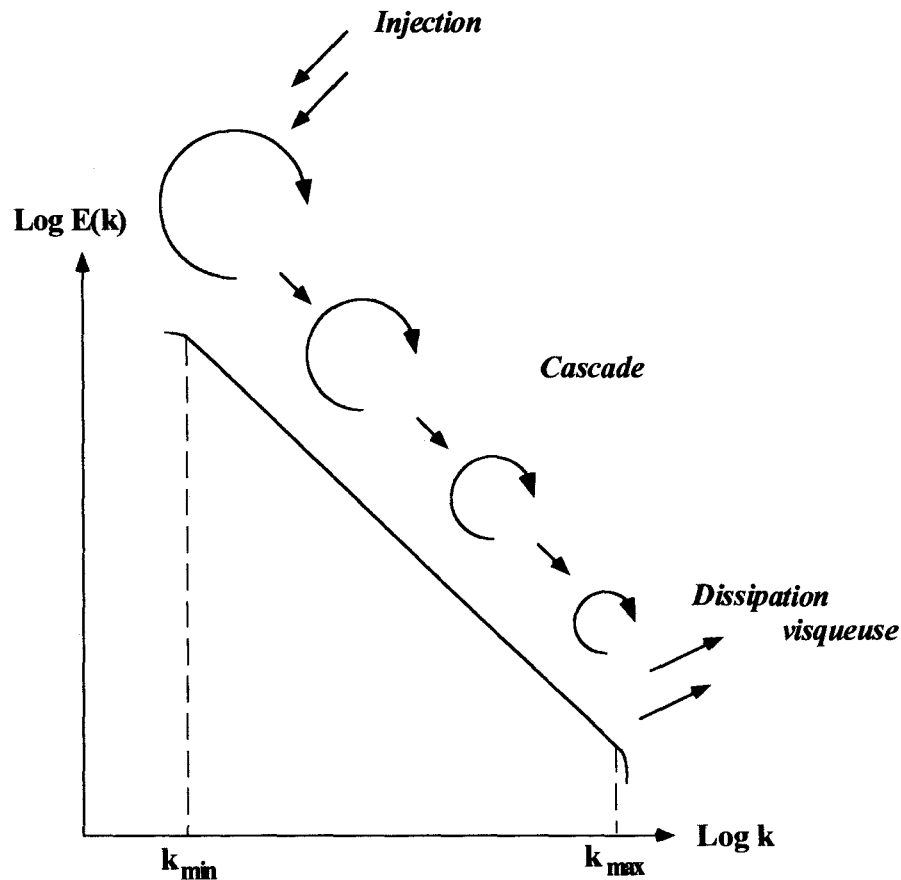


Figure 2. Représentation schématique du spectre de variance d'une cascade d'énergie turbulente, où $E(k)$ est la densité spectrale (unité de variance/ k^2) et k est indifféremment un nombre d'onde ou une fréquence selon que la turbulence est considérée d'un point de vue spatial ou temporel. L'énergie cinétique générée à grande échelle cascade à travers une hiérarchie de tourbillons de taille décroissante jusqu'à l'échelle de la viscosité où elle est dissipée en chaleur. Les nombres d'ondes k_{\min} et k_{\max} correspondent respectivement aux échelles de création de la turbulence et aux échelles de dissipation visqueuse (d'après A4, A7).

régénérée dans l'océan ouvert (Platt *et al.*, 1989) ont posé la question de la validité d'approches basées sur l'étude de processus intervenant à des échelles de temps et/ou d'espace similaires. De plus, dans la mouvance systémique (Frontier *et al.*, 1992 ; Frontier & Pichod-Viale, 1993), le concept de transfert d'échelle amène également à considérer la variabilité des processus plutôt que leur valeur moyenne. Les écosystèmes doivent en effet être considérés comme des réseaux d'interactions fondamentalement structurés dans l'espace et le temps (Margalef, 1979), les écosystèmes aquatiques avec encore plus d'évidence que les écosystèmes terrestres en raison de l'aspect dynamique du milieu physique. Il apparaît dès lors essentiel de ne plus assimiler la variabilité d'une structure ou d'un processus donnés à un "bruit de fond"

comme celui qui est associé à toute mesure. La variabilité fait partie intégrante de la structure ; elle a une valeur fonctionnelle fondamentale dans la compréhension de la structure et du fonctionnement des écosystèmes : un écosystème uniforme ne pourrait pas fonctionner (Frontier, 1986 ; Frontier & Pichod-Viale, 1993). Des synthèses récentes, tels les ouvrages de Kolasa & Pickett (1991), Allen & Hoekstra (1992), Auger *et al.* (1992), témoignent par ailleurs de cette prise de conscience. La variabilité des bilans de production, dont l'échelle caractéristique est la méso-échelle, peut donc dépendre de processus se déroulant à l'échelle de l'organisme (Yamazaki, 1993 ; Levin, 1994), ou être étroitement dépendante de la structure intermittente des processus, et en particulier des processus physiques en écologie planctonique (Platt *et al.*, 1989). En particulier, des travaux récents sur la production phytoplanctonique en Manche Orientale ont montré que la prise en compte de la variabilité verticale des paramètres photosynthétiques conduisait à des bilans de production 40 à 100% supérieurs aux estimations antérieures (Lizon *et al.*, 1995 ; Lizon, 1997 ; Lizon & Lagadeuc, 1998). Ainsi, une grande partie des comportements observés à une échelle donnée peuvent être considérés comme étant produits par des interactions entre systèmes de plus petite échelle (Scheffer, 1991).

La compréhension et l'influence de la turbulence hydrodynamique—processus multi-échelle par nature (*cf.* Fig. 2)—sur la production planctonique représente un des enjeux majeurs de cette fin de millénaire (Dower *et al.*, 1997 ; Marrasé *et al.*, 1997) et s'intègre parfaitement dans ce cadre. En effet, la turbulence est aujourd'hui de plus en plus décrite comme un processus pleinement intermittent, caractérisé par des fluctuations brutales du taux de dissipation de l'énergie cinétique, et ce quelles que soient les échelles d'espace ou de temps considérées. Bien que décrite depuis une vingtaine d'années (Frisch, 1995) et constituant une des voies principales de la recherche actuelle en turbulence (Jiménez, 1997 ; Jou, 1997), la prise en compte de la nature intermittente des processus turbulents est relativement récente en écologie marine. Seuls quelques travaux ont montré que le caractère intermittent de la physique océanique pouvait conduire à un sous-échantillonnage chronique (Bohle-Carbonel, 1992) et à des estimations biaisées de paramètres statistiques standards comme le moyenne et la variance (Baker & Gibson, 1987). Si Yamazaki (1993) et Karp-Boss *et al.* (1996) soulignent l'importance de connaître la structure locale de la turbulence, les fluctuations intermittentes ont néanmoins été considérées comme inefficaces sur la dynamique planctonique en raison de leur fugacité (Estrada & Berdalet, 1997 ; Jiménez, 1997).

L'existence des échelles multiples et de leurs interactions n'est plus contestée en océanographie biologique et tend même à devenir une des idées fortes de grands programmes

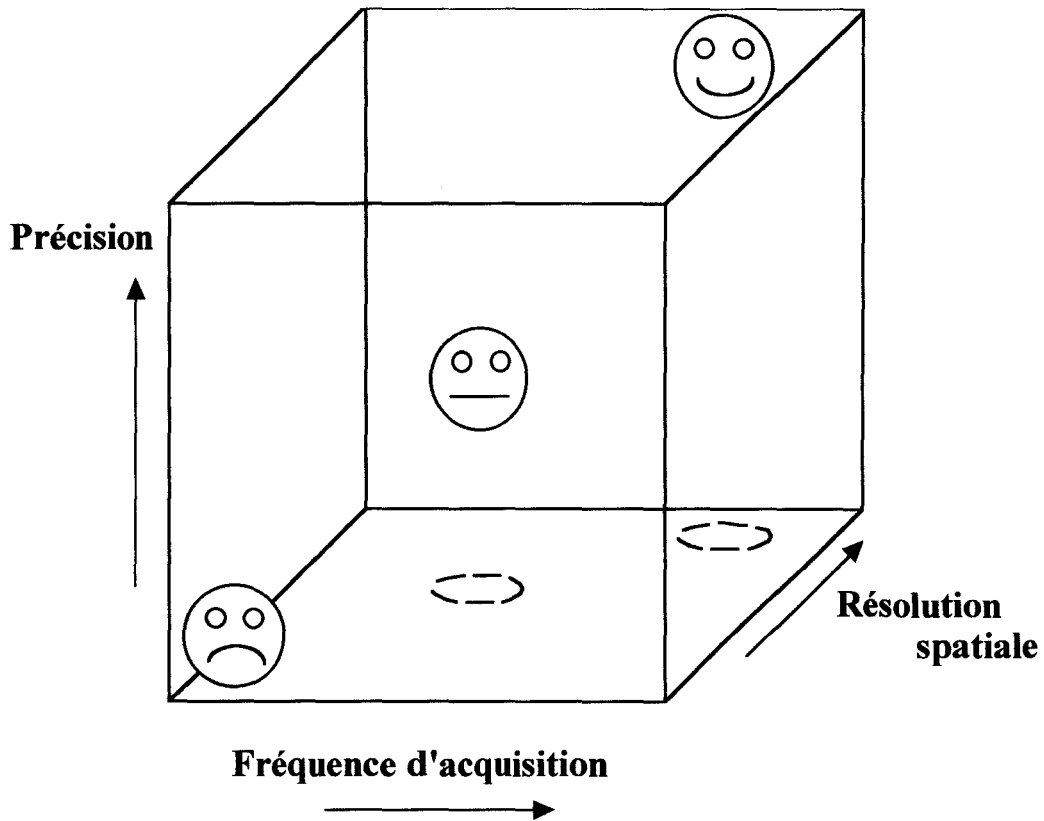


Figure 3. Représentation schématique tridimensionnelle d'un espace d'échantillonnage potentiel défini par les résolutions spatiale et temporelle de l'échantillonnage et la précision de la mesure. Compte tenu des limitations intrinsèques à tout échantillonnage, l'effort d'échantillonnage total doit être reparti entre différentes stratégies représentées par différents points à l'intérieur du cube de manière à optimiser les différents critères d'optimisation.

pluridisciplinaires. Toutefois, cette prise de conscience va rarement au delà du stade conceptuel et descriptif (Frontier *et al.*, 1992) et la littérature n'aborde jusqu'à présent la relation physique-biologie que sur des plages d'échelles relativement étroites. En effet, l'observation, la paramétrisation et la modélisation de phénomènes intermittents tels que la turbulence hydrodynamique se produisant sur une large gamme d'échelles posent de nombreux problèmes, tant conceptuels que techniques. En premier lieu, devant la multiplication des travaux traitant de la variabilité et de l'hétérogénéité, tant en écologie terrestre que marine, il apparaît que le sens même et l'utilisation de ces deux concepts soient quelque peu galvaudés. Ensuite, partant du constat que la structure et le fonctionnement des écosystèmes sont déterminés par une multitude de processus agissant sur une large gamme d'échelles spatiales et temporelles, il est

indispensable de travailler simultanément à plusieurs échelles spatiales et temporelles comme le recommandent de nombreux auteurs (e.g. Allen & Starr, 1982 ; Auger *et al.*, 1992). Ainsi, même s'il est complètement utopique de prétendre tout mesurer, tout le temps et partout, toute étude écologique nécessite d'adapter une stratégie d'échantillonnage de manière à ne pas concentrer l'effort d'échantillonnage en un seul point de l'espace d'échantillonnage potentiel (Frontier, 1983 ; Fig. 3). Enfin, il apparaît aujourd'hui nécessaire d'adapter les outils à la vision actuelle des écosystèmes fonctionnellement et fondamentalement structurés dans l'espace et le temps (Frontier & Pichot-Viale, 1993). En effet, selon Steele (1991), les outils multi-échelles font encore actuellement cruellement défaut en écologie.

De fait, peu de travaux ont tenté, jusqu'à présent, de relier entre elles ces différentes échelles et de paramétrer dans le détail la structure de la variabilité associée à chacune de ces échelles au sein d'une théorie unique, qui rendrait compte de l'effet de ce phénomène, unique mais multi-échelle qu'est la turbulence hydrodynamique, sur les propriétés globales de l'écosystème marin, lui aussi multi-échelle.

C'est l'étude qui a été entreprise dans le cadre du présent travail de thèse. Nous nous sommes tout d'abord attachés à montrer, en dressant un état des lieux de la recherche en matière de description de la structure physique et biologique de l'écosystème pélagique, tant d'un point de vue empirique que théorique, qu'il était encore aujourd'hui extrêmement difficile, pour ne pas dire impossible, de tirer des conclusions générales dans ce domaine, et ce pour différentes raisons, tant conceptuelles que techniques. Dès lors, dans le cadre théorique novateur relatifs aux concepts de fractals et multifractals, nous avons montré qu'il était possible de caractériser pleinement la structure de la variabilité multi-échelle d'un processus intermittent, ce qui n'a encore jamais été envisagé en écologie marine. Dans un contexte écologique plus général, nous avons ensuite proposé d'introduire un consensus terminologique destiné à lever l'ambiguïté associée à ce que signifie—ou peut signifier—pour une structure ou un processus donné d'être qualifié d'*hétérogène*, de *variable*, ou encore d'*inhomogène*, et à fournir une base terminologique stable sur laquelle appuyer les différents résultats obtenus par la suite.

Plus particulièrement, notre étude de la structure spatio-temporelle de l'écosystème pélagique a été conduite en Manche Orientale, écosystème côtier dominé par un hydrodynamisme tidal particulièrement développé qui, de fait, représente un atelier tout à fait propice pour conduire une étude relative au couplage physique-biologie. Ainsi, sur la base d'un

échantillonnage particulièrement conséquent tant en terme de résolution que d'étendue spatio-temporelles, nous nous sommes orienté vers une caractérisation multi-échelle, dans le temps comme dans l'espace, de la structure de cet écosystème pélagique. Nous nous sommes tout d'abord intéressés à la structure verticale de la colonne d'eau, *a priori* considérée comme homogénéisée par les courants de marées, puis à la structure horizontale de la masse d'eau dont la structure spatio-temporelle, très spécifique, en terme de physique comme de biologie a été envisagée selon des points de vue Eulerien et Lagrangien. De plus, ces résultats ont été enrichis par ceux obtenus de manière similaire sur des bases de données provenant de milieux totalement différents, et nous verrons quelles généralisations ces comparaisons nous autorisent. Enfin, nous verrons comment les concepts multi-échelles et multi-intensités associés aux multifractals peuvent nous amener à remettre en cause la notion même de couplage physique-biologie en écologie marine.

Nous avons ensuite estimé l'impact de ces hétérogénéité spatio-temporelles sur l'écosystème en terme de flux de carbone, d'une part sur la production primaire—ce qui nous permet de faire le lien avec des travaux récents conduits sur la structure spatio-temporelle de la productivité phytoplanctonique—et d'autre part sur la trophodynamique du zooplancton. Enfin, une dernière partie propose une réflexion générale sur les implications de l'hétérogénéité spatio-temporelle de l'écosystème pélagique sur notre perception écologique en terme de structure et de fonctionnement, mais aussi sur la nature du couplage physique-biologie que le présent travail aura contribué à envisager sous un angle nouveau. En outre, de par les résultats obtenus dans des milieux très différents tant d'un point de vue physique que biologique, cette réflexion nous permet d'envisager une vision plus générale de la structure et du fonctionnement de l'écosystème pélagique, et de proposer de nouvelles problématiques et perspectives de recherche.

Structure spatio-temporelle de l'écosystème pélagique

Une fois que vous avez franchi le cap et que vous comprenez le paradigme,
vous mesurez les phénomènes et vous y réfléchissez sous un angle nouveau.
Vous les voyez différemment.
C'est une nouvelle vision, sans aucun rapport avec l'ancienne, elle est bien plus vaste

CHRISTOPHER SCHOLTZ

Ainsi, observent les naturalistes, une puce est la proie de puces plus petites,
Qui se font mordre par des puces plus petites,
Et ainsi de suite jusqu'à l'infini

JONATHAN SWIFT

5. STRUCTURE SPATIO-TEMPORELLE DE L'ECOSYSTEME PELAGIQUE

5.1. Etat de l'art

S'il est reconnu depuis plusieurs décennies que les organismes planctoniques ne sont distribués ni de manière uniforme, ni au hasard (*e.g.* Hardy & Gunther, 1935 ; Cassie, 1963), c'est avec l'avènement de la fluorimétrie en continu et des sondes d'acquisition multiparamétrique que l'étude de la structure spatio-temporelle de l'écosystème pélagique a pris son essor. La plupart des travaux conduits dans ce cadre l'ont été par le biais d'analyses spectrales de transects ou de séries temporelles de paramètres tels que température, salinité, concentration en sels nutritifs, biomasses phyto- et zooplanctoniques, pour s'orienter vers des considérations théoriques dérivées de l'analyse spectrale, et des modèles d'interactions entre phytoplancton et turbulence.

5.1.1. Approches empiriques

Les travaux de Platt (1972), Powell *et al.* (1975) et Abbott *et al.* (1982) ont montré que la distribution de la biomasse phytoplanctonique pouvait être contrôlée par les processus physiques à des échelles bien spécifiques. Ainsi, en milieu estuarien, les travaux de Platt (1972) suggèrent qu'un éventuel découplage entre processus physiques et biologiques ne peut avoir lieu que pour des échelles supérieures à 1000 mètres, alors que les études conduites dans le Lac Tahoe (Powell *et al.*, 1975 ; Abbott *et al.*, 1982) suggèrent des échelles de l'ordre de 100 à 700 mètres. En effet, au delà de ces échelles la variabilité de la disponibilité en nitrates associée aux apports des rivières contrôle la distribution de la biomasse phytoplanctonique. Une avancée importante a été réalisée avec les séries temporelles étudiées par Fasham & Pugh (1976) dans la mesure où elles ont été enregistrées en plein océan et sont donc *a priori* moins sujettes aux contaminations associées aux mouvements de marée, à la stratification et aux apports d'eau douce comme c'est le cas en milieu estuarien ou côtier. Il existe néanmoins un découplage entre les spectres de variance de la chlorophylle et de la température pour des échelles spatiales de l'ordre de 200-400 mètres, au delà desquelles on observe un aplatissement de la distribution spectrale de la biomasse phytoplanctonique, ce qui suggère une certaine similarité des processus à l'origine de la distribution de la biomasse phytoplanctonique dans des milieux aussi différents que l'océan ouvert, un estuaire ou un lac.

Par contre, l'analyse d'un transect de près de 200 km réalisé de l'intérieur d'un estuaire vers l'océan ouvert a mis en évidence une structure très particulière de la variabilité de la biomasse chlorophyllienne (Lekan & Wilson, 1978). Ainsi, si les spectres de température et de

salinité présente une pente proche de $-5/3$ sur toute la gamme d'échelles considérée, le spectre de chlorophylle ne présente une pente similaire que pour des échelles comprises entre 5 et 20 kilomètres, indiquant un contrôle physique de la variabilité biologique à ces échelles. Toutefois, aux échelles supérieures à 20 kilomètres comme aux échelles inférieures à 5 kilomètres, le spectre de la biomasse chlorophyllienne apparaît beaucoup plus plat ce qui semble devoir être imputé respectivement à un contrôle par la disponibilité en sels nutritifs (Lekan & Wilson, 1978). La transition entre milieux estuarien et océanique présente dans les données de Lekan & Wilson (1978), nous amène à considérer une transition biologie-physique-biologie plutôt que la transition physique-biologie perceptible (ou pas) en milieu purement estuarien ou océanique.

Plus récemment, Weber *et al.* (1986) ont montré, à partir de transects de température, d'abondance phytoplanctonique et de krill enregistrés dans les eaux antarctiques, que les spectres associés aux distributions de la température et du phytoplancton sont similaires pour une gamme d'échelles spatiales allant de 4 à 20 km. Toutefois, pour des échelles supérieures, les spectres de chlorophylle s'aplatissent. Quant à eux, les spectres du krill sont essentiellement plats, indiquant une dépendance décroissante de la variance aux échelles spatiales, comme le suggèrent les études réalisées sur des organismes de niveau trophique supérieur (*e.g.* Mackas & Boyd, 1979 ; Mackas *et al.*, 1985 ; Daly & Smith, 1993 ; Tsuda *et al.*, 1993). Enfin, Strutton *et al.* (1997) ont montré que le découplage entre physique et biologie se produisait pour des échelles supérieures à 10 km, lorsque l'activité phytoplanctonique—quantifiée par fluorimétrie à répétition rapide—était élevée. Il convient toutefois de remarquer que quelques travaux ont montré que ces transitions n'étaient pas nécessairement la règle (Horwood, 1978 ; Wiegand & Pond, 1979), et qu'un découplage entre physique et biologie pouvait avoir lieu sur une gamme d'échelle très large (de quelques mètres à quelques milliers de mètres) dans des milieux aussi différents que les eaux côtières de la Colombie Britannique (Demers *et al.*, 1979) ou de la Mer du Nord (Horwood, 1978).

Enfin, avec l'avènement de l'observation satellitaire et des capteurs AVHRR (*Advanced Very High Resolution Radiometer*) et CZCH (*Coastal Zone Color Scanner*), les centres d'intérêt se sont progressivement déplacés vers des problématiques relatives à l'analyse d'images satellitaires (*e.g.* Abbott & Chelton, 1991 ; Denman & Abbott, 1994). Il est ainsi devenu possible de comparer les distributions instantanées de température et de concentrations en chlorophylle des eaux de surface de zones de plusieurs dizaines, voire centaines, de milliers de km². Ainsi, de nombreux travaux ont montré que le comportement spectral de la biomasse

chlorophyllienne (Gower *et al.*, 1980 ; Barale & Trees, 1987 ; Denman & Abbott, 1988, 1994 ; Smith *et al.*, 1988) était très proche du comportement en $\beta \approx 3$ observé dans le cas d'un scalaire purement passif comme la température soumis à une turbulence bidimensionnelle (Deschamps *et al.*, 1981 ; Burgert & Hsieh, 1989). A notre connaissance, seules deux référence font état d'un comportement spectral de la biomasse chlorophyllienne différent de celui de la température, *i.e.* un comportement spectral en $\beta \approx 1$, pour des échelles inférieures à 10-20 km (Barale & Trees, 1987 ; Smith *et al.*, 1988).

5.1.2. Approches théoriques

Suite aux travaux de Platt (1972) et de Powell *et al.* (1975), Denman & Platt (1976) ont formalisé de manière théorique les interactions entre phytoplancton et turbulence, et leurs implications sur la représentation spectrale de la biomasse phytoplanctonique. Le couplage entre turbulence et taux de croissance a été considéré par analyse dimensionnelle, en terme d'échelles de temps caractéristiques définies comme suit : τ (s) est le temps nécessaire à un tourbillon de taille donnée pour transférer son énergie cinétique à un tourbillon deux fois plus petit, et α (s^{-1}) est le taux de croissance du phytoplancton. Trois types d'interaction distinctes peuvent ainsi être définies, en fonction des valeurs de τ et α , pour les structures spatiales phytoplanctoniques de taille similaire aux tourbillons caractérisés par τ ⁴ :

- $\tau \ll \alpha^{-1}$, le transfert de l'énergie cinétique d'un tourbillon à un autre est plus rapide que le taux de croissance du phytoplancton qui se comporte donc comme un scalaire passif ; le spectre de variance de la chlorophylle doit être similaire à celui de scalaires purement passifs comme la température ou la salinité.
- $\tau \gg \alpha^{-1}$, le transfert d'énergie cinétique d'un tourbillon à un autre est plus lent que le taux de croissance de la biomasse phytoplanctonique. Le paramètre α devient essentiel dans la caractérisation de la structure spatiale du phytoplancton, et le spectre de variance de la chlorophylle est maintenant supposé diverger de celui de la température ou de la salinité. Le spectre de variance de la biomasse phytoplanctonique peut donc être considéré comme "blanchi", par opposition aux spectres "rouges" de la température et de la salinité⁵.

⁴ Par soucis d'homogénéité dans les unités, les relations entre τ et α sont exprimées en fonction de α^{-1} .

⁵ Cette terminologie est utilisée par analogie avec la lumière : une lumière blanche a la même puissance quelle que soit la fréquence considérée, et donc un spectre plat, alors qu'une lumière rouge est d'autant plus énergétique que la fréquence est faible, impliquant un spectre de pente négative.

- $\tau \approx \alpha^{-1}$, le taux de transfert de l'énergie cinétique et le taux de croissance du phytoplancton sont du même ordre de grandeur, ce qui correspond à une zone de transition.

Ces différents régimes peuvent être formalisés par un spectre théorique schématique (Fig. 4). Ainsi, un nombre d'onde critique, k_c (m^{-1}) de l'ordre de 1 km^{-1} pour l'océan ouvert (Denman & Platt, 1976), correspond au cas où $\tau \approx \alpha^{-1}$. Aux plus grandes échelles ($k \ll k_c$, soit $\tau \gg \alpha^{-1}$), les effets de la turbulence devenant plus faibles que les effets biologiques, on doit s'attendre à un spectre aplati par rapport à celui d'un scalaire passif, avec une pente en -1 . C'est aussi la première étude à prendre en compte les effets de la composition plurispécifique de la biomasse phytoplanctonique, et donc les valeurs de α associées à différentes espèces. Si toutes les espèces sont supposées partager une pente spectrale en -1 à grande échelle (*i.e.* $k \ll k_c$), le spectre des espèces à croissance lente est supposé entrer en conformité avec un spectre de scalaire passif plus tôt—soit pour de plus petits nombres d'onde—que les espèces à croissance rapide. Enfin, pour $k \gg k_c$, correspondant aux plus petites échelles spatiales ($\tau \ll \alpha^{-1}$), Denman & Platt (1976) prévoient une pente spectrale comprise entre -2 et -3 . Selon Kraichnan (1967), une pente en -2 correspond à une activité turbulente associée à une zone frontale, et une pente en -3 à une turbulence bidimensionnelle. Selon toute vraisemblance, l'absence d'une dépendance d'échelle en $-5/3$ est à associer à la zone océanique prise en compte qui est généralement considéré comme n'étant ni isotrope ni homogène, et donc ne peut satisfaire aux conditions nécessaires à la théorie de Kolmogorov (1941). A partir de transects réalisés dans le St. Laurent, Denman & Platt (1976) ont ainsi obtenu des spectres conformes à leur spectre théorique, la transition se produisant pour des échelles de l'ordre de $0,5 \text{ km}$.

Plutôt que d'utiliser l'analyse dimensionnelle, Denman *et al.* (1977) ont abordé le problème en utilisant une théorie dérivée des équations de réaction-diffusion (Corrsin, 1961). Comme Denman & Platt (1976), trois zones distinctes ont été identifiées, dont une pente en $-5/3$ pour les grands nombres d'onde (*i.e.* petites échelles spatiales). Toutefois, aux faibles nombres d'onde (*i.e.* grandes échelles spatiales), alors que Denman & Platt (1976) prévoyaient une pente en -1 pour le spectre de variance de la biomasse phytoplanctonique, Denman *et al.* (1977) ne suggèrent aucune pente caractéristique mais seulement un aplatissement du spectre par rapport à celui d'un scalaire passif (Fig. 5). La raison principale de ce désaccord étant une sous-estimation de l'effet des forces convectives par analyse dimensionnelle pour les petits

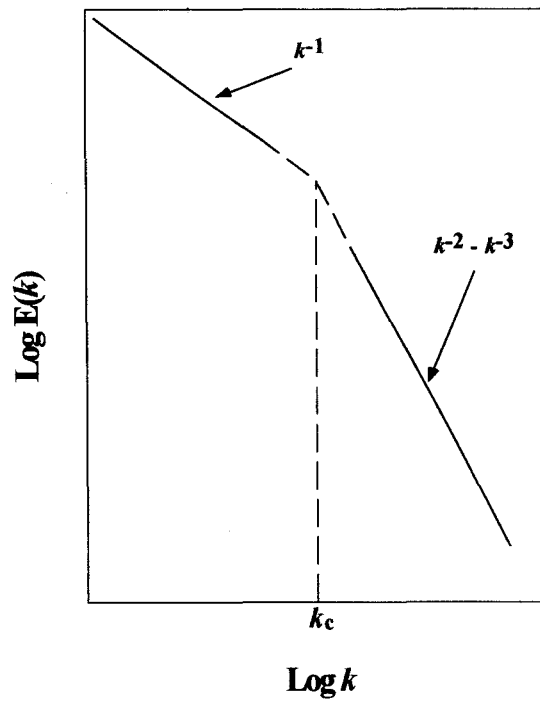


Figure 4. Illustration schématique du spectre de variance théorique proposé par Denman & Platt (1976) pour décrire les interactions entre turbulence et populations phytoplanctoniques.

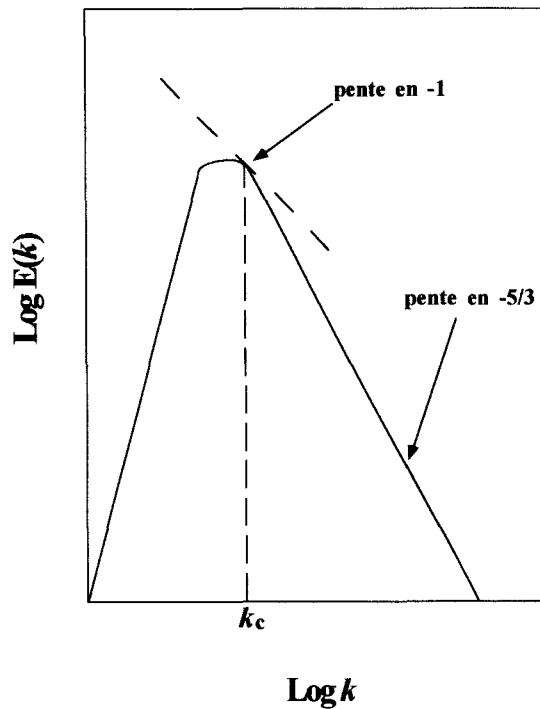


Figure 5. Illustration schématique du spectre de variance théorique proposé par Denman *et al.* (1977) à partir d'une approche dérivée des équations de réaction-diffusion (Corrsin, 1961).

nombre d'onde, *i.e.* $k \ll k_c$ (Denman *et al.*, 1977). En considérant des valeurs caractéristiques de τ et α pour l'océan ouvert, cette approche fournit des estimations de k_c de l'ordre de 5 à 10 km. Il apparaît ainsi que pour des nombres d'onde élevés, la pente du spectre de chlorophylle est similaire à celle d'un scalaire passif. Cette pente peut, ou pas, être proche du $-5/3$ théorique (Kolmogorov, 1941) selon le type de régime turbulent rencontré. Pour un nombre d'onde critique, k_c , déterminé par un équilibre relatif entre les processus dispersifs associés à la turbulence et les effets de la croissance phytoplanctonique, le spectre de la chlorophylle diverge de celui d'un scalaire passif, indiquant une contribution décroissante des mouvements turbulents à la distribution du phytoplancton aux grandes échelles. La valeur théorique de k_c se trouve dans une gamme d'échelles allant de 1 à 10 km. Toutefois, à notre connaissance, aucune étude empirique n'est encore venue étayer ce développement théorique.

5.1.3. Modélisation

Les modèles de dynamique temporelle du phytoplancton sont particulièrement nombreux dans la littérature, mais dans ce paragraphe, nous nous limiterons à ceux qui se sont focalisés sur des problèmes d'échelle, de turbulence et d'analyse spectrale.

Okubo (1980) a proposé un résumé de plusieurs tentatives de modélisation du problème de la taille critique des agrégats de phytoplancton dans l'océan. Par analyse dimensionnelle, il propose une expression pour cette taille critique L_c (m) :

$$L_c = c \sqrt{\frac{D}{\alpha}} \quad (1)$$

où c est une constante sans dimension, D ($\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$) la diffusivité, et α (s^{-1}) le taux de croissance du phytoplancton. Dans ce cas précis, la taille critique L_c est la taille minimale d'un agrégat, sous laquelle le taux de croissance du phytoplancton ne peut plus compenser les pertes dues à la diffusion. Pour faire un parallèle avec le paragraphe précédent, L_c est l'analogue strict de l'inverse du nombre d'onde critique (k_c) à partir duquel le spectre de variance de la biomasse phytoplanctonique converge vers celui d'un paramètre physique. Dans le cas d'un modèle diffusif, le problème peut être réduit à une seule dimension : un agrégat diffusant à la manière d'une surface circulaire ou d'une sphère à partir d'un point peut être considéré comme se dispersant à partir d'un seul point le long d'une ligne. Ainsi, Okubo (1980) a obtenu une valeur proche de π pour la constante c , contre $c = 2.40$ dans le cas bidimensionnel (Kierstead & Slobodkin, 1953). La taille critique estimée par ces modèles est de l'ordre de 1 à 2 km pour un taux de croissance de 1 j^{-1} (Okubo, 1978), et de 50 km pour un taux de croissance de $0,1 \text{ j}^{-1}$.

Sur la base de deux équations différentielles décrivant les fluctuations temporelles de l'abondance phyto- et zooplanctonique, Steele & Henderson (1992) ont montré que, le taux de croissance du phytoplancton étant fixe et égal à $0,4 \text{ j}^{-1}$, une augmentation du coefficient de diffusion, $d \text{ (m}^2 \cdot \text{s}^{-1}\text{)}$, conduisait à un lissage des distributions du phyto- et du zooplancton. Ce lissage spatial se manifeste par une accentuation de la pente des spectres de variance associés. De plus, les spectres de variance obtenus pour des valeurs intermédiaires de d (*i.e.* 0,14 et $1,4 \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$), considérées comme représentatives des conditions *in situ*, sont très similaires aux spectres empiriques obtenus par Weber *et al.* (1986) pour les distributions du phytoplancton et du krill.

Enfin, Powell & Okubo (1994) ont développé un modèle de dynamique phytoplanctonique décrivant les modifications engendrées par l'activité biologique aux structures spatiales générées par la turbulence. Ainsi, dans le cas d'une espèce présentant une croissance nulle, le spectre de la chlorophylle est supposé suivre une loi de décroissance spectrale en $-5/3$, en accord avec les prévisions théoriques. Le phytoplancton peut donc être considéré comme un scalaire passif. Par contre, lorsque la croissance est négative, le spectre de la chlorophylle doit se rapprocher du spectre théorique de Denman & Platt (1976), tel que $\beta \approx 5/3$ pour des nombres d'onde inférieurs à k_c (*i.e.* petites échelles spatiales) et $\beta \approx 1$ pour des nombres d'ondes supérieurs à k_c (*i.e.* grandes échelles spatiales). Enfin, dans le cas d'une croissance positive, on doit encore s'attendre à un spectre en -1 lorsque $k \ll k_c$ et en $-5/3$ lorsque $k \gg k_c$, mais présentant une singularité lorsque $k \approx k_c$, signe d'une variabilité spatiale élevée. Toutefois, l'introduction d'une relation proie-prédateur du type Lotka-Volterra dans le modèle rend la nature du découplage physique-biologie dépendante du type de turbulence considéré (Powell & Okubo, 1994). Ainsi, dans le cadre d'une turbulence tridimensionnelle, l'interaction entre 2 espèces va "rougir" le spectre biologique de $\beta \approx 5/3$ à $\beta \approx 3$, alors que dans le cadre d'une turbulence bidimensionnelle, ce même spectre sera "blanchi" de $\beta \approx 3$ à $\beta \approx 1$. Encore plus récemment, les travaux d'Abraham (1998) montrent qu'un système d'équations à trois variables—sels nutritifs, phytoplancton et zooplancton—soumis à un processus d'advection non-diffusive, pouvait générer des distributions bidimensionnelles très réalistes des paramètres considérés. En particulier, la distribution du phytoplancton présente un comportement spectral proche de celui d'un scalaire passif advecté par une turbulence bidimensionnelle, alors que le spectre de variance du zooplancton est plus plat, en accord avec les observations *in situ* (*e.g.* Mackas & Boyd, 1979). Toutefois, la généralité d'un tel modèle

reste à confirmer compte tenu de son extrême sensibilité aux paramètres relatifs au zooplancton comme la mortalité et le temps de maturation [*cf.* Abraham (1998)].

5.1.4. Evolution actuelle et limitations associées à la caractérisation de la structure spatio-temporelle de l'écosystème pélagique

Depuis le début des années 80, mis à part quelques travaux ponctuels (*e.g.* Tsuda *et al.*, 1993 ; Tsuda, 1995 ; Strutton *et al.*, 1997), à notre connaissance peu de travaux ont été conduits *in situ* dans le cadre d'une étude de la structure de l'écosystème pélagique. Une des explications les plus vraisemblables en est la publication de la revue de Steele (1978) sur la structure spatio-temporelle du phytoplancton qui a encore valeur de référence aujourd'hui, mais aussi le fait qu'au cours des années 80 et 90, les centres d'intérêt se sont rapidement déplacés vers des problématiques à méso-échelles relatives à la modélisation et l'analyse d'images satellitaires (*e.g.* Denman & Abbott, 1994). Toutefois, plusieurs autres raisons peuvent être proposées pour expliquer cet état de fait, parmi lesquelles (i) les limitations associées aux spécificités des milieux dans lesquels ont été conduits les précédents travaux, comme aux stratégies d'échantillonnages mises en oeuvre, et (ii) la faiblesse (relative) des concepts et techniques d'analyse utilisés pour caractériser la structure physique et biologique comme le couplage physique-biologie.

Ainsi, selon que les séries temporelles ou les transects étudiés ont été enregistrés en milieu lacustre, estuarien, côtier ou océanique, les résultats observés en terme d'analyse spectrale sont difficilement comparables dans la mesure où les sources de "contamination" des données sont extrêmement différentes (*e.g.* décharge des rivières, thermoclines, ondes internes, ondes de marées). Il est également difficile de comparer les spectres de séries temporelles et de transects, d'une part car la conversion temps \leftrightarrow espace réalisée par le biais de "la théorie de la turbulence gelée de Taylor" (Taylor, 1938) conduit à un lissage important de la variabilité d'un signal donné, et d'autre part car il n'existe encore aucun moyen de quantifier, ni de séparer les contributions temporelles et spatiales de la variabilité observée. Dans ce cadre, les analyses d'images satellitaires ont sans aucun doute contribuées à une meilleure compréhension des processus à méso-échelle dans l'océan superficiel notamment en se libérant de la contrainte associée à l'imbrication des composantes spatiales et temporelles inhérentes à toute stratégie d'échantillonnage "classique" dans le domaine pélagique. Toutefois, de part la résolution même des capteurs employés (≈ 1 km), elles négligent ce qui se passent aux échelles inférieures, pourtant largement considérées comme le siège de phénomènes écologiques majeurs (*e.g.*

Mackas *et al.*, 1985 ; Davis *et al.*, 1991 ; Daly & Smith, 1993), et donc toute possibilité d'estimer l'effet de ces petites échelles sur des dynamiques plus globales.

Enfin, une des limites majeures de tous ces travaux réside précisément dans les techniques d'analyse employées. En effet, tous les travaux visant à mieux comprendre le couplage physique-biologie, y compris les plus récents (Piontkovski *et al.*, 1997 ; Strutton *et al.*, 1997), ont été conduits dans le cadre d'analyses spectrales ou spectrales croisées. Or, il a été démontré que les résultats de l'analyse spectrale devaient être envisagés avec la plus grande méfiance du fait de la moyenne d'ensemble réalisée dans le calcul de la densité spectrale et qui conduit à une perte d'information aux plus petites échelles (Armi & Flament, 1985). Dans ce cadre, nous montrerons au chapitre 6 qu'il peut être bien plus instructif de décomposer une série de données en sous-séries plus petites et d'en étudier les propriétés locales plutôt que de se limiter à une analyse globale [A10, A15]. D'autre part, le phénomène d'intermittence peut se traduire par une augmentation artificielle de la pente des spectres de variance (Frisch *et al.*, 1978 ; Lesieur & Sadourny, 1981) [A1, A7], souvent considérée comme la conséquence d'erreurs de mesure (*e.g.* Fasham, 1978). Dès lors, l'analyse spectrale ne peut plus être considérée comme un moyen fiable de tester l'ajustement entre données empiriques et modèles de turbulence (*i.e.* $\beta = 5/3$ et $\beta \approx 3$ respectivement dans le cadre d'une turbulence tri- et bidimensionnelle). D'autre part, les résultats d'une analyse spectrale croisée peuvent être considérablement influencés par la nature de la relation entre deux variables données (Star & Cullen, 1981), relation *a priori* inconnue par exemple dans le cas de la température et de la biomasse phytoplanctonique. Enfin, toutes ces analyses étant basées sur le calcul de la variance (et supposant par voie de conséquence des distributions gaussiennes ou quasi-gaussiennes), elles ne peuvent intrinsèquement prendre en compte que le comportement moyen du processus considéré, et donc sont inadaptées à la description de processus distribués de manière intermittente [A1, A2, A4, A7, A8, A9, A10]. Dès lors, toutes les approches de modélisations basées sur l'analyse spectrale doivent également être soumises à caution. Dans un registre plus général, et comme nous l'avons remarqué ci-avant à propos des travaux d'Abraham (1998), Powell & Okubo (1994) ont suggéré que toute tentative de généralisation du problème de couplage physique-biologie selon une approche théorique pourrait être vouée à l'échec car des modifications, même mineures, de la valeur des paramètres d'un modèle peuvent conduire à des résultats radicalement différents (Werner *et al.*, 1986). L'analyse spectrale sera néanmoins largement utilisée dans la suite du présent travail, de manière à pouvoir envisager nos résultats

ENCADRE 1. FRACTALS, MULTIFRACTALS ET MULTIFRACTALS UNIVERSELS

A la différence de la géométrie euclidienne, la géométrie fractale permet de décrire des objets conceptuels ou concrets réalisant un certain degré d'occupation d'un espace euclidien, par exemple entre une courbe et une surface ou entre une surface et un volume [A8]. La dimension fractale est une mesure de ce degré d'occupation, suivant une loi mathématique qui identifie les propriétés de cet indice à celle d'une dimension au sens usuel du terme. Une dimension entière ne sera ainsi qu'un cas particulier de dimension fractale. La propriété de base aux concepts de fractals et multifractals est l'*autosimilarité* : un objet est autosimilaire s'il peut être considéré comme un ensemble de copies de lui-même à différentes échelles, les changements d'échelles étant isotropes dans toutes les directions. Un objet autosimilaire est donc *invariant d'échelle*.

Considérons un ensemble A et $N(l)$ le nombre de boîtes de taille l nécessaire pour couvrir A , la dimension fractale de cet ensemble, d , est définie à partir du comportement en loi de puissance de $N(l)$:

$$N(l) \approx l^d \quad (E1.1)$$

où le symbole " \approx " exprime un comportement asymptotique.

Imaginons maintenant que l'ensemble A soit associé à une mesure¹ μ quelconque, et considérons le nombre de boîtes de taille l nécessaire pour couvrir A et contenant une valeur donnée de la mesure μ . Il devient dès lors possible de mesurer la dimension associée à la distribution de chacune des valeurs de la mesure μ en fonction de l'échelle l . La relation (E1.1) devient ainsi :

$$N(l)_\mu \approx l^{d_\mu} \quad (E1.2)$$

Un processus multifractal sera ainsi caractérisé par un ensemble de relations invariantes d'échelle qui nécessitent un grand nombre, voire une infinité d'exposants (ou de dimensions) différents, plutôt que la dimension unique des ensembles fractals.

Les relations (E1.1) et (E1.2), proposées dans un cadre purement géométrique, peuvent être généralisées dans un cadre stochastique, par exemple dans le cadre de l'étude de séries temporelles. Cette approche est basée sur la répartition des moments statistiques de la mesure considérée en fonction de l'échelle. Les relations (E1.1) et (E1.2) deviennent alors :

$$\langle (\Delta\mu_l)^q \rangle \approx l^{\zeta(q)} \quad (E1.3)$$

où " $\langle . \rangle$ " exprime une moyenne d'ensemble et $\zeta(q)$ est l'exposant caractéristique de l'invariance d'échelle associée au moment d'ordre q . Dans le cadre monofractal, on ne considère qu'un seul moment, généralement la variance [A3, A5, A8, A19], alors que dans le cadre multifractal, on considère tous les moments statistiques [A7]. En d'autres termes, le moment statistique permet de sélectionner des sous-ensembles correspondant à des intensités plus ou moins fortes de la mesure considérée : les moments les plus élevés caractériseront ainsi les valeurs les plus fortes qui sont aussi les plus rares et donc les plus difficiles à détecter.

Malgré l'apparente complexité induite par la multiplicité, voire l'infinité, de dimensions nécessaires à la description d'un champ multifractal, l'utilisation des multifractals universels permet de décrire la distribution d'une mesure μ à l'aide de seulement 3 paramètres (H , C_1 et α) qui résument l'intégralité du comportement statistique de la mesure considérée, quelles que soient les échelles et le niveau de variabilité considérés.

- H est le degré de stationnarité de la mesure μ : $H = 0$ pour une mesure stationnaire, *i.e.* la valeur moyenne de μ ne dépend pas de l'échelle considérée.

- C_1 ($0 \leq C_1 \leq 2$) est une codimension [A7, A8] caractérisant l'uniformité de la distribution de la mesure μ . Plus C_1 est fort, plus la distribution de μ est dominée par des valeurs fortes et faibles, alors que pour un C_1 faible, la distribution de μ est plus uniforme, avec une représentation équivalente des différents niveaux de variabilité de μ . Dans ce sens, C_1 peut être considéré comme un analogue de la variance, mais pour des distributions fortement non Gaussiennes.

- α ($0 \leq \alpha \leq 2$) est le degré de multifractalité, *i.e.* le nombre de niveaux de variabilité compris entre les valeurs minimales et maximales de la mesure μ .

Dans ce cadre, l'exposant caractéristique $\zeta(q)$ prend la forme suivante :

$$\zeta(q) = qH - K(q) = qH - \frac{C_1}{\alpha - 1} (q^\alpha - q) \quad (E1.4)$$

où $K(q)$ est la correction intermittente apportée au cas monofractal où $\zeta(q) = qH$, $H = \zeta(1)$, $C_1 = H - \zeta'(1)$, et α est obtenu comme le meilleur ajustement non-linéaire de (E1.4) [A2, A7].

NOTES

¹ Une mesure permet d'associer des poids relatifs aux différentes parties d'un ensemble. On peut penser par exemple à des répartitions de charges, de masses, d'énergie, d'individus ou à toute distribution de probabilité.

dans le cadre général des nombreux travaux qui ont été (et continuent à être) conduits par le biais de cette technique.

C'est dans ce cadre que sont apparus, dans la mouvance de la théorie des systèmes dynamiques (*cf.* [A15] pour une revue sur le sujet) de nouvelles approches destinées à étudier dans le détail la structure de signaux particulièrement complexes qu'il était impossible de caractériser dans le cadre fédérateur des statistiques gaussiennes.

5.2. Avènement des concepts de fractals et multifractals en écologie marine

Mandelbrot (1977, 1983) a introduit le terme *fractal* pour désigner les objets qui manifestent un aspect extrêmement irrégulier et qui ne possèdent aucune échelle de longueur caractéristique. Historiquement, c'est dans les travaux de Cantor (1872) et Peano (1890) que l'on trouve les premières références à des ensembles "bizarres", souvent considérés comme des "monstres mathématiques" (Mandelbrot, 1977, 1983), comme les ensembles de Cantor (1872), le mouvement Brownien (Perrin, 1906) et la fonction continue non-différentiable de Weierstrass-Mandelbrot (Berry & Lewis, 1980) dont la géométrie est particulièrement complexe et structurée. La description de tels ensembles est très vite apparue comme incompatible avec le concept de dimension euclidienne correspondant au nombre de coordonnées nécessaires pour caractériser la position d'un point dans cet ensemble [A8].

En 1919, Hausdorff propose une nouvelle définition de la dimension d'un ensemble qui peut prendre des valeurs non-entières et qui permet de rendre compte du degré d'irrégularité de ces objets. Un des grands mérites de Mandelbrot (1977, 1983) est d'avoir su reconnaître que "l'exception est souvent la règle" et d'avoir montré que ces structures fracturées sont en fait très répandues dans la nature. Les profils de nos montagnes ou les découpages côtiers, les diverses géométries ramifiées que constituent les arbres, les rivières ou le système pulmonaire sont autant d'exemples que l'ont peut appréhender au sein du cadre fédérateur défini par Mandelbrot. Ainsi, les concepts de fractal et de dimension fractale, s'appliquent à des structures, ou des processus, qui présentent une organisation similaire à toutes les échelles, que cette organisation soit prise en compte d'un point de vue géométrique ou stochastique (Encadré 1). De fait, ils autorisent **une caractérisation multi-échelle** de la variabilité d'un processus, tant d'un point de vue qualitatif que quantitatif.

Toutefois, il apparaît que la description de processus intermittents [*i.e.* présentant des fluctuations brutales et *a priori* imprévisibles des valeurs d'un descripteur donné comme c'est par exemple le cas pour les distributions temporelles du taux de dissipation de l'énergie

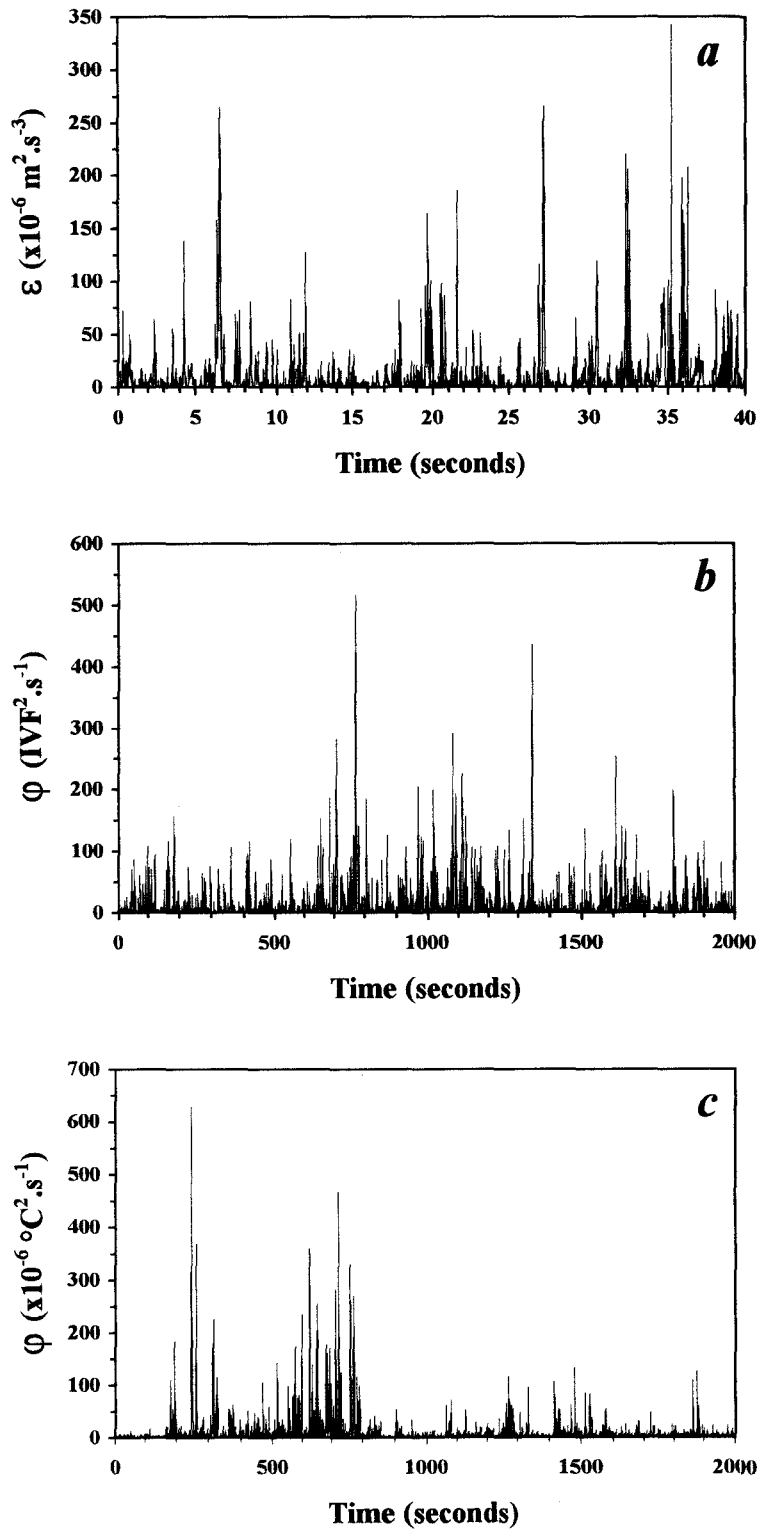


Figure 6. Echantillons de la distribution temporelle du taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente ε (A), estimée à partir de données de vitesse enregistrées à l'aide d'un vélocimètre à fil chaud derrière une turbulence de grille, et de la distribution temporelle de flux de variance φ estimés à partir de données de fluorescence *in vivo* (B) et de température (C) enregistrées simultanément en Manche Orientale (d'après A7).

cinétique turbulente ε (Fig. 6A), du flux de variance⁶ ϕ de la fluorescence *in vivo* (Fig. 6B), ou de la température (Fig. 6C) dans l'océan] ne pouvait se résumer à une problématique monodimensionnelle (Encadré 1) [A4, A7, A8]. En effet, dans le cadre intermittent, se limiter à l'estimation d'une dimension fractale unique reviendrait à compter des pièces de monnaies sans prêter la moindre attention à leurs valeurs respectives (Evertsz & Mandelbrot, 1992). C'est la prise en compte de ces irrégularités, ou intermittences, perceptibles dans de nombreux processus physiques comme biologiques (*cf.* Fig. 6) qui ont conduit à un abandon définitif⁷ du concept presque dogmatique de l'existence d'une dimension unique dans le contexte de la théorie des systèmes dynamiques (Halsey *et al.*, 1986) et de la turbulence (Schertzer & Lovejoy, 1983), et à l'avènement du concept de multifractals (Encadré 1) [A4, A7, A8]. Dans le cadre de la turbulence, la transition entre les concept de mono- et de multifractals peut être parfaitement illustrée par les modèles de cascades utilisés pour rendre compte de l'infinie hiérarchie de tourbillons de différentes intensités présents à une échelle donnée (Fig. 7) [A4, A7, A8]. Les multifractals, associant un exposant (ou dimension) caractéristique à chaque niveau de variabilité d'un processus intermittent, que cette intermittence soit géométrique ou stochastique (Encadré 1), autorisent donc ***une caractérisation multi-échelle et multi-intensité*** de la variabilité dudit processus. De plus, une approche multifractale présente l'énorme avantage de ne nécessiter aucune hypothèse de distribution [A7].

En écologie, une description détaillée des champs d'application de la théorie fractale a été réalisée par Frontier (1987) et Sugihara & May (1990). Ainsi, les fractals ont été utilisés pour décrire la complexité de différents habitats benthiques, la diversité spécifique, le déplacement des invertébrés et vertébrés marins et terrestres ou encore la structure de la neige marine (voir [A3, A5, A7, A8] pour une liste plus exhaustive d'exemples et de références). Par contre, l'application du concept de multifractals en écologie est encore aujourd'hui anecdotique (Scheuring & Riedi, 1994 ; Solé *et al.*, 1994). Selon toute vraisemblance, cet état de fait est à mettre en rapport avec la quantité de données considérables (rarement moins de 1000) que nécessitent toute analyse multifractale et qu'il est encore aujourd'hui très difficile, voire impossible, d'atteindre dans le cadre de la plupart des stratégies d'échantillonnages en écologie. Enfin, l'application spécifique de ces concepts à l'écologie planctonique a une histoire beaucoup plus récente et leur développement s'est fait dans le cadre d'études de la

⁶ Le flux de variance ϕ est l'analogie du taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente ε pour un scalaire passif [A7].

⁷ Ici, la notion de "définitif" est toute relative et ne prévaut qu'en Sciences Physiques. En effet, dans la pratique, la mise en œuvre d'une approche multifractale nécessite une quantité de points considérables (rarement moins de 1000) inaccessible à la plupart des stratégies d'échantillonnage écologiques.

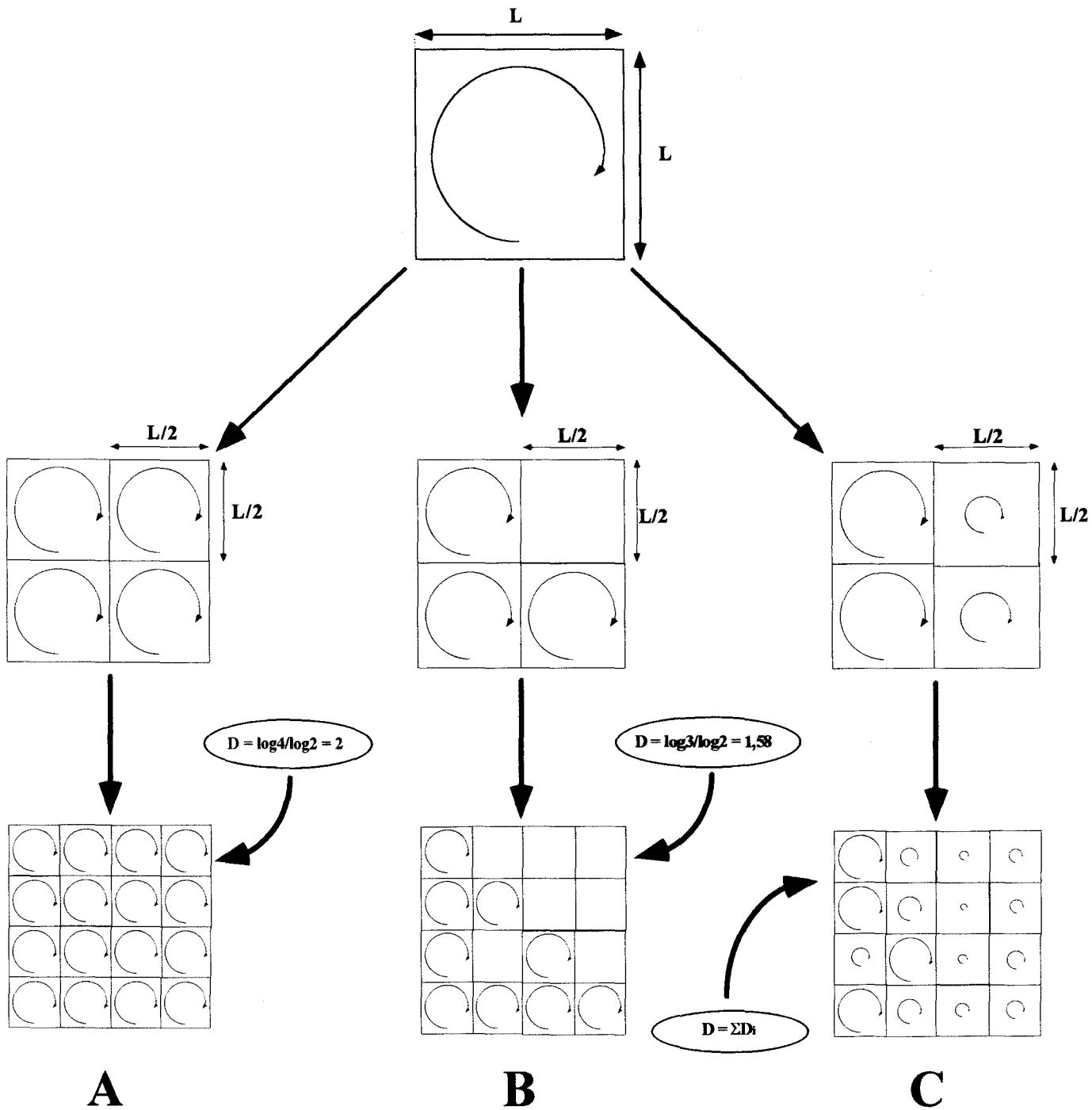


Figure 7. Processus de cascades isotropes. (A) un processus de cascade non-intermittente : d'une échelle donnée à une échelle deux fois plus petites, les tourbillons remplissent tout l'espace disponible de manière uniforme ; (B) un processus de cascade inhomogène monofractale : d'une échelle donnée à une échelle deux fois plus petites, un tourbillon conduit à trois tourbillons deux fois plus petits et à un tourbillon "mort". Dans ce cas, la cascade est caractérisée par une dimension fractale unique $D = 1,58$ (cf. A8) ; (C) un processus de cascade inhomogène multifractale reposant sur une généralisation du cas monofractal par introduction de tourbillons présentant une multiplicité de degrés d'intensité différents, chaque intensité étant caractérisée par une dimension fractale D_i (adapté de A4 et A7).

structure spatio-temporelle de l'écosystème pélagique, tant en termes de physique qu'en termes de biologie (Pascual *et al.*, 1995 ; Tsuda, 1995) [A1-A5, A7-A8, A10, A15-A16, A19].

Toutefois, avant d'aller plus loin, il convient de s'arrêter sur les ambiguïtés terminologiques associées de manière générale aux approches théoriques et/ou empiriques de la variabilité spatio-temporelle des structures et processus écologiques, mais aussi les implications terminologiques associées aux concepts de fractals et de multifractals.

5.3. Ambiguïtés et implications terminologiques

Si d'une manière générale, il existe dans la littérature écologique une ambiguïté certaine quant à l'emploi de terminologies telles que "variabilité" ou "hétérogénéité" [A12], le problème s'accroît encore dans le cadre de processus considérés dans le contexte fractals et/ou multifractals. En effet, on trouve dans la littérature que ce contexte théorique permet de caractériser tout à la fois la *variabilité*, l'*hétérogénéité*, les *fluctuations intermittentes*, la *distribution intermittente* ou encore la *complexité* d'un processus [A1, A2, A3, A5, A12]. Si le dénominateur commun à toutes ces terminologies semble être les concepts de *structure* ou d'*organisation* spatio-temporelle, il apparaît indispensable dans le cadre de ce travail, mais aussi dans un cadre écologique plus général, de lever toute ambiguïté terminologique, reconnue comme un des obstacles majeurs à tout progrès scientifique (Popper, 1999). Il convient de remarquer ici que la terminologie proposée ci-après n'a pas été utilisée dans les articles et manuscrits proposés dans le Volume II. En effet, elle représente le fruit des réflexions associées à l'écriture de ces articles, la présentation de nos résultats dans différents colloques nationaux ou internationaux et la confrontation de nos idées avec celles d'autres scientifiques. Dans ce cadre, l'introduction de cette terminologie nous est apparue comme un des éléments essentiels à l'unité et l'unification de ce travail. Nous nous proposons ainsi d'adopter la terminologie suivante, terminologie qui sera respectée dans l'intégralité du présent document :

- En écologie, la *variabilité* est définie comme correspondant aux différentes valeurs prises par un descripteur⁸ (Kolasa & Rollo, 1991). Dans ce cadre, elle sera caractérisée par des paramètres statistiques standards tels que variance, écart-type ou coefficient de variation.

⁸ Le recours au dictionnaire nous donne une définition similaire du terme "variabilité" : passage possible d'une quantité par différents états de grandeur (Littré, Dictionnaire de la Langue Française, Ed. Famont, 1976).

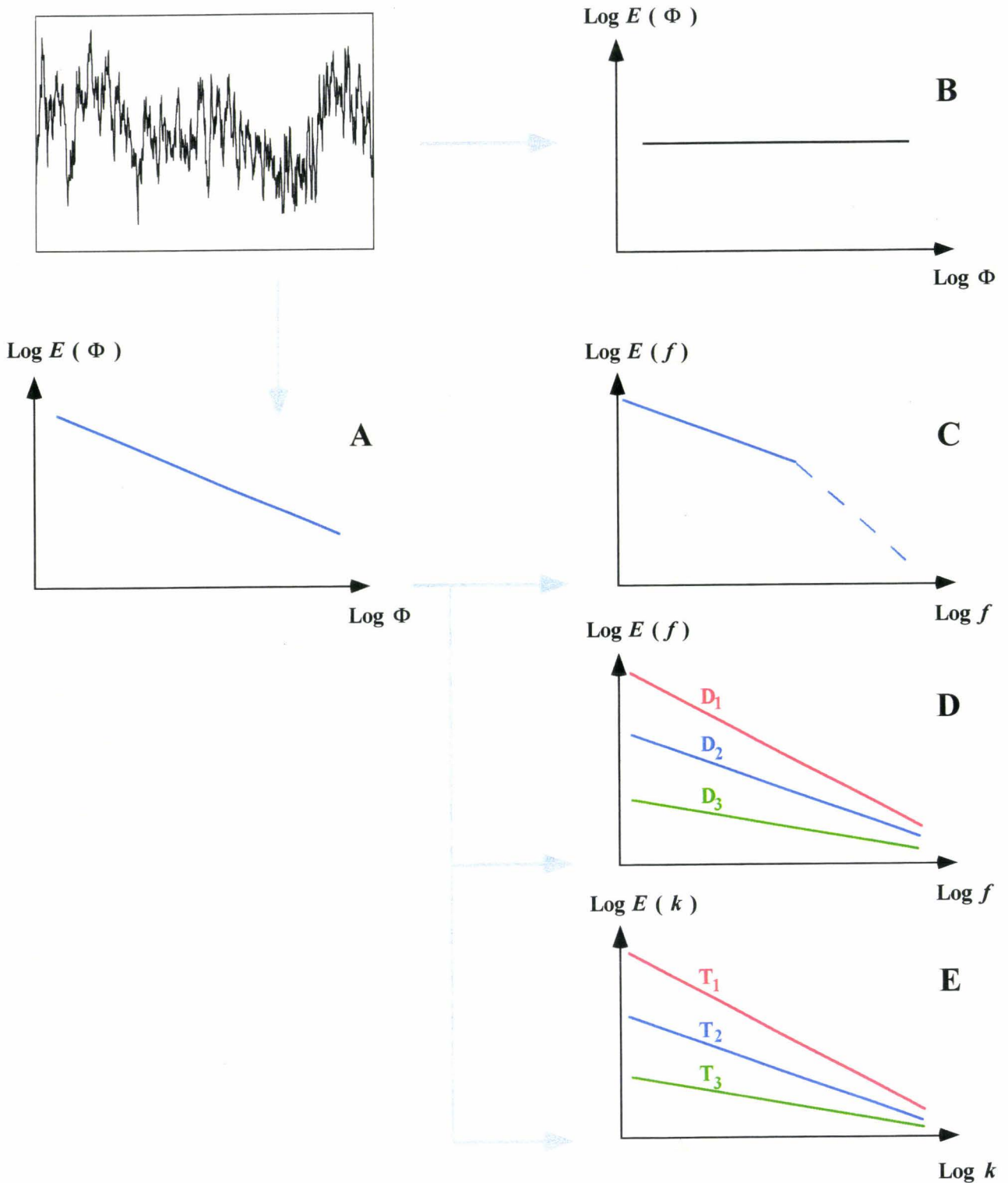


Figure 8. Illustration schématique des concepts d'homogénéité, d'inhomogénéité et d'hétérogénéité basée sur des spectres de variance théoriques $E(\Phi)$ [$E(\Phi)$ est la densité spectrale associée aux échelles spatiales ou temporelles Φ]. En premier lieu, un descripteur peut être inhomogène (A) ou non-inhomogène (B). Un descripteur inhomogène peut être homogène (A) ou hétérogène, en fonction des échelles spatiales ou temporelles considérées (C). Enfin, un descripteur inhomogène peut être hétérogène dans le temps ou dans l'espace, selon que ses propriétés inhomogènes varient dans l'espace Si (D) ou dans le temps T_i (E).

- Une nouvelle terminologie, l'*inhomogénéité*, a été introduite spécifiquement pour caractériser la variabilité d'un descripteur structuré dans le temps ou l'espace en terme d'invariance d'échelle (Fig. 8A), qu'elle soit caractérisée dans un contexte fractal ou multifractal [A12]. Ainsi, un descripteur ne présentant aucun comportement invariant d'échelle (Fig. 8B) ne sera caractérisé que par sa variabilité, *e.g.* sa variance. De plus, une invariance d'échelle étant par nature bornée dans le temps ou dans l'espace, une structure inhomogène peut être assimilée à une entité écologique structurelle [A12].
- En conséquence, l'*hétérogénéité* caractérisant une structure ou un processus composé de différentes entités (Kolasa & Rollo, 1991 [12], on qualifiera d'hétérogène un descripteur présentant une invariance d'échelle différente en fonction des échelles d'observation considérées, qu'elles soient spatiales ou temporelles (Fig. 8C), mais aussi une invariance d'échelle évoluant dans l'espace (Fig. 8D) ou le temps (Fig. 8E).

**Structure spatio-temporelle d'un
écosystème pélagique à fort
hydrodynamisme : exemple de la
Manche Orientale**

**Structure spatio-temporelle d'un
écosystème pélagique à fort
hydrodynamisme : exemple de la
Manche Orientale**

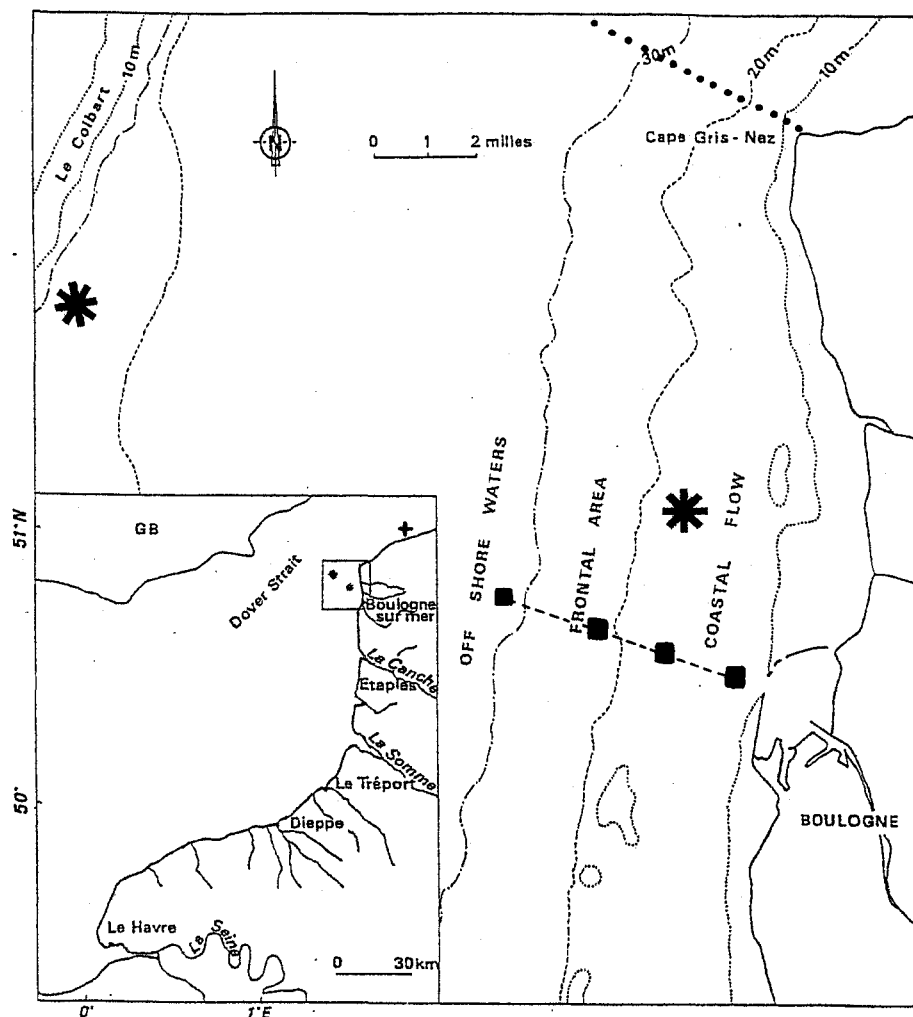


Figure 9. Zone d'étude et position des stations échantillonnées (i) sur une radiale réalisée dans le détroit du Pas-de-Calais (cercles noirs), (ii) sur une radiale en Manche Orientale dans le cadre de la campagne FRACTUR 6 (carrés noirs), (iii) à la côte et au large dans le cadre des campagnes FRACTUR 1 à 5 et PROTUR 1 à 3 (étoiles), et (iv) à la côte dans la Baie Sud de la Mer du Nord dans le cadre des campagnes RENORA 1 à 4 (croix).

6. STRUCTURE SPATIO-TEMPORELLE D'UN ECOSYSTEME PELAGIQUE A FORT HYDRODYNAMISME : EXEMPLE DE LA MANCHE ORIENTALE

6.1. Présentation du site

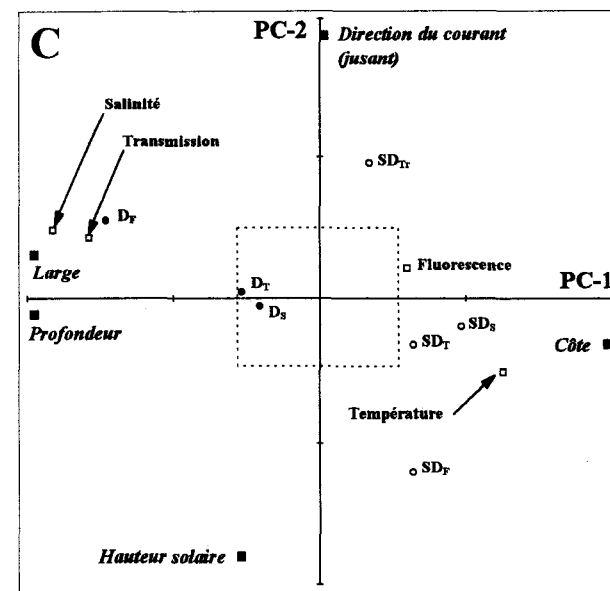
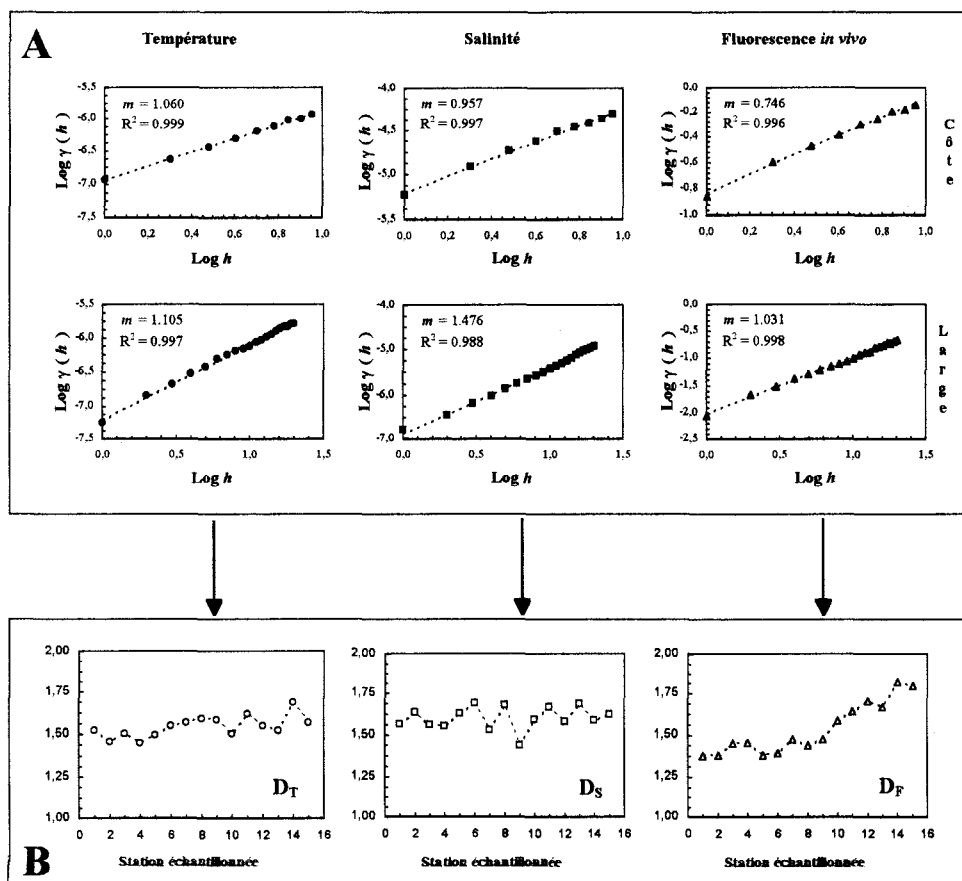
La Manche Orientale (Fig. 9) représente un modèle de mer mégatidale où l'on recense la majorité des éléments générateurs de turbulence (marée, vent). Dans ce système dominé par les processus hydrodynamiques, le marnage y est l'un des plus importants au monde : jusqu'à 9 mètres en marée de vives-eaux pour des fonds ne dépassant guère 50 mètres. Les courants instantanés induits par la marée sont alors très fort, de l'ordre de $120-150 \text{ cm.s}^{-1}$ en marée de vives-eaux (Anonyme, 1988) [A2, A10, A15, A19], et représentent la principale source de mélanges verticaux. Ceux-ci résultent des interactions entre les courants instantanés de marée et les fonds faibles, et sont responsables d'une *homogénéisation*⁹ verticale de la colonne d'eau, tant à la côte qu'au large. Dans ce contexte hydrodynamique où il existe un gradient prononcé de la côte vers le large de la bathymétrie, de nombreux paramètres hydrologiques (Brylinski *et al.*, 1984, 1991 ; Brylinski & Lagadeuc, 1988 ; Dupont *et al.*, 1991), de la biomasse phytoplanctonique (Brunet, 1994) et de la production associée (Lizon, 1997), nous nous sommes intéressés à la nature de la structure verticale et horizontale de la masse d'eau à l'échelle du cycle de marée comme du cycle mortes-eaux/vives-eaux (ME/VE) et ce à la côte comme au large.

6.2. Structure verticale

Dans ce paragraphe, du fait du peu de points disponibles (entre 20 et 100, à raison d'une donnée tous les 0,5 m), l'inhomogénéité des processus considérés a été caractérisée dans le cadre monofractal par des dimensions fractales calculées à partir de la pente de semivariogrammes empiriques en coordonnées logarithmiques [A3, A5, A9, A19].

Sur la base d'une radiale côte-large de 15 stations (*cf.* Fig. 9) échantillonnées 4 fois [A5], nous nous sommes ainsi intéressés à la structure spatio-temporelle de la distribution verticale des différentes masses d'eau en termes de moyennes, de variabilité (caractérisée par un coefficient de variation) et d'inhomogénéité (caractérisée par une dimension fractale) de paramètres comme la température, la salinité, la fluorescence *in vivo* (un estimateur de la biomasse phytoplanctonique) et la transmission lumineuse (un estimateur de la charge particulaire) échantillonnés à chaque station de la surface au fond.

⁹ Ici, "homogénéisation" est employé au sens "classique" du terme pour qualifier une absence de stratification verticale de la colonne d'eau.



◀ **Figure 10.** Les dimensions fractales D , estimées pour la température, la salinité et la fluorescence *in vivo*, à partir de la pente m des semivariogrammes empiriques en coordonnées logarithmiques (A) comme $D = (4 - m) / 2$ (cf. A3, A5, A19) ne présentent pas de tendance pour la température et la salinité alors qu'elles présentent clairement une tendance à l'augmentation de la côte vers le large pour la fluorescence, ici pour le transect 3 (B). Ces résultats sont généralisés à l'échelle de l'ensemble de notre échantillonnage (*i.e.* 4 transects, soient 60 profils par paramètres) par une Analyse Spatio-Temporelle (C), *i.e.* une analyse en composantes principales dont les variables principales sont les coordonnées spatio-temporelles de notre échantillonnage (carrés noirs; cf. texte) et les variables supplémentaires les moyennes (carrés blancs), écart-types (cercles blancs) et dimensions fractales (cercles noirs) calculés à partir des profils verticaux de la température, la salinité et la fluorescence. Ces variables sont positionnées dans le plan principal en fonction de leur corrélation avec les axes principaux. La carré central correspond au seuil de significativité à 5% (adapté d'après A5).

L'analyse des semivariogrammes¹⁰ en coordonnées logarithmiques (Fig. 10A) montre que la température, la salinité et la biomasse phytoplanctonique présentent une structure inhomogène sur toute la gamme d'échelles considérée, à la côte comme au large (Fig. 10A), et ce quelles que soient les conditions de marées considérées [A5]. Par contre, cette structure est absente dans le cas de la charge particulaire. Ceci suggère que les mêmes processus ou du moins des processus similaires, vraisemblablement associés au mélange induit par la marée, peuvent être considérés comme étant à l'origine de la structuration de paramètres tels que température, salinité et biomasse phytoplanctonique. Il en va toutefois tout autrement pour la teneur de la colonne d'eau en matière particulaire, dont les propriétés relèvent à la fois des propriétés physiques, chimiques et biologiques des particules d'origine biologique, qu'elles soient vivantes ou inertes, et minérales présentes dans la masse d'eau. Dans ce cadre, il semblerait que l'interaction entre les différents processus à l'origine de la distribution de la matière particulaire prennent le pas sur les processus de mélange responsables de la structure inhomogène mise en évidence pour la température, la salinité et la biomasse phytoplanctonique.

L'espace et le temps étant étroitement imbriqués dans notre échantillonnage, nous avons ensuite introduit les différentes coordonnées spatio-temporelles de notre échantillonnage (latitude, longitude, profondeur, direction du courant de marée et hauteur solaire) dans une analyse en composantes principales dans laquelle nous avons ajouté en tant que variables supplémentaires les paramètres relatifs à la moyenne, la variabilité et l'inhomogénéité verticale des paramètres physiques et biologiques¹¹. S'il apparaît que la moyenne verticale de ces paramètres se distribue dans le plan principal selon le gradient côte-large (salinité plus faible à

¹⁰ Cette analyse étant équivalente au calcul d'une fonction de structure d'ordre $q = 2$ [cf. relation (E1.3)].

¹¹ Ce type d'analyse a initialement été introduit par Ibanez (1973) sous le nom d'Analyse Spatio-Temporelle (AST).

la côte, température et biomasse phytoplanctonique plus faibles au large), il en va tout autrement en ce qui concerne leur variabilité et leur inhomogénéité verticales (Fig. 10C). Ainsi, la variabilité physique est exclusivement fonction du gradient côte-large (*i.e.* variabilité plus forte à la côte), alors que la variabilité de la biomasse phytoplanctonique et de la charge particulaire apparaît gérée par l'advection tidale (Fig. 10C). Enfin, les dimensions fractales de la température et de la salinité ne présentent aucune variation systématique, alors que la dimension fractale de la biomasse phytoplanctonique apparaît plus forte au large (*cf.* Fig. 10B) et en jusant (Fig. 10C). Cette dernière observation semble quelque peu paradoxale [A5]. En effet, la dimension fractale de la fluorescence étant plus élevée dans les eaux du large que dans les eaux côtières plus riches en phytoplancton, il serait *a priori* possible, sous l'hypothèse d'un contrôle de type "densité-dépendance", d'associer une diminution de la dimension fractale à une augmentation de la biomasse phytoplanctonique. Dans ce cadre, l'advection large-côte observée durant le flot (*e.g.* Lizon *et al.*, 1995) [A10] devrait conduire à une augmentation de cette dimension en flot plutôt qu'en jusant comme c'est le cas ici. Il semble donc que les différences de dimensions fractales observées entre les eaux côtières et les eaux du large et entre les conditions de flot et de jusant ne puissent être imputées uniquement à un effet quantitatif de type "densité-dépendance" mais plutôt à une interaction entre cet effet quantitatif et un effet beaucoup plus qualitatif associé aux différences de composition spécifique existant entre les assemblages phytoplanctoniques présents à la côte et au large [A5].

Ces résultats n'étant basé que sur une seule stratégie d'échantillonnage, nous avons cherché à les valider sur la base d'un échantillonnage d'une radiale côte-large de 4 stations (*cf.* Fig. 9) échantillonnées 13 jours différents (mission FRACTUR 6 ; *cf.* Annexe 1). Comme précédemment, nous avons analysé la structure spatio-temporelle de la distribution verticale de la température, salinité, fluorescence *in vivo* et transmission et les résultats fournis par l'AST (Fig. 11) sont en tout point comparables à ceux obtenus dans le cadre de l'échantillonnage précédent (*cf.* Fig. 10C).

La distribution verticale de paramètres physiques et biologiques présente une structure inhomogène ; la structure physique est homogène dans le temps et dans l'espace, alors que la structure biologique présente une hétérogénéité spatiale à l'échelle du gradient côte-large et une hétérogénéité temporelle à l'échelle du cycle de marée.

En outre, ces premiers résultats tendent à confirmer les concepts énoncés plus haut selon lesquels variabilité, inhomogénéité et hétérogénéité d'un processus sont trois concepts bien distincts apportant des niveaux d'informations complémentaires sur la structure d'un processus donné.

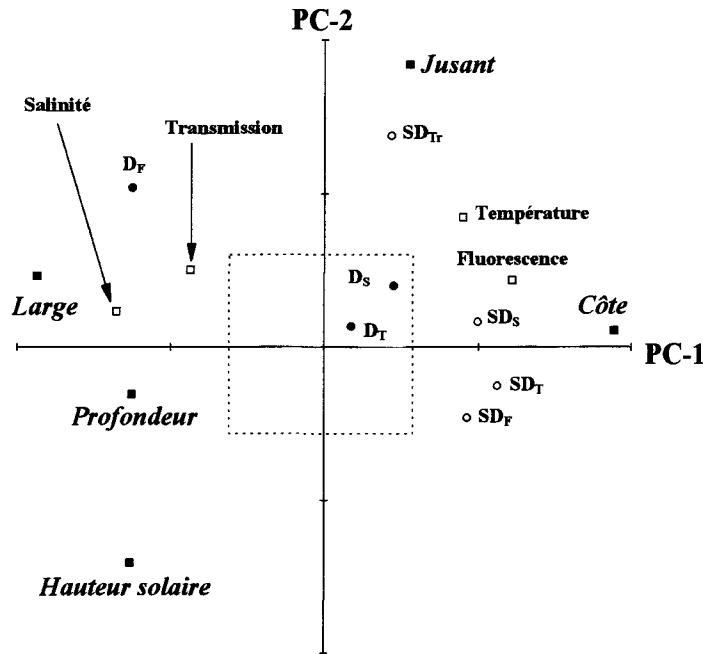


Figure 11. Analyse Spatio-Temporelle réalisée à partir des moyennes (carrés blancs), écart-types (cercles blancs) et dimensions fractales (cercles noirs) des distributions verticales des données de température, salinité et fluorescence *in vivo* de la mission FRACTUR 6. La transmission ne présente pas de comportement inhomogène, et n'a donc pu être caractérisée en termes de dimension fractale. Les coordonnées spatio-temporelles de l'échantillonnage sont identifiées par des carrés noirs.

Toutefois, la validation et la compréhension de cette structure spatio-temporelle nécessitent d'améliorer la résolution de notre échantillonnage, essentiellement d'un point de vue temporel. Nous avons donc analysé la structure verticale de ces mêmes paramètres (*i.e.* température, salinité fluorescence *in vivo* et transmission), mais enregistrés au point fixe à la côte comme au large (*cf.* Fig. 9) sur la base d'un échantillon toutes les demi-heure ou toutes les heures pendant au moins un cycle de marée, à différents moments du cycle mortes-eaux / vives-eaux (missions FRACTUR 1, 2_c, 2_l et 5, et PROTUR 1, 2 et 3 ; *cf.* Annexe 1). Comme précédemment, la transmission de la lumière ne présente pas d'organisation inhomogène [A19], alors que l'inhomogénéité des distributions verticales de la température, de la salinité et de la fluorescence a pu être quantifiée comme précédemment sur la base de dimensions fractales estimées à partir de semivariogrammes empiriques. L'analyse de ces dimensions fractales nous a ensuite permis de confirmer et de compléter les observations précédentes, et en particulier

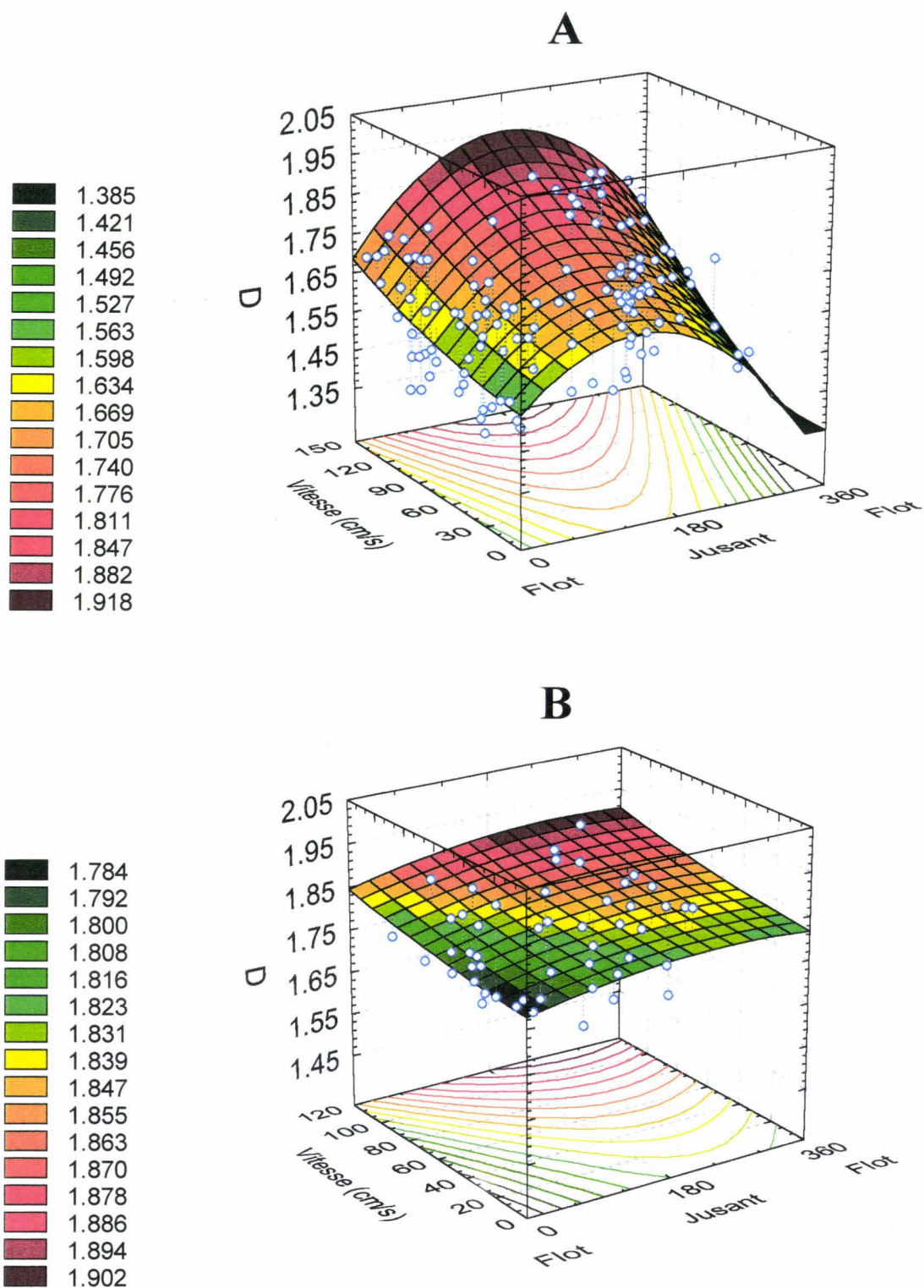


Figure 12. Evolution de la dimension fractale D de la fluorescence *in vivo* (cercles) en fonction de la vitesse ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$) et de la direction (degré) du courant de marée, à la côte (**A**) comme au large (**B**). La surface colorée représente la meilleure interpolation du nuage de points pour des vitesses de courant allant de 0 à $150 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (à la côte) et 0 à $150 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (au large) et des directions allant de 0 à 360 degrés.

d'apporter un éclairage nouveau sur l'aspect *a priori* paradoxal de la distribution spatio-temporelle de la dimension fractale de la biomasse phytoplanctonique.

Ainsi, si l'absence de différence significative entre les dimensions fractales de la température et de la salinité [A19] permet de confirmer l'homogénéité spatio-temporelle de la structure invariante d'échelle de la colonne d'eau en terme de physique, il en va tout autrement en ce qui concerne sa structure biologique. En effet, la dimension fractale de la biomasse phytoplanctonique est, comme nous l'avons mis en évidence ci-avant, systématiquement plus élevée au large qu'à la côte [A19] ; ce sont précisément ces différences de structure entre la côte et le large qui sont les plus informatives. Ainsi, à la côte, la dimension fractale de la biomasse phytoplanctonique augmente avec la vitesse du courant, que ce soit à l'échelle du cycle de marée comme à celle du cycle ME/VE [A19] et est maximale en jusant (Fig. 12A). Cette dépendance à l'advection tidale est par contre beaucoup plus faible au large, où l'augmentation de la dimension fractale associée à la vitesse du courant est beaucoup moins marquée qu'à la côte (Fig. 12B) [A19]. Enfin, nous avons montré qu'il existait une corrélation négative significative entre la biomasse phytoplanctonique et sa dimension fractale (Fig. 13).

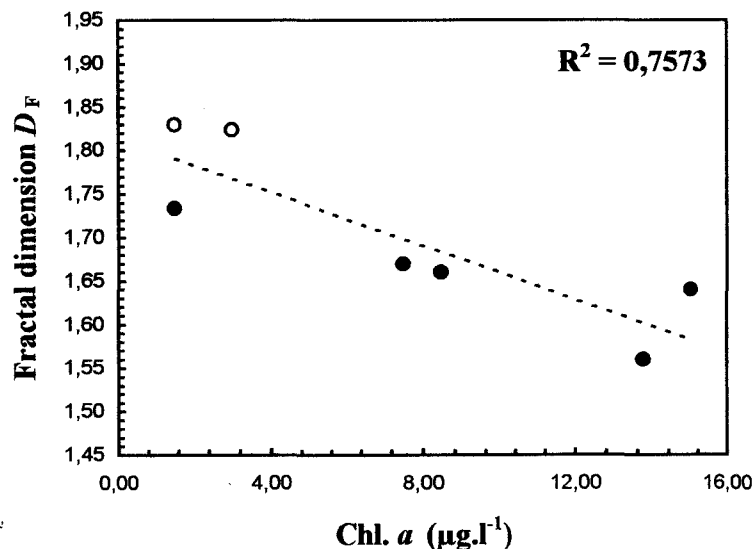


Figure 13. Corrélation entre les dimensions fractales de la fluorescence *in vivo* et la concentration en chlorophylle *a*, moyennées sur la durée totale de l'échantillonnage pour les campagnes d'échantillonnage à la côte (cercles noirs) et au large (cercles blancs).

Cette observation est par ailleurs en accord avec l'augmentation systématique de cette dimension en jusant. Ceci suggère une "densité-dépendance" de l'inhomogénéité de la biomasse phytoplanctonique en rapport avec les fluctuations de l'abondance phytoplanctonique à l'échelle du cycle de marée, du cycle ME/VE et à l'échelle saisonnière, et ce à la côte comme

au large. Toutefois, la dimension fractale de la biomasse chlorophyllienne est systématiquement plus élevée à la côte qu'au large, et ce quelle que soit la concentration de phytoplancton dans la colonne d'eau [A19]. Les différences observées entre la côte et le large en terme de dimensions fractales ne peuvent donc raisonnablement pas être imputées à un quelconque effet quantitatif de type "densité-dépendance", mais plutôt à un effet qualitatif associée à la composition spécifique des assemblages phytoplanctoniques, très différente à la côte et au large (Delignières *et al.*, 1996 ; Truffier *et al.*, 1997). En outre, ces résultats confirment et généralisent les résultats obtenus ci-avant à l'échelle du cycle de marée.

D'un point de vue purement temporel, il est finalement possible, à la côte comme au large, de considérer que la structure verticale de la masse d'eau présente d'une part une homogénéité physique, et d'autre part une hétérogénéité biologique à l'échelle (i) du cycle de marée, (ii) du cycle ME/VE et (iii) à l'échelle annuelle.

Toutefois, si la structure verticale de la masse d'eau apparaît être une composante essentielle dans la compréhension du fonctionnement de cet écosystème côtier (Lizon *et al.*, 1995 ; Lizon & Lagadeuc, 1998), une connaissance précise de la structure horizontale (*i.e.* latitudinale) revêt également un intérêt tout particulier. En effet, de part les apports d'eau douce échelonnés de la Baie de Seine au Cap Griz-Nez, les courants de marée parallèles à la côte et les processus d'advection côte-large, cette structure horizontale est susceptible de fournir des informations qualitatives et quantitatives quant à la nature spatio-temporelle de processus tels que l'intégration progressive des eaux douces dans les eaux marines et/ou celle des eaux côtières dans les eaux du large en jusant et réciproquement en flot.

6.3. Structure horizontale

6.3.1. Approche multi-échelle à basse fréquence

Sur la base des échantillonnages précédents, nous nous sommes focalisés sur la structure de la distribution horizontale de la température, la salinité et la fluorescence *in vivo*, et ce tous les 0,5 m, de la surface au fond, selon une démarche similaire à [A3]. Toutefois, pour des raisons de fiabilités statistiques dans l'estimation des semivariogrammes empiriques et des dimensions fractales qui en découlent [A3, A5], nous n'avons considéré que les séries de données contenant plus de 20 points (missions FRACTUR 1 et 5, et PROTUR 2 et 3 ; *cf.* Annexe

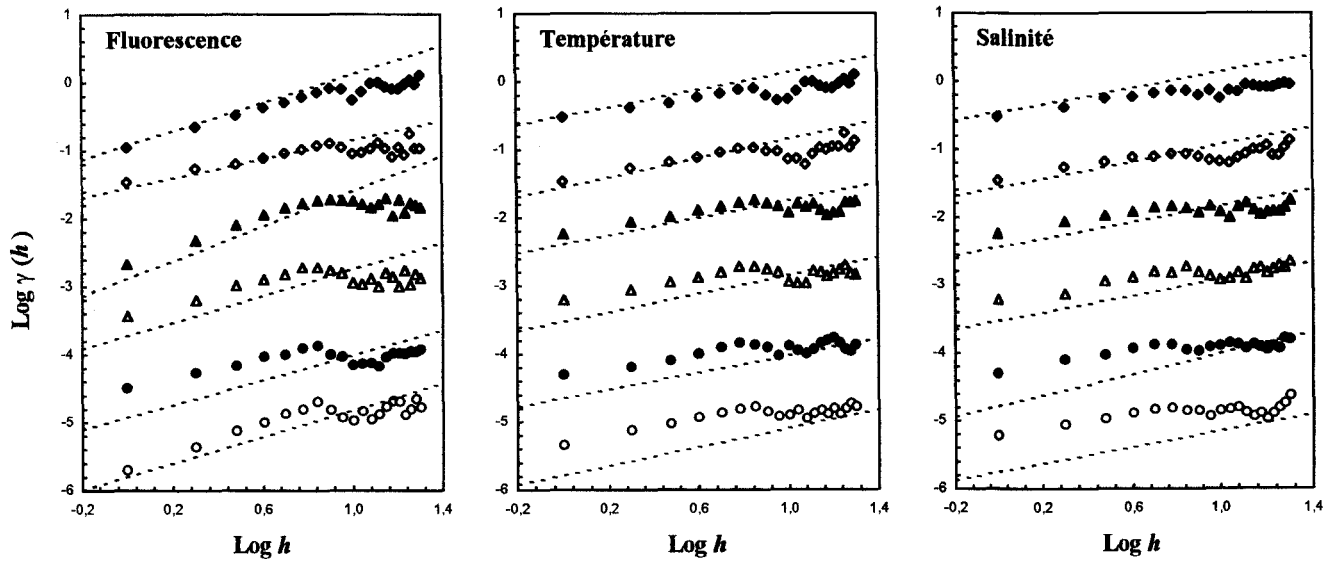


Figure 14. Semivariogrammes empiriques des données de fluorescence *in vivo*, de la température et de la salinité enregistrées simultanément dans le cadre de la campagne FRACTUR 1, en coordonnées logarithmiques. La gamme d'échelle sur laquelle les paramètres physiques et biologiques sont invariants d'échelle (*i.e.* inhomogènes) est constante de la surface au fond (*i.e.* de haut en bas : 2, 5, 8, 11, 14 et 17 m).

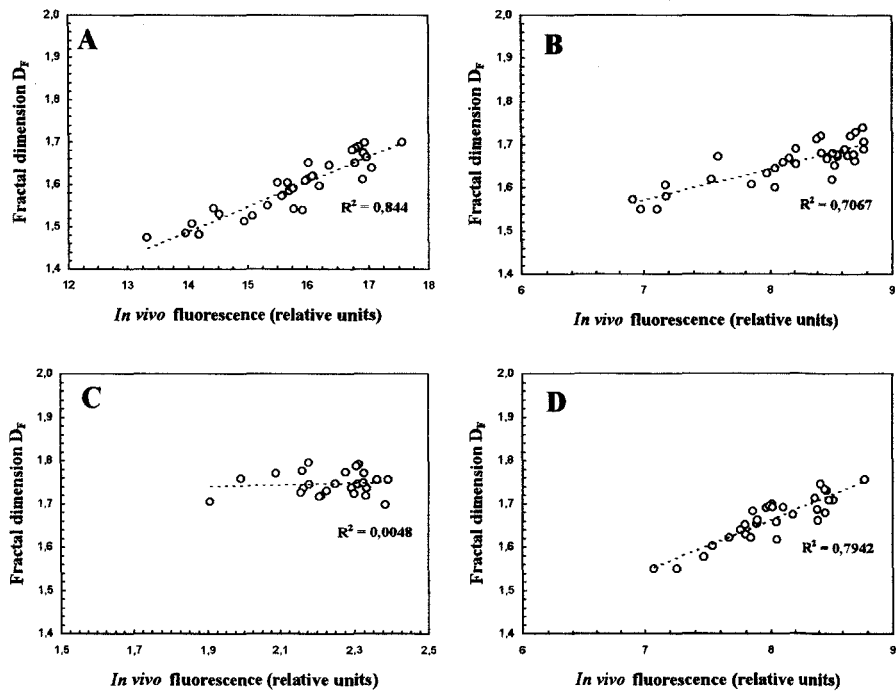


Figure 15. Dimensions fractales D_F de la fluorescence représentées en fonction de la fluorescence *in vivo* (considérée ici comme un estimateur de la biomasse phytoplanctonique) pour les campagnes FRACTUR 1 (A) et 5 (B), et PROTUR 2 (C) et 3 (D).

1). De plus, les données de la mission PROTUR 1 n'ont pas été prise en compte dans la mesure où la réponse physiologique associée à une forte photoinhibition de la fluorescence *in vivo* dans les couches de surface (Lizon *et al.*, 1995) ne pouvait que biaiser une démarche visant à caractériser la distribution de la biomasse phytoplanctonique.

Ainsi, les séries temporelles de température, salinité et fluorescence présentent une structure inhomogène pour des échelles temporelles allant de 1 à 6-7 heures—ou, en utilisant la théorie de la “turbulence gelée de Taylor”, pour des échelles spatiales comprises entre 2 et 14 km—et ce quelle que soit la profondeur et la base de données considérée (Fig. 14). Les pentes des semivariogrammes des séries de température et de salinité ne présentent aucune différences significatives de la surface au fond (analyse de covariance, $p > 0.05$; Zar, 1996) quelle que soit la base de données considérée. Par contre, il existe des différences significatives entre les pentes des semivariogrammes des séries de fluorescence *in vivo* ($p < 0.05$) pour toutes les bases de données exceptée la campagne PROTUR 2. Ainsi, les pentes des semivariogrammes des campagnes FRACTUR 1 et 5, et PROTUR 3 présentent une corrélation positive significative avec la biomasse phytoplanctonique (ρ de Spearman, $p < 0.05$; Fig. 15). La dépendance d'échelle de la structure horizontale de la biomasse phytoplanctonique est donc d'autant plus élevée que la biomasse est forte. De plus, une seule de nos campagnes (PROTUR 2) n'a pas révélé de différence significative entre les distributions verticales des dimensions fractales des 3 paramètres considérés (test de Kruskal-Wallis, $p > 0.05$), alors que dans les trois autres (FRACTUR 1 et 5, et PROTUR 3) la dimension fractale de la fluorescence *in vivo* (tests de Kruskal-Wallis et de Dunn, $p < 0.05$; Zar, 1996) est significativement inférieure à celle de la température et de la salinité (Fig. 16).

La distribution horizontale de paramètres physiques et biologique présente une structure inhomogène, cette structure étant respectivement distribuée de manière homogène et hétérogène à l'échelle de la colonne d'eau ; l'hétérogénéité de la structure biologique est associée à la variabilité de la distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique.

Par ailleurs, la comparaison des 4 campagnes n'a montré aucune différence significative entre les dimensions fractales de la température et de la salinité ($p > 0.05$). Les dimensions fractales de la fluorescence *in vivo* présentent par contre des différences significatives ($p < 0.05$). Ainsi, les dimensions fractales associées aux campagnes PROTUR 3 et FRACTUR 5

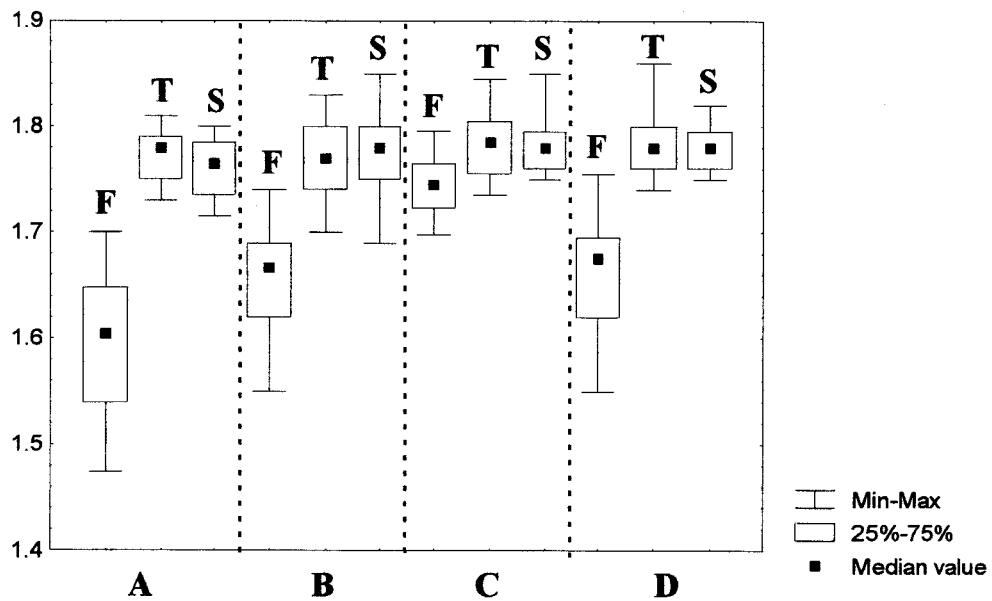


Figure 16. Boîtes de dispersion (médiane au centre de la boîte, limitée par le premier et le troisième quartile ; les barres verticales font référence aux valeurs maximale et minimale de la distribution) des dimensions fractales de la température, de la salinité et de la fluorescence *in vivo* pour les campagnes FRACTUR 1 (A) et 5 (B), et PROTUR 2 (C) et 3 (D).

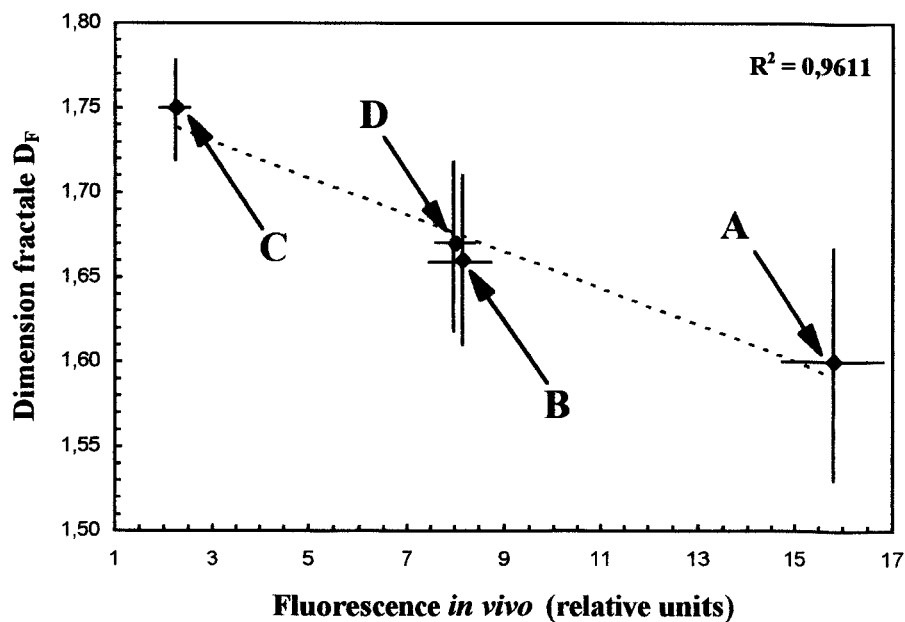


Figure 17. Régression linéaire entre les valeurs moyennes des dimensions fractales D_F de la fluorescence et les valeurs moyennes de la fluorescence pour les campagnes FRACTUR 1 (A) et 5 (B), et PROTUR 2 (C) et 3 (D) (les barres verticales et horizontales représentent, pour chaque distribution, les valeurs moyennes majorées et minorées par leurs écart-types).

ne sont pas significativement différentes, mais sont respectivement supérieures et inférieures à celle estimées lors des missions FRACTUR 1 et PROTUR 2 (test de Dunn, $p < 0.05$). De plus, ces différences de structure semblent pouvoir être mises directement en rapport avec un effet “densité-dépendance”, de part la corrélation négative significative entre les dimensions fractales et la biomasse phytoplanctonique moyenne échantillonnée lors de chacune des 4 campagnes considérées (Fig. 17).

L'inhomogénéité de la distribution horizontale de paramètres physiques et biologique présente respectivement une homogénéité et une hétérogénéité temporelle ; l'hétérogénéité de la structure biologique est associée à la variabilité saisonnière de l'abondance phytoplanctonique.

Enfin, dans le but de mettre en évidence une éventuelle anisotropie dans la structuration inhomogène de la masse d'eau considérée, nous avons comparé les dimensions fractales obtenues à partir des distributions verticales et horizontales de la température, la salinité et la biomasse phytoplanctonique. Toutefois, cette comparaison n'a porté que sur les données provenant de campagnes pour lesquelles nous avons pu examiner à la fois les structures verticale et horizontale de la masse d'eau (*i.e.* FRACTUR 1 et 5, et PROTUR 2 et 3). Il apparaît ainsi que les dimensions fractales obtenues à partir des distributions verticales de la température, la salinité et la biomasse phytoplanctonique sont systématiquement inférieures à celles obtenues suivant la dimension latitudinale de la masse d'eau (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, $p < 0.05$; Fig. 18).

*Ainsi, en Manche Orientale la masse d'eau présente une structure inhomogène différente dans sa dimension verticale et dans sa dimension latitudinale. Il existe donc une **anisotropie** de la structure inhomogène de la masse d'eau, tant en terme de physique qu'en terme de biologie.*

Si ces résultats confirment et généralisent les observations reportées au paragraphe 6.2, ils peuvent être envisagés sous un angle sensiblement différent en les comparant avec ceux obtenus à une même résolution temporelle (1 h) dans un milieu très différent, tant en terme d'hydrologie que d'hydrodynamisme : la Baie des Chaleurs (Québec, Canada) [A3]. Ainsi, si en Manche Orientale la gamme d'échelle sur laquelle se manifeste l'invariance d'échelle des

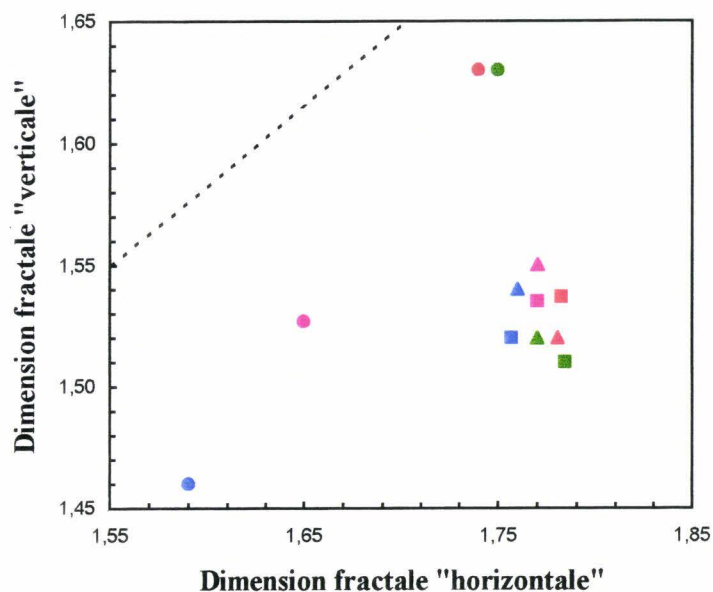


Figure 18. Valeurs moyennes des dimensions fractales de la température (carrés), la salinité (triangles) et la fluorescence *in vivo* (cercles) caractérisant la structure horizontale et verticale de la masse d'eau lors des campagnes FRACTUR 1 (bleu) et 5 (rose), et PROTUR 2 (vert) et 3 (rouge). La ligne en pointillés représente la première bissectrice.

paramètres physiques et biologiques (Fig. 14) [A5, A19] est constante de la surface au fond (Fig. 14), en Baie des Chaleurs, l'amplitude de cette invariance d'échelle décroît avec la profondeur et semble être associée à la structure (*i.e.* direction et intensité) de la circulation résiduelle que ce soit à l'intérieur de la Baie (Fig. 19A) comme à proximité de son embouchure (Fig. 19B) [A3]. Ces ruptures d'échelles suggèrent l'existence d'une zone de transition entre différents niveaux d'organisation d'un même système—ou entre deux systèmes d'organisation différents—et de fait, représentent une information au moins aussi importante que la valeur même des pentes des semivariogrammes empiriques, et des dimensions fractales qui en découlent (Frontier, 1987) [A3, A7].

Par ailleurs, les dimensions fractales de la température, de la salinité et de la biomasse phytoplanctonique présentent des distributions verticales très spécifiques (Fig. 20). Ainsi, à Caplan, station située à l'intérieur de la Baie, la distribution verticale des dimensions fractales des 3 paramètres considérés est similaire à celle du nombre de Richardson¹², Ri , les dimensions les plus élevées étant associées à des valeurs élevées de Ri , et inversement (Fig. 20).

¹² Le nombre de Richardson permet d'estimer la stabilité dynamique de la colonne d'eau comme le rapport entre les effets stabilisants et déstabilisants des gradients de densité et de vitesse.

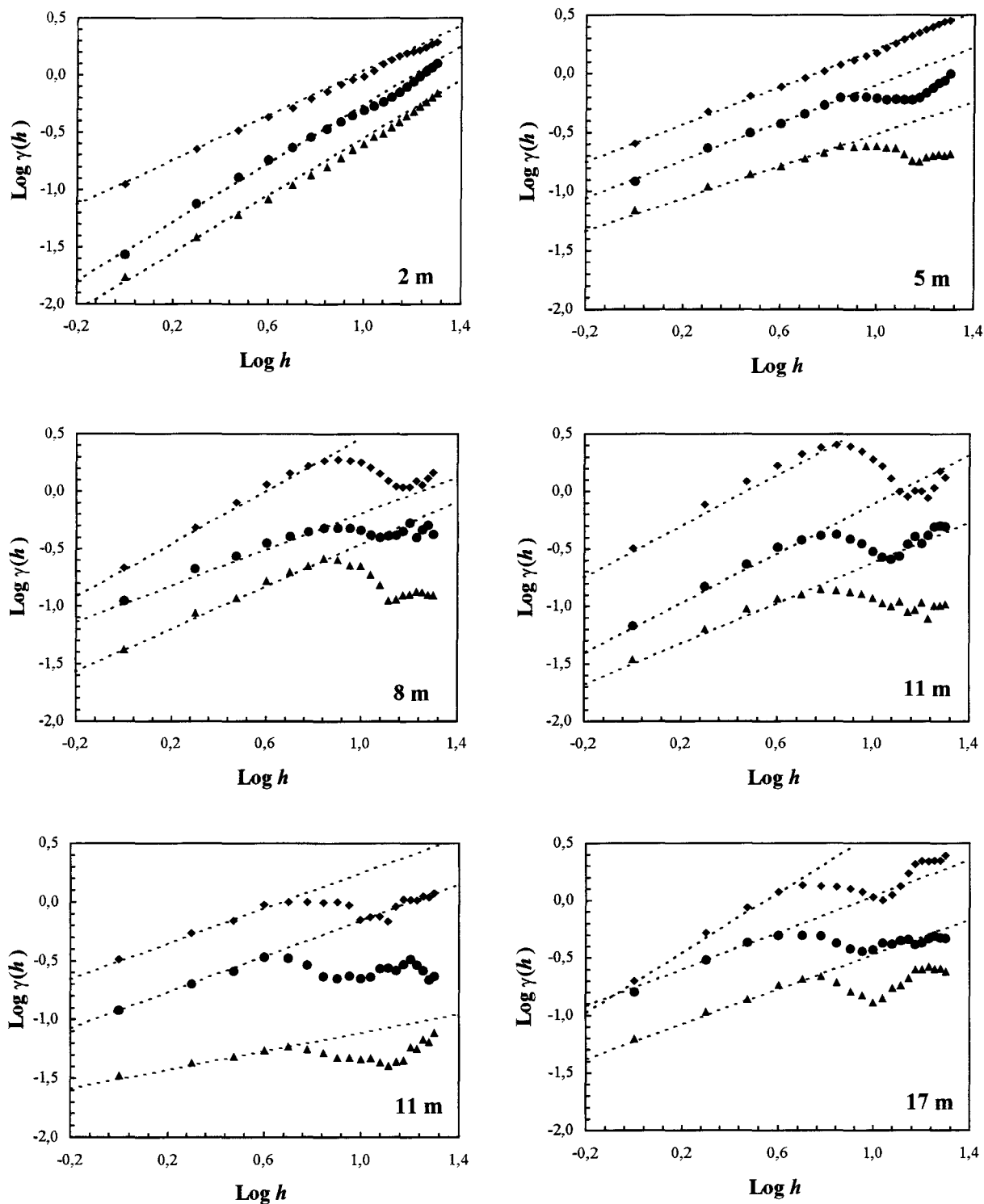


Figure 19A. Semivariogrammes empiriques des données de fluorescence *in vivo* (losanges), de la température (carrés) et de la salinité (triangles) enregistrées à l'intérieur de la Baie des Chaleurs, en coordonnées logarithmiques. La gamme d'échelle sur laquelle les paramètres physiques et biologiques sont invariants d'échelle (*i.e.* inhomogènes) décroît avec la profondeur (d'après A3).

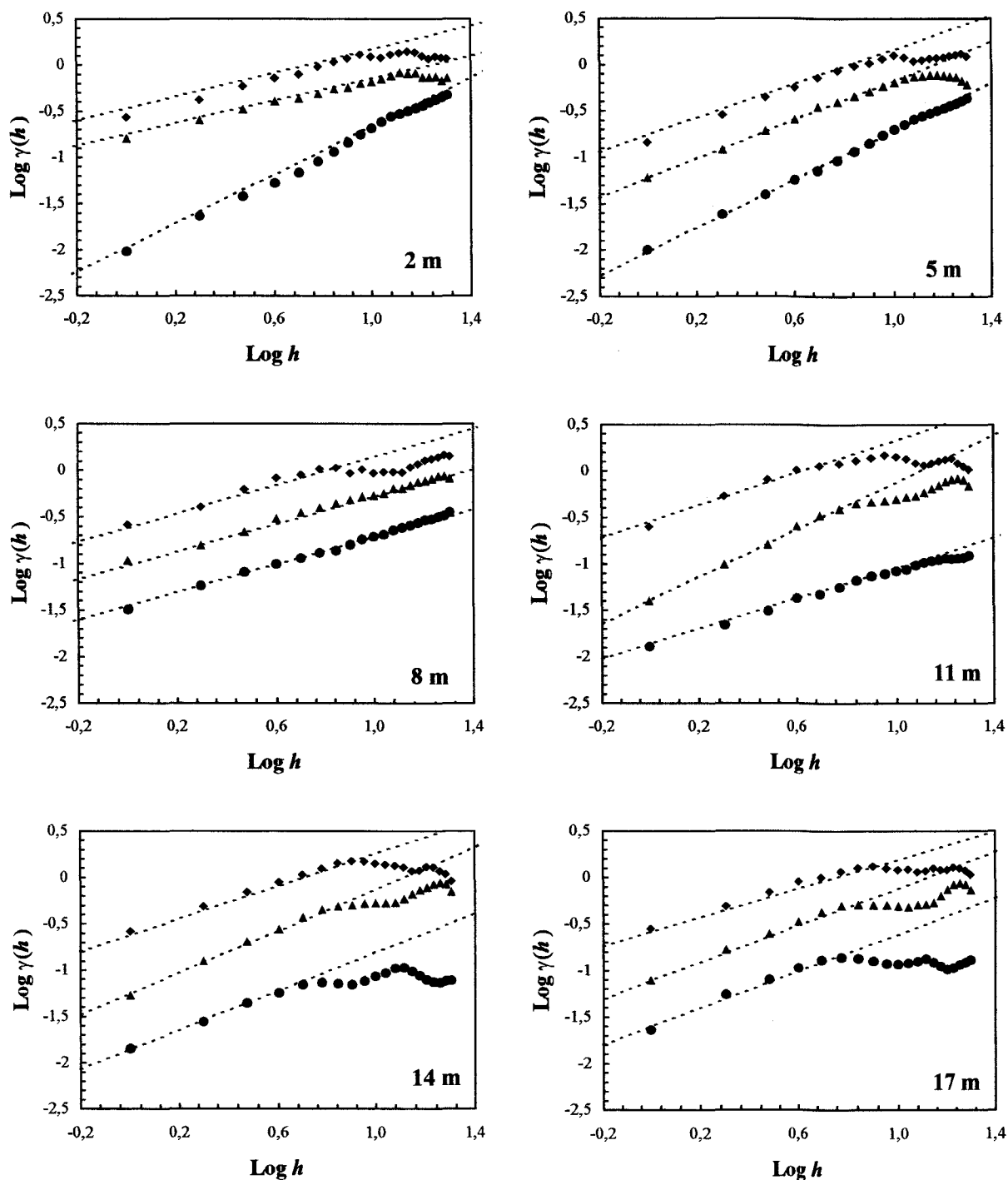


Figure 19B. Semivariogrammes empiriques des données de fluorescence *in vivo* (losanges), de la température (carrés) et de la salinité (triangles) enregistrées à l'embouchure de la Baie des Chaleurs, en coordonnées logarithmiques. La gamme d'échelle sur laquelle les paramètres physiques et biologiques sont invariants d'échelle (*i.e.* inhomogènes) décroît avec la profondeur (d'après A3).

L'inhomogénéité- (*i.e.* la dépendance d'échelle) des paramètres physique comme biologiques est donc plus faible (*i.e.* dimension fractale forte) dans une masse d'eau stable (*i.e.* Ri élevé). Si globalement, l'inhomogénéité de ces paramètres est associée à la stabilité dynamique de la colonne d'eau, elle ne semble par contre pas influencée par l'alternance stratification/destratification observée lors de cet échantillonnage suite à un fort coup de vent. En effet, les structures inhomogènes mises en évidence dans ces deux situations ne peuvent être différenciées (Fig. 21) à une profondeur donnée [A3]. Ces deux situations diffèrent également par la nature du forçage physique, la marée lorsque la colonne d'eau est stratifié et le vent lors de la destratification. Ceci suggère donc que deux sources de turbulence de nature et d'intensités différentes [A3] produisent les mêmes effets sur la structure inhomogène de la colonne d'eau. A Grande-Rivière, station située à proximité de l'embouchure de la Baie, où l'hydrodynamisme est 2 à 3 fois moins fort qu'à Caplan, la distribution verticale des dimensions fractales de la température ne diffèrent pas des observations effectuées à Caplan (Fig. 20B). Par contre, celles de la salinité et de la biomasse phytoplanctonique présentent des structures très spécifiques associées respectivement à des interactions entre masses d'eau différentes et à une expression de l'activité biologique dans des conditions hydrodynamiques plus faibles qu'à Caplan [A3].

La structure verticale de l'inhomogénéité horizontale d'une masse d'eau côtière dépend donc intimement de la nature de ses structures hydrologique et hydrodynamique. Ainsi, en Manche Orientale on parlera d'homogénéité et d'hétérogénéité verticale en terme de physique et de biologie, et d'hétérogénéité verticale en terme de physique comme en terme de biologie en Baie des Chaleurs.

Toutefois, la résolution temporelle de ces échantillonnages et le peu de points qui en résultent posent un certain nombre de problèmes, tant conceptuels que pratiques. Ainsi, la résolution de l'échantillonnage (1 mesure.h⁻¹) ne nous permettait pas d'accéder aux processus se déroulant aux plus petites échelles, échelles pourtant particulièrement significantes pour des organismes comme le phytoplancton et le zooplancton qui constituent la clé de voûte de l'écosystème pélagique. De même, le nombre de points disponibles (entre 20 et 47 ; *cf.* Annexe 1) ne nous autorisait pas une caractérisation précise (*i.e.* en terme de multifractals) de la variabilité observée, et ce quelle que soient les échelles. L'étude de cette structure nécessitait donc d'améliorer la définition de l'échantillonnage.

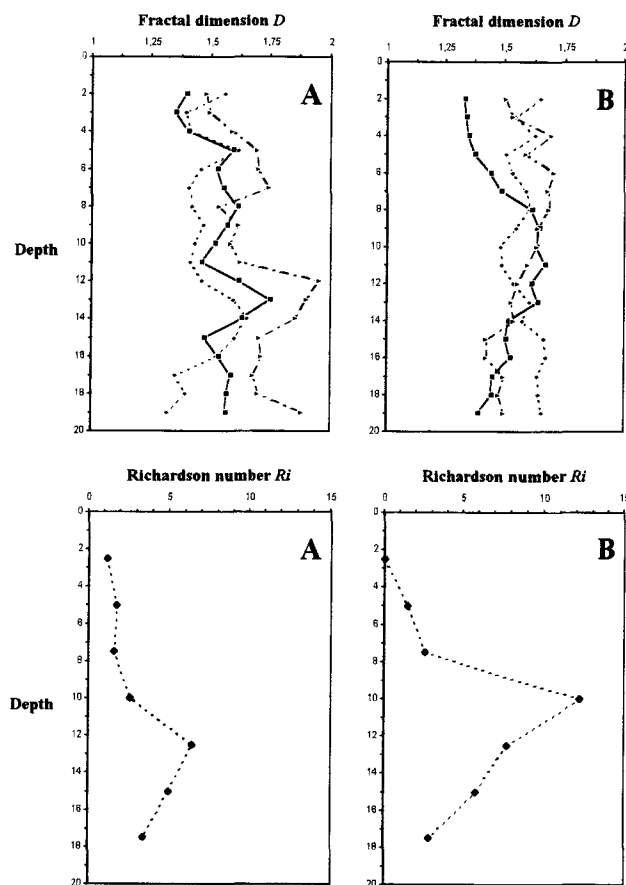


Figure 20. Distribution verticale des dimensions fractales de la température (carrés), de la salinité (triangles) et de la fluorescence *in vivo* (losanges) et du nombre de Richardson Ri , à Caplan (A) et à Grande-Rivière (B) (d'après A3).

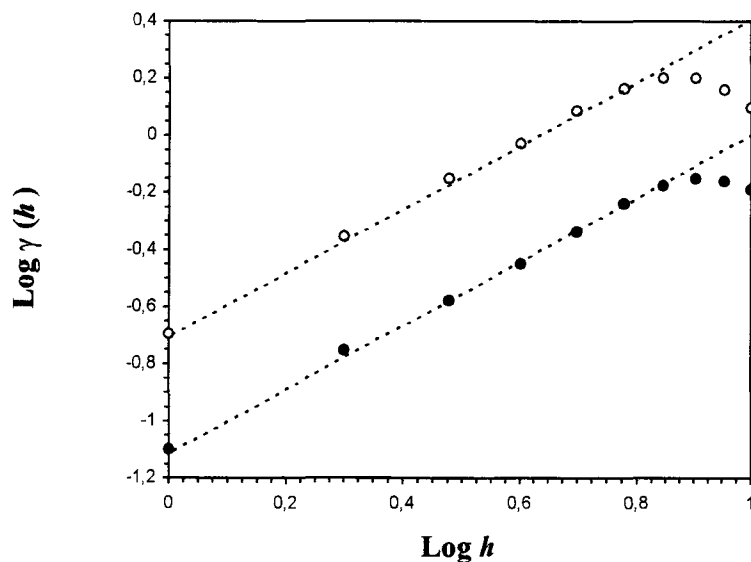


Figure 21. Comparaisons entre les semivariogrammes empiriques (coordonnées logarithmiques) obtenus avant (cercles blancs) et après (cercles noirs) une destratification de la colonne d'eau suite à un fort coup de vent (d'après A3).

6.3.2. Approche multi-échelle à haute fréquence

Nous nous sommes ainsi intéressés à des séries temporelles de température, salinité et fluorescence *in vivo* enregistrées à haute fréquence (1 à 2 Hz) au point fixe à une seule profondeur à la côte comme au large (*cf.* Fig. 9), en marées de mortes-eaux et de vives-eaux, entre juin 1991 et avril 1998 (missions RENORA 1, 2, 3 et 4 et FRACTUR 1, 2, 3 et 4 ; *cf.* Annexe 1).

6.3.2.1. Structure physique

La structure physique, exprimée en terme de température et de salinité, présente un seul comportement inhomogène, à la côte comme au large, et ce pour toutes la gamme d'échelles considérées (Fig. 22 ; Tab. 1), sauf dans une seule de nos campagnes où il est

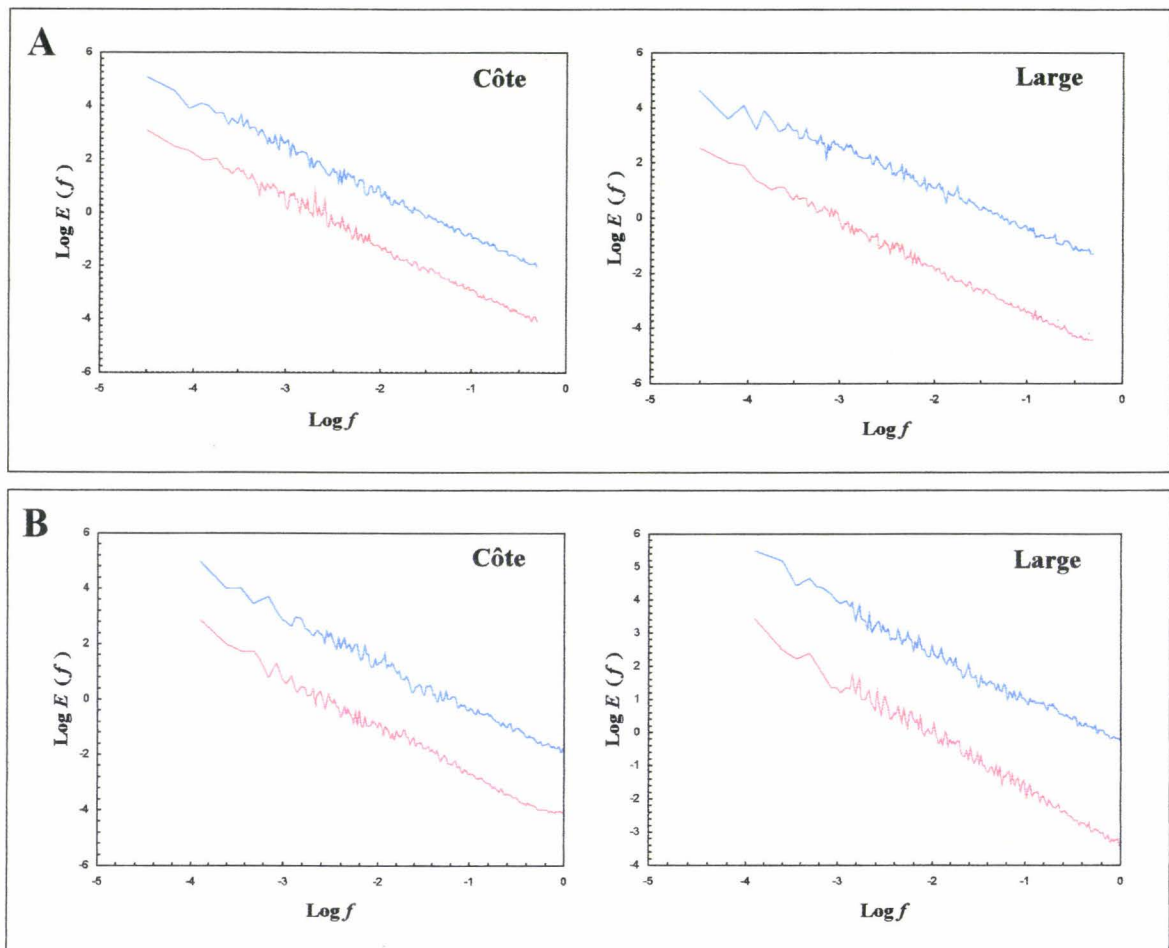


Figure 22. Spectre de variance $E(f)$ (f est une fréquence, Hz) de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) en coordonnées logarithmiques pour les campagnes FRACTUR 2 (A) et 3 (B), à la côte et au large. La température et la salinité sont invariantes d'échelle (*i.e.* inhomogènes) sur toute la gamme d'échelles considérée.

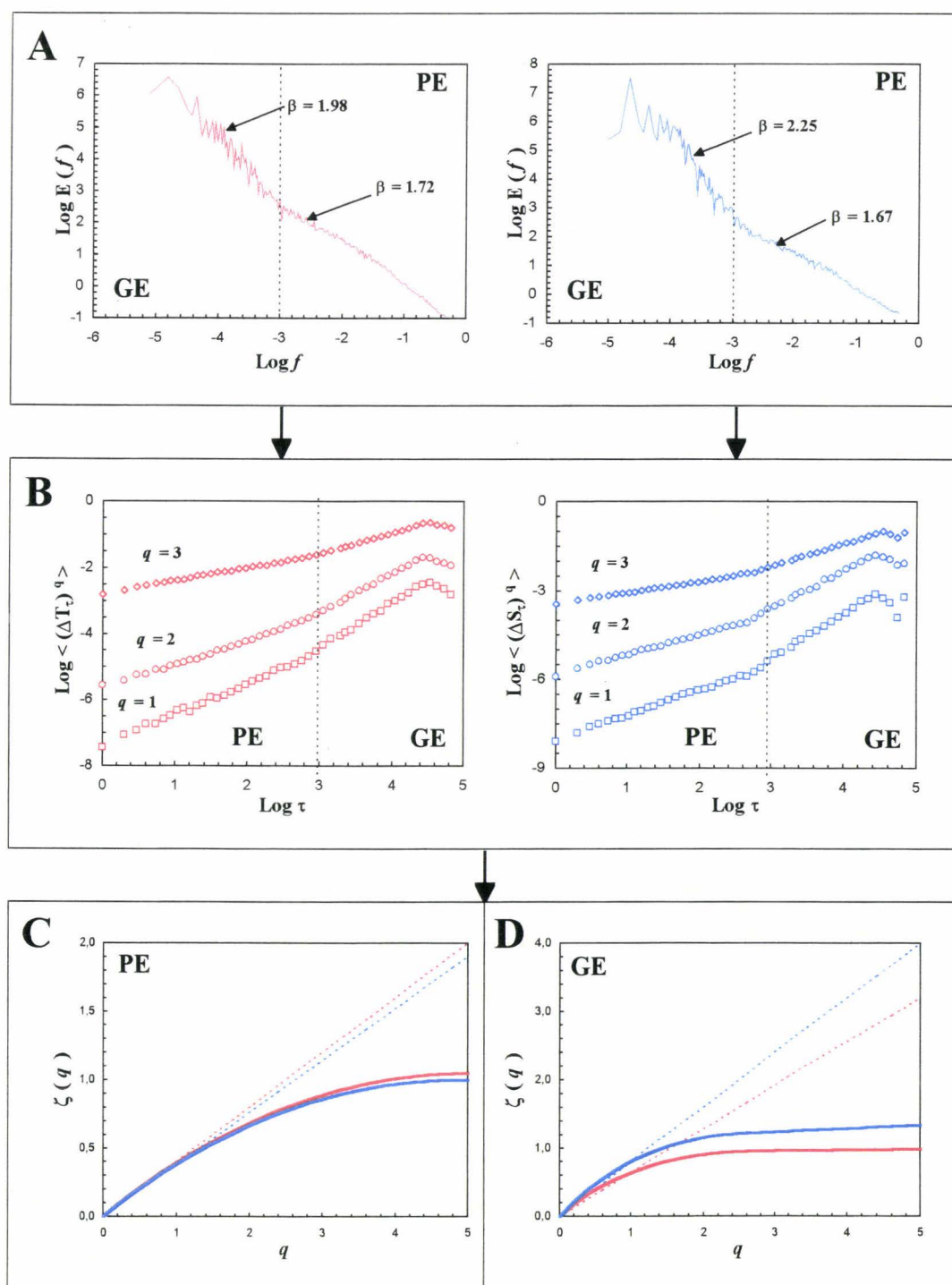


Figure 23. Hétérogénéité de la structure inhomogène de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) mise en évidence dans les eaux côtières pour la campagne FRACTUR 1 à partir d'une analyse spectrale (A) comme de sa généralisation statistique par les fonctions de structure (B). La rupture entre les inhomogénéités observées aux petites échelles (PE) et aux grandes échelles (GE) se produit pour une échelle temporelle de 1000 secondes, soit 540 mètres (*cf.* texte). Les comportements multifractals [*i.e.* non-linéarité des exposants $\zeta(q)$; *cf.* Encadré 1] de la température et de la salinité sont très proches pour les petites échelles (C), mais divergent clairement pour les grandes échelles (D). Les courbes multifractales sont comparées aux droites théoriques (C, D, en pointillés) attendues dans le cas monofractal où $\zeta(q) = qH$ (d'après A7).

possible d'observer deux comportements invariants d'échelle (FRACTUR 1 ; Fig. 23). Dans ce cas particulier, il existe une transition entre deux régimes d'échelles pour lesquels température et salinité présentent une structure inhomogène [A7]. Ainsi, pour des échelles comprises entre 1 et 1000 s (soit entre 0,5 et 540 m), les pentes β des spectres de température et de salinité ne sont pas significativement différentes de l'exposant spectral théorique $\beta = 5/3$ ($p > 0.05$) caractéristique d'un scalaire purement passif advecté par une turbulence tridimensionnelle pleinement développée (Obukhov, 1949 ; Corrsin, 1951 ; cf. Fig. 2). Toutefois, dans le cadre d'une généralisation (multifractale) à des moments d'ordre q (Fig. 23B) de l'analyse spectrale (*i.e.* un moment d'ordre 2), la prise en compte de l'intermittence conduit à des distributions spécifiques très différentes de la distribution à laquelle il était possible de s'attendre en l'absence d'intermittence (Fig. 23C). Dans ce contexte, l'extrême similarité existant entre la distribution des exposants caractéristiques d'une invariance d'échelle multiple $\zeta(q)$ (cf. Encadré 1 ; Fig. 23C), et par voie de conséquence entre les paramètres multifractals H , C_1 et α (Tab. 1) suggèrent l'existence d'un couplage très étroit entre la température et la salinité sur cette gamme d'échelles. Par contre, pour des échelles supérieures à 1000 s (ou 540 m), les comportements spectraux de la température et de la salinité divergent ; celui de la température suggère l'influence d'une zone frontale (*i.e.* $\beta = 2$; Bennett & Denman, 1985), alors que celui de la salinité ($\beta > 2$) suggère plutôt une interaction entre l'effet d'une zone frontale et l'effet associé à une intégration progressive des eaux douces d'origine fluviale dans les eaux marines [A7]. Cette différence est renforcée par la dissimilitude très nette existant entre les distributions des exposants multifractals $\zeta(q)$ (Fig. 23D) et celles des paramètres H , C_1 et α estimés pour la température et la salinité (Tab. 1). Ces paramètres sont également très différents de ceux estimés aux échelles inférieures (Fig. 23C, D ; Tab. 1), ce qui confirme et généralise le fait que température et salinité présentent des structures inhomogènes très différentes selon les échelles considérées.

Dans ce cas très particulier, considérée dans sa dimension horizontale, la structure inhomogène de paramètres physiques tels que température et salinité présente une hétérogénéité associée à l'échelle d'observation.

Dans les autres cas, il est possible d'identifier deux situations distinctes, selon que l'échantillonnage a été effectué dans les eaux côtières ou les eaux du large (Fig. 24A, B). Ainsi, dans les eaux côtières, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les

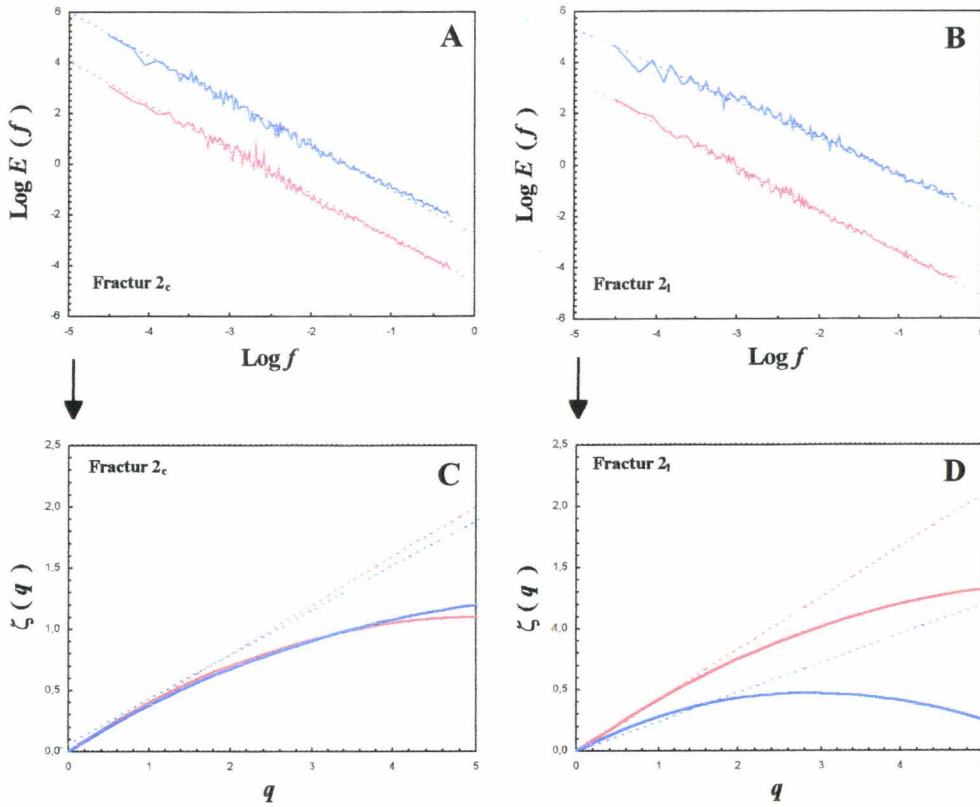


Figure 24. Comparaison de la structure de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) à la côte et au large, en terme de comportements spectraux (A, B) et multifractals (C, D) pour les campagnes FRACTUR 2_c et 2_l. Les droites en pointillés (C, D) correspondent au cas théorique monofractal.

comportements spectraux de la température et de la salinité, que ce soit au sein de chacune des campagnes considérées (test t , $p > 0.05$), comme entre les différentes campagnes (test de Kruskal-Wallis, $p > 0.05$). De plus, les pentes de ces spectres ne sont pas significativement différentes de la pente théorique en $-5/3$. Ce résultat est confirmé dans le cadre multifractal par la similitude existant entre la distribution des paramètres H et C_1 de la température et de la salinité (Tab. 1). La température et la salinité semble donc étroitement couplées. Toutefois, il existe une différence significative (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, $p < 0,05$) entre la distribution du paramètre α pour la température ($\alpha_T = 1,84 \pm 0,07$) et la salinité ($\alpha_S = 1,77 \pm 0,07$), qui se manifeste par une divergence des exposants multifractals $\zeta(q)$ pour des moments $q > 2$. Par contre, dans les eaux du large, les spectres de variance de la salinité sont plus plats que ceux de la température ($p < 0,05$; Fig. 24B), mais aussi que ceux de la température et de la salinité estimées dans les eaux côtières à la même période (Fig. 24A). Cette différence de structure conduit ainsi à des comportements très spécifiques des exposants multifractals $\zeta(q)$ associés à la température et à la salinité, et à des différences très nettes entre les distributions des paramètres multifractals H , C_1 et α (Tab. 1). Cette spécificité de la structure de la salinité, suggère que si à la côte, la salinité peut être considérée comme un

		Hautes fréquences				R ₁	Fréquences intermédiaires				R ₂	Basses fréquences				Référence
		β	H	C ₁	α		β	H	C ₁	α		β	H	C ₁	α	
RENORA 1	T	1,75	0,41	0,050	1,75	-	1,75	0,41	0,050	1,75	-	1,75	0,41	0,050	1,75	[A4]
	S	1,68	0,39	0,045	1,78	-	1,68	0,38	0,045	1,78	-	1,68	0,38	0,045	1,78	-
	F	1,78	0,43	0,045	1,85	105 s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	[A4]
RENORA 2	T	1,74	0,42	0,040	1,70	-	1,74	0,42	0,040	1,70	-	1,74	0,42	0,040	1,70	[A1]
	S	1,67	0,38	0,040	1,76	-	1,67	0,37	0,040	1,76	-	1,67	0,37	0,040	1,76	-
	F	1,75	0,41	0,040	1,80	100 s	1,22	0,12	0,02	0,80	-	1,22	0,12	0,02	0,80	[A1]
RENORA 3	T	1,75	0,41	0,050	1,85	-	1,75	0,42	0,050	1,85	-	1,75	0,42	0,050	1,85	-
	S	1,67	0,39	0,045	1,80	-	1,67	0,38	0,045	1,80	-	1,67	0,38	0,045	1,80	-
	F	1,74	0,41	0,045	1,80	100 s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
RENORA 4	T	1,75	0,41	0,045	1,85	-	1,75	0,41	0,045	1,85	-	1,75	0,41	0,045	1,85	-
	S	1,69	0,40	0,045	1,80	-	1,69	0,39	0,045	1,80	-	1,69	0,39	0,045	1,80	-
	F	1,73	0,40	0,045	1,85	95 s	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
FRACTUR 1 (côte)	T	1,72	0,40	0,050	1,90	-	1,72	0,40	0,050	1,90	1000 s	1,98	0,64	0,240	1,35	[A7]
	S	1,67	0,39	0,050	1,90	-	1,67	0,38	0,050	1,90	1000 s	2,25	0,80	0,270	1,50	[A7]
	F	1,77	0,43	0,060	1,80	20 s	0,67	0,00	0,200	1,60	1000 s	1,96	0,66	0,240	1,37	[A7]
FRACTUR 2 (côte)	T	1,71	0,39	0,050	1,90	-	1,71	0,40	0,050	1,85	-	1,71	0,40	0,050	1,85	-
	S	1,67	0,39	0,050	1,75	-	1,67	0,38	0,050	1,75	-	1,67	0,38	0,050	1,75	-
	F	0,24	0,03	0,470	1,60	180 s	1,66	0,37	0,044	1,70	-	1,66	0,37	0,044	1,70	-
FRACTUR 2c (côte)	T	1,70	0,39	0,055	1,85	-	1,70	0,40	0,055	1,85	-	1,70	0,40	0,055	1,85	-
	S	1,66	0,38	0,047	1,70	-	1,66	0,38	0,047	1,70	-	1,66	0,38	0,047	1,70	-
	F	0,26	0,04	0,485	1,50	158 s	1,66	0,38	0,054	1,75	-	1,66	0,38	0,054	1,75	-
FRACTUR 2l (large)	T	1,75	0,42	0,045	1,75	-	1,75	0,42	0,045	1,75	-	1,75	0,42	0,045	1,85	-
	S	1,36	0,24	0,070	1,80	-	1,36	0,24	0,060	1,80	-	1,36	0,24	0,060	1,80	-
	F	1,73	0,40	0,044	1,90	-	1,73	0,40	0,044	1,90	-	1,73	0,40	0,044	1,90	-
FRACTUR 3 (côte)	T	1,71	0,39	0,050	1,85	-	1,71	0,40	0,050	1,85	-	1,71	0,40	0,050	1,85	-
	S	1,66	0,36	0,030	1,70	-	1,66	0,35	0,030	1,70	-	1,66	0,35	0,030	1,70	-
	F	0,33	0,05	0,450	1,50	150 s	1,71	0,41	0,055	1,80	-	1,71	0,41	0,055	1,80	-
FRACTUR 3 (large)	T	1,66	0,36	0,033	1,75	-	1,66	0,36	0,033	1,75	-	1,66	0,36	0,033	1,75	-
	S	1,39	0,25	0,060	1,80	-	1,39	0,25	0,058	1,80	-	1,39	0,25	0,058	1,80	-
	F	1,66	0,37	0,030	1,90	-	1,66	0,37	0,030	1,90	-	1,66	0,37	0,030	1,90	-
FRACTUR 4 (côte)	T	1,72	0,41	0,050	1,90	-	1,72	0,41	0,050	1,90	-	1,72	0,41	0,050	1,90	-
	S	1,67	0,39	0,050	1,70	-	1,67	0,38	0,050	1,70	-	1,67	0,38	0,050	1,70	-
	F	1,69	0,40	0,055	1,80	25 s	0,68	0,00	0,180	1,65	-	0,68	0,00	0,180	1,65	-

Les hautes fréquences et les fréquences intermédiaires se rapportent aux échelles pour lesquelles la distribution de la biomasse phytoplanctonique peut présenter une structure spécifique indépendante des processus turbulents ; les basses fréquences se rapportent aux échelles pour lesquelles un second régime invariant d'échelle a été identifié dans la structure de la température et de la salinité. Un changement de couleur est associé à un changement de régime invariant d'échelle, et les éventuelles échelles de transition entre hautes fréquences et fréquences intermédiaires (R₁) et entre fréquences intermédiaires et les basses fréquences (R₂) ont été indiquées.

◀ **Table 1.** Exposants spectraux β , et paramètres multifractals universels H , C_1 et α estimés pour la température, la salinité et la fluorescence *in vivo* dans le cadre des campagnes RENORA et FRACTUR.

scalaire purement passif¹³, au large, où les processus de mélange sont moins intenses, il semble que sa structure soit plus influencée par des processus relatifs à des effets de gravités plutôt qu'à l'hydrodynamisme. En effet, les exposants spectraux caractérisant la structure de la salinité ($\beta = 1,38 \pm 0,02$) sont très similaires à l'exposant $\beta = 7/5$ proposé pour caractériser une zone de flottabilité où les fluctuations de salinité sont dues à la gravité (Nozdrin, 1974 ; Monin & Ozmidov, 1985).

Dans ce cadre, la structure physique présente une homogénéité temporelle à la côte comme au large ; seule la structure de la salinité présente une hétérogénéité côte-large.

Par ailleurs, si les écarts entre les pentes β des spectres empiriques de température et de salinité et l'exposant spectral théorique $\beta = 5/3$ peuvent être attribués à l'intermittence de la turbulence (*cf.* § 5.1.4) [A1, A7], ces différences ne sont pas apparues significatives statistiquement. Ces résultats constituent ainsi une excellente vérification empirique de la loi de Kolmogorov (1941) dans l'océan côtier, et indiquent que l'intermittence associée aux distributions de température et de salinité est relativement faible ($C_1 = 0,049 \pm 0,004$ et $C_1 = 0,045 \pm 0,006$ respectivement pour la température et la salinité). Enfin, nos résultats indiquent une invariance d'échelle sur plus de quatre décades (*cf.* Fig. 22), ce qui constitue à ce jour et à notre connaissance, le spectre "de Kolmogorov" le plus long jamais obtenu à partir de données obtenues *in situ* et confirment le caractère particulièrement turbulent des eaux de la Manche Orientale.

6.3.2.2. Structure biologique

La structure biologique est par contre beaucoup plus complexe. Il est ainsi possible d'identifier trois grands types de comportements, dont un dans les eaux du large et deux dans les eaux côtières.

Ainsi, dans les **eaux du large**, la distribution de la biomasse phytoplanctonique présente une distribution inhomogène des plus petites aux plus grandes échelles disponibles

¹³ Un scalaire est ici considéré comme passif dans le sens où sa distribution spectrale suit la loi théorique en $-5/3$.

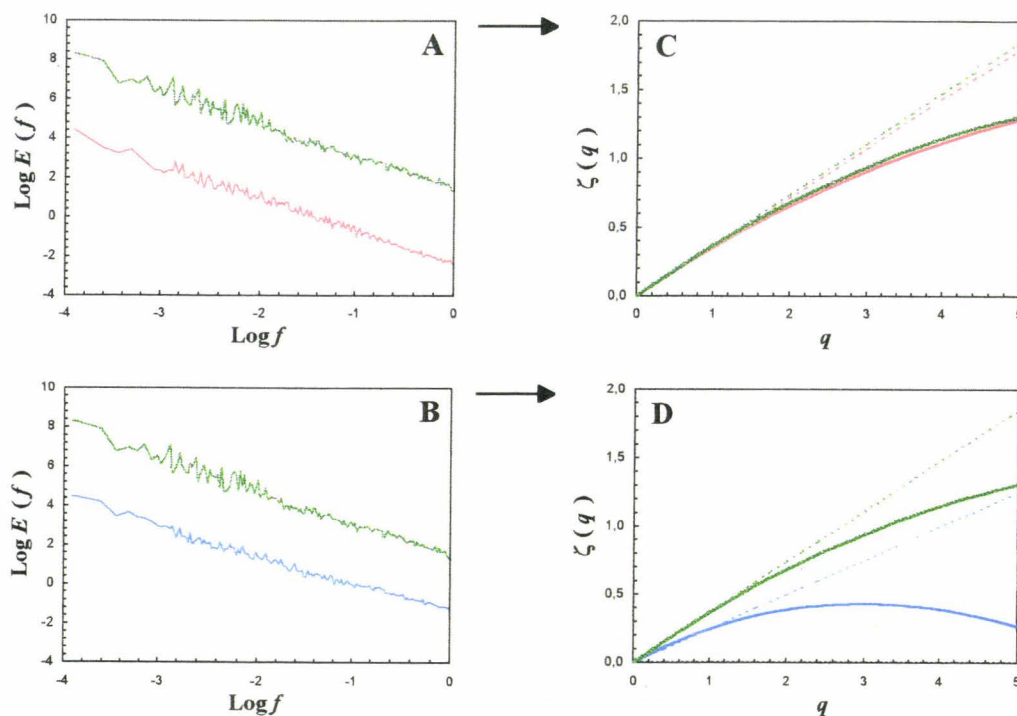


Figure 25. Comparaison de la structure de la fluorescence *in vivo* (en vert) à celle de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) en terme de comportements spectraux (A, B) et multifractals (C, D) dans les eaux du large pour la campagne FRACTUR 3. Les droites en pointillés (C, D) correspondent au cas théorique monofractal.

(Fig. 25A, B), cette distribution étant statistiquement similaire à celle de la température ($p > 0.05$). La biomasse phytoplanctonique semble donc pouvoir être considérée comme un scalaire purement passif. Toutefois, l'examen des résultats des analyses multifractales conduit à des résultats sensiblement différents rappelant les observations conduites ci-avant sur la distributions de température et de salinité (*cf.* Fig. 24A, C). Si les paramètres H et C_1 obtenus pour la température et la biomasse phytoplanctonique sont très proches, le paramètre α est par contre plus élevé pour la biomasse phytoplanctonique ($\alpha = 1.90$) que pour la température ($\alpha = 1.75$). Cette légère différence de structure entre les exposants invariants d'échelle $\zeta(q)$ de la biomasse phytoplanctonique et de la température (Fig. 25C) est bien plus nette entre la biomasse phytoplanctonique et la salinité (Fig. 25D) qui présentaient déjà des différences dans leur structure spectrale (Fig. 25A). De plus, cette structure de la biomasse phytoplanctonique ne semble pas être influencée par la composition spécifique des communautés phytoplanctoniques présentes dans la masse d'eau au moment de l'échantillonnage. En effet, les deux bases de données considérées (FRACTUR 2 et 3) ont été échantillonnées en Avril et en Septembre, période durant lesquels la composition phytoplanctonique était largement dominée par la Prymnésiophycée *Phaeocystis* sp. et la Diatomée *Rhizosolenia* sp. (Peta *et al.*, 1998).

Dans les eaux du large, la biomasse phytoplanctonique présente donc une structure inhomogène spécifique, différente de celle de la température et de la salinité ; cette structure est homogène dans le temps et indépendante de la composition spécifique de la communauté phytoplanctonique.

Dans les **eaux côtières**, la structure de la biomasse phytoplanctonique est beaucoup plus complexe. Ainsi, si la biomasse phytoplanctonique reste structurée de manière inhomogène quelles que soient les échelles considérées, la nature de ces structures varie en fonction des échelles. Dans ce cadre, il est possible de distinguer deux situations bien distinctes.

Dans la première (Figs. 26 & 27 ; Tab. 1), la biomasse phytoplanctonique présente une structure similaire à celle de la température et de la salinité pour des échelles temporelles allant de 1 à 100 s dans la Baie Sud de la Mer du Nord et de 1 à 20-25 secondes en manche Orientale soit respectivement—en utilisant la théorie de la “turbulence gelée de Taylor”—pour des échelles spatiales comprises entre 0,3 à 30 m [A1, A4] et 0,5 et 19 m [A7], que ce soit dans un cadre monofractal (Figs. 26A, B, 27A ; Tab. 1) ou multifractal (Figs. 26C, E, 27B ; Tab. 1). Par contre, pour des échelles supérieures à 100 secondes (*i.e.* 30 mètres) d’une part et à 20-25 secondes (*i.e.* 12-19 mètres) d’autre part, la distribution de la biomasse phytoplanctonique devient très spécifique. Les spectres de variance de la biomasse phytoplanctonique divergent de ceux de la température et de la salinité en s’aplatissant et présentent une pente proche de -1 (Figs. 26A, B, 27A ; Tab. 1) [A1, A7]. Ce comportement spectral classiquement considéré comme une conséquence de la dynamique agrégative du phytoplancton (Denman & Platt, 1976 ; *cf.* § 5.1) est associé à un comportement multifractal très différent (Figs. 26D, F, 27C ; Tab. 1) de ce qui est observé dans le cas de la température et de la salinité (Tab. 1). En particulier, le paramètre H devient très faible, voire nul, ce qui indique une dépendance d’échelle très faible, soit une inhomogénéité beaucoup plus faible qu’aux échelles inférieures. Toutefois, les paramètres C_1 et α présentent une variabilité très fortes, variant respectivement de 0,02 à 0,180 et de 0,80 à 1,65. Ces différences, comme celles qui existent entre les échelles de transition d’un régime d’inhomogénéité à un autre, étant associées à des échantillonnages conduits dans la Baie Sud de la Mer du Nord et en Manche Orientale, nous n’avons encore à ce jour pu proposer aucune autre hypothèse qu’une dépendance de la structure multifractale de la biomasse à la composition spécifique

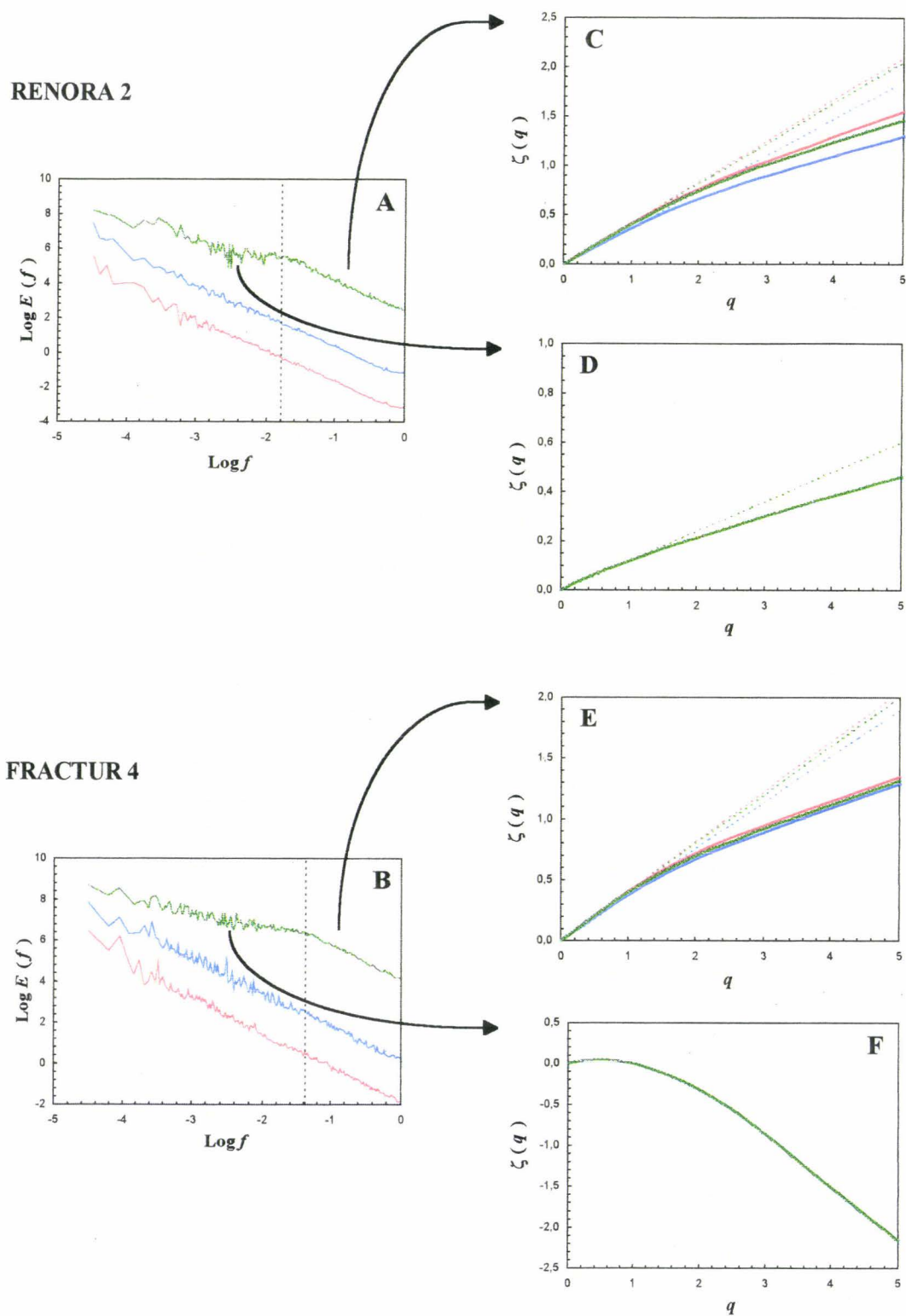


Figure 26. Comparaison de la structure de la fluorescence *in vivo* (en vert) à celle de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) en termes de comportements spectraux (A, B) et multifractals (C-F) à la côte pour les campagnes RENORA 2 et FRACTUR 4 respectivement aux échelles inférieures et supérieures à 100 secondes (30 mètres) et 25 secondes (19 mètres). Les droites en pointillés (C-E) correspondent au cas théorique monofractal.

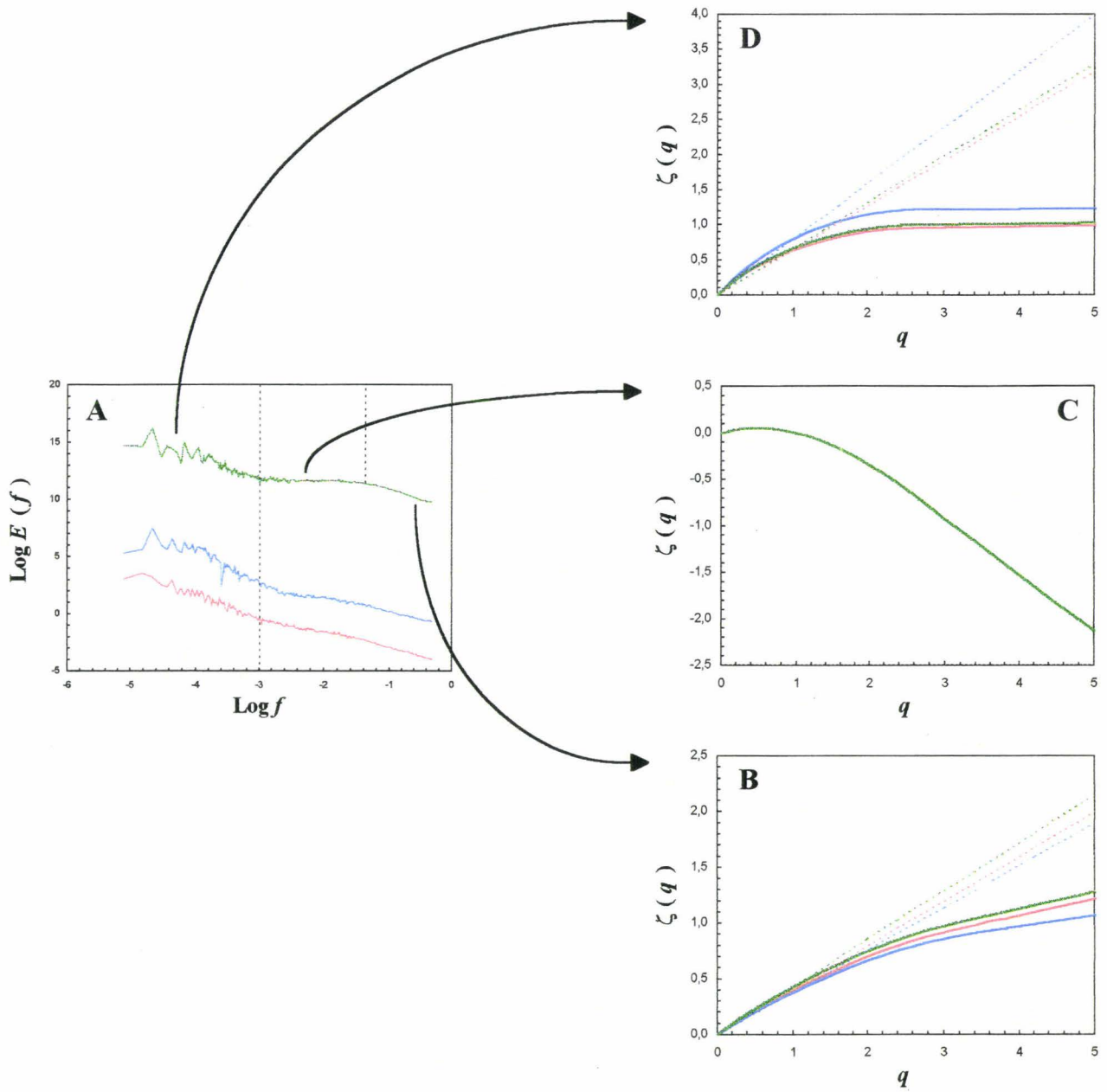


Figure 27. Comparaison de la structure de la fluorescence *in vivo* (en vert) à celle de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) en termes de comportements spectraux (A) et multifractals (B-D) à la côte pour la campagne FRACTUR 1 aux échelles inférieures à 20 secondes (A, B), aux échelles comprises entre 20 et 1000 secondes (A, C) et supérieures à 1000 secondes (A, C). Les droites en pointillés (B, D) correspondent au cas théorique monofractal (d'après A7).

phytoplanctonique [A7]. Enfin, la structure physique particulière mise en évidence dans le cas de la campagne FRACTUR 1 (*cf.* Fig. 23) se traduit ici par une nouvelle rupture d'échelle. Ainsi, pour des échelles temporelles supérieures à 1000 secondes (ou spatiales supérieures à 540 mètres) la biomasse phytoplanctonique présente à nouveau une structure très similaire à celle de la température (Fig. 27A, D ; Tab. 1).

Dans la seconde situation, la biomasse phytoplanctonique présente une structure similaire à celle de la température et de la salinité pour des échelles temporelles supérieures à 150-180 secondes, soit pour des échelles spatiales supérieures à 60-140 mètres (Fig. 28A, C). Par contre, c'est aux plus petites échelles (*i.e.* les échelles allant de 1 à 150-180 secondes, ou de 0,4 à 60-140 mètres) *a priori* considérées comme dominée par la turbulence que la biomasse phytoplanctonique présente un comportement spécifique tant en terme de comportement spectral ($\beta = 0,28 \pm 0,05$; Fig. 28A ; Tab. 1), que multifractal ($H = 0,04 \pm 0,01$; $C_1 = 0,47 \pm 0,02$; $\alpha = 1,53 \pm 0,06$; Fig. 28B ; Tab. 1).

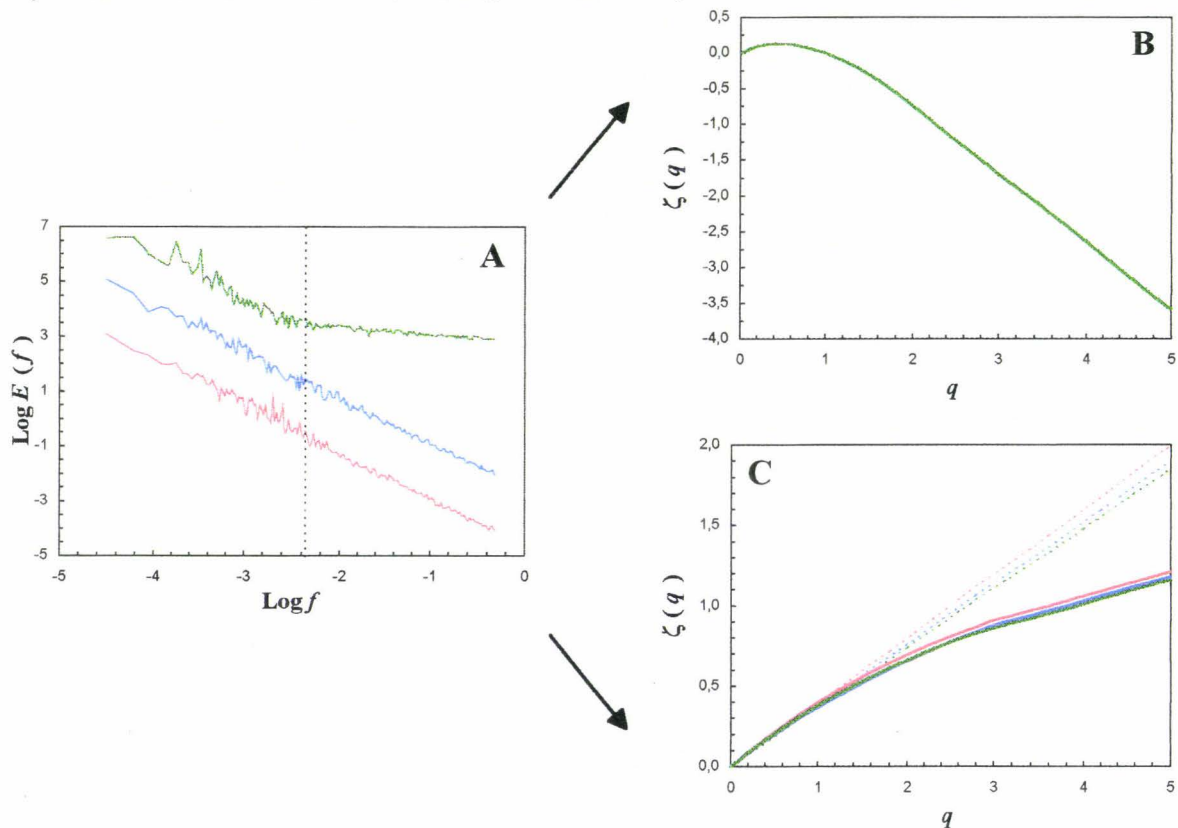


Figure 28. Comparaison de la structure de la fluorescence *in vivo* (en vert) à celle de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) en termes de comportements spectraux (A) et multifractals (B, C) à la côte pour la campagne FRACTUR 2 aux échelles inférieures à 180 secondes (A, B), et supérieures à 180 secondes (A, C). Les droites en pointillés (C) correspondent au cas théorique monofractal.

Dans les eaux côtières, la distribution de la biomasse phytoplanctonique est inhomogène quelles que soient les échelles considérées. Cette structure est hétérogène et se manifeste sous forme de trois types de transition des petites vers les grandes échelles : (i) une transition physique-biologie, (ii) une transition physique-biologie-physique, et (iii) une transition biologie-physique.

Toutefois, ces transitions entre contrôle physique¹⁴ et contrôle biologique d'une part (Figs. 26 & 27), et d'autre part entre contrôle biologique et contrôle physique (Fig. 28)—qui à notre connaissance n'a encore jamais été observé—posent un certain nombre de problèmes, essentiellement quant aux phénoménologies responsables de ces changements de structure inhomogènes avec les échelles. Dans ce cadre, nous avons proposé de nouvelles hypothèses relatives aux différentes phénoménologies potentiellement à l'origine de chacune de ces transitions. Nous montrerons ainsi que les transitions se produisant entre les petites et les grandes échelles entre contrôle physique et contrôle biologique d'une part et un contrôle biologique et un contrôle physique d'autre part semble pouvoir être envisagées respectivement comme une conséquence du comportement agrégatif du phytoplancton et de la pression de broutage du zooplancton sur le phytoplancton.

a. Transition physique-biologie et comportement agrégatif du phytoplancton

L'aplatissement spectral observé lors de la transition physique-biologie, bien que rarement décrit dans la littérature (*cf.* § 5.1.1) [A1, A2, A7, A16], a néanmoins toujours été associé à un comportement agrégatif du phytoplancton en rapport avec son taux de reproduction (*cf.* § 5.1.2). Toutefois, les échelles impliquées sont ici beaucoup trop faibles pour pouvoir être associées à un processus relatif à la croissance phytoplanctonique [A1, A7]. De même, les propositions théoriques les plus récentes destinées à décrire un comportement agrégatif du phytoplancton dans ce cadre [A2] apparaissent encore peu satisfaisantes [A7] excepté lorsque l'exposant spectral β est extrêmement proche de 1 [A16].

Toutefois, de nombreux travaux ont montré que des cellules phytoplanctoniques sont susceptibles de s'agréger à des échelles de temps nettement inférieures à celles associées au processus de reproduction phytoplanctonique, tout particulièrement dans le cadre d'efflorescences phytoplanctoniques (*e.g.* Riebesel, 1991a, b ; Kiørboe *et al.*, 1994, 1998),

¹⁴ Nous parlons de "contrôle physique" lorsque la distribution de la biomasse phytoplanctonique apparaît très proche de celle d'un scalaire purement passif comme la température, et de "contrôle biologique" lorsqu'elle s'en écarte et présente des caractéristiques très spécifiques.

telles que celles de *Phaeocystis* sp. (espèce caractérisée par des propriétés agrégatives très développées ; e.g. Rousseau *et al.*, 1994) rencontrées au cours de nos échantillonnages en Manche Orientale (Truffier *et al.*, 1997 ; Peta *et al.*, 1998). La formation de tels agrégats étant également favorisée par la turbulence (Kiørboe, 1997), il semble que tous les éléments nécessaires à la génération d'une structure phytoplanctonique spécifique soient potentiellement réunis. De plus, il est aujourd'hui admis dans le cadre de la théorie de la coagulation que le volume d'agrégats phytoplanctoniques augmente de manière exponentielle dans le temps (Kiørboe *et al.*, 1990). De fait, ce processus présente une similitude certaine avec le processus de croissance exponentielle des populations phytoplanctoniques associé à la reproduction. Il devient alors tout à fait raisonnable, de part un changement d'échelle approprié, de faire un parallèle entre ces deux processus de croissance exponentielle (Encadré 2).

De manière plus générale, il est possible de montrer qu'une combinaison entre une analyse dimensionnelle et les valeurs empiriques du paramètre H nous autorise une généralisation multifractale du travail de Denman & Platt (1976) à partir des structures phytoplanctoniques spatio-temporelles mises en évidence en Mer du Nord et en Manche Orientale (Encadré 3). Ainsi, la relation (E3.9) indique que pour $0 < H < 1/3$, comme pour $1 < \beta < 5/3$ (*i.e.* les gammes de valeurs attendues respectivement en espace physique et en espace de Fourier dans le cadre d'une interaction entre processus physiques et biologiques), la durée de vie τ_{phyto} d'une structure phytoplanctonique augmente avec le taux de croissance τ_c , et décroît avec le niveau de turbulence ε . De plus, la comparaison des relations (E3.3) et (E3.9) indique que τ_{phyto} augmente moins vite que τ_ε avec l'échelle l comme avec la turbulence ε .

Plus particulièrement, **en Mer du Nord**, nos estimations du paramètre H ($H = 0,12 \approx 1/8$; Tab. 1) [A1] nous permettent de réécrire la relation (E3.9) comme :

$$\tau_{phyto} = \tau_c^{5/8} \varepsilon_l^{-1/8} l^{1/4} \quad (2)$$

$$\Delta P_{phyto} = \chi_l^{1/2} \tau_c^{5/16} \varepsilon_l^{-1/16} l^{1/8} \quad (3)$$

où τ_c est le taux de croissance d'un agrégat phytoplanctonique. Une structure phytoplanctonique 2^4 fois plus grande va donc vivre 2 fois plus longtemps (Eq. 2). En outre, l'échelle de temps biologique τ_{phyto} ($\tau_{phyto} = 100$ secondes) vérifie l'inégalité $\tau_{phyto} < \tau_\varepsilon$, où τ_ε est l'échelle de temps caractéristique d'une structure tourbillonnaire à l'échelle l ($l = 30$ mètres). Ne disposant pas de données de vitesse à haute fréquence pour pouvoir calculer ε_l à l'échelle l , nous avons utilisé la propriété selon laquelle $\langle \varepsilon_l \rangle = cte$ [A7] (où "< . >" expriment

ENCADRE 2. FORMATION D'AGREGATS PHYTOPLANCTONIQUES, DE LA REPRODUCTION A LA COAGULATION

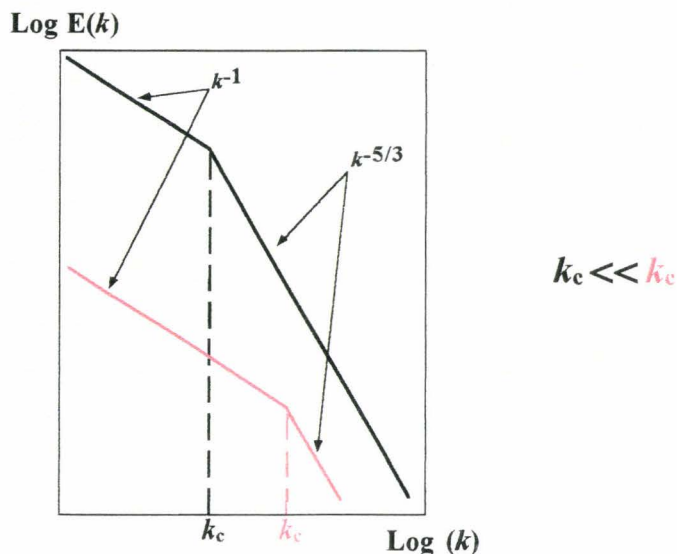
Suite aux travaux de Denman & Platt (1976) (*cf.* § 5.1.2), il est apparu que la prise en compte de la dynamique temporelle de la croissance phytoplanctonique nous permettait de proposer de manière théorique des échelles au delà desquelles la biomasse phytoplanctonique peut devenir indépendante de la turbulence.

Ainsi, soit τ (s) le temps nécessaire à un tourbillon de taille donnée pour transmettre son énergie à un tourbillon deux fois plus petit, et α_1 (s^{-1}) le taux de croissance du phytoplancton. Nous avons alors montré qu'aux échelles où τ (s) $\ll \alpha_1^{-1}$, le spectre de variance de la biomasse phytoplanctonique devait suivre celui de scalaires purement passifs comme la température ou la salinité. Par contre, aux échelles où τ (s) $\gg \alpha_1^{-1}$, le taux de croissance de la biomasse phytoplanctonique est suffisant pour générer une structure spécifique présentant un comportement spectral en -1 . Ainsi, à ces échelles la biomasse phytoplanctonique se renouvelle suffisamment vite pour compenser les pertes dues à la diffusion turbulente.

A une autre échelle, les travaux menés sur la théorie de la coagulation et les concepts associés au taux de rencontres entre particules ont conduit à mettre en évidence que la taille d'un agrégat de cellules phytoplanctoniques croît de manière exponentielle dans le temps (*e.g.* Kiørboe, 1997). Soit α_2 le taux de croissance de ces agrégats phytoplanctoniques. Il nous est alors possible, par analogie avec la proposition précédente de considérer que pour des échelles de temps telles que τ (s) $\ll \alpha_2^{-1}$, la turbulence domine effectivement la distribution de la biomasse phytoplanctonique. Par contre aux échelles telles que τ (s) $\gg \alpha_2^{-1}$, la biomasse phytoplanctonique présente une dynamique suffisamment rapide pour générer une structure active susceptible de se traduire par un aplatissement spectral.

Le taux de croissance α_2 étant d'autant plus rapide que le nombre de cellules et leur adhésivité sont forts (Kiørboe et al., 1990 ; Kiørboe, 1997), notre hypothèse semble d'autant plus plausible que la plupart de nos échantillonnages ont été réalisés dans le cadre d'efflorescences phytoplanctoniques (*i.e.* nombre de cellules élevé), et en présence de la Prymnesiophycée *Phaeocystis* sp. connue pour ses propriétés agrégatives.

Il semble dès lors possible, en considérant $\alpha_2 \ll \alpha_1$ de proposer le schéma conceptuel suivant (en rouge), comme une alternative au spectre théorique proposé par Denman & Platt (1976) (en noir).



ENCADRE 3. TURBULENCE ET PHYTOPLANCTON, DU SCALAIRE PASSIF AU SCALAIRE ACTIF

En milieu turbulent, la distribution du flux d'énergie cinétique ε_l des grandes vers les petites échelles (*cf.* Fig. 2) s'exprime comme :

$$\varepsilon_l = \frac{\Delta v_l^2}{\tau_\varepsilon} \quad (\text{E3.1})$$

où Δv_l et τ_ε sont respectivement le gradient de vitesse et le durée de vie d'un tourbillon à l'échelle l . Δv_l et τ_ε sont définies par les relations invariantes d'échelle suivantes (Kolmogorov, 1941 ; Obukhov, 1949) :

$$\Delta v_l = \varepsilon_l^{1/3} l^{1/3} \quad (\text{E3.2})$$

et, d'après (E3.1) et (E3.2) :

$$\tau_\varepsilon = 1 / \Delta v_l = \varepsilon_l^{-1/3} l^{2/3} \quad (\text{E3.3})$$

Le spectre des fluctuations de vitesse Δv présente alors un comportement invariant d'échelle caractérisé par un exposant β_1 défini comme :

$$\beta_1 = 1 + 2H \quad (\text{E3.4})$$

où $H = 1/3$, soit $\beta = 5/3$ (Obukhov, 1941).

Dans le cadre de la distribution de la biomasse phytoplanctonique en milieu turbulent, le flux de variance χ_l associée à cette biomasse s'expriment comme :

$$\chi_l = \frac{\Delta \text{Phyto}_l^2}{\tau_{\text{phyto}}} \quad (\text{E3.5})$$

où ΔPhyto_l et τ_{phyto} sont respectivement le gradient de densité phytoplanctonique et la durée de vie d'un agrégat phytoplanctonique à l'échelle l . Par analogie avec les relations (E3.3.) τ_{phyto} peut être défini comme (Lovejoy, *com. pers.*) :

$$\tau_{\text{phyto}} = \phi_l l^{2H} \quad (\text{E3.6})$$

où ϕ_l est un flux résultant des interactions non-linéaires entre phytoplancton et turbulence et H le premier paramètre multifractal caractérisant le degré de stationnarité des fluctuations de densité phytoplanctonique (*cf.* Encadré 1). La combinaison des relations (E3.5) et (E3.6) conduit à une expression générale des fluctuations de densité de la biomasse phytoplanctonique :

$$\Delta \text{Phyto}_l = \chi_l^{1/2} \tau_c^{1/2} = \chi_l^{1/2} \phi_l^{1/2} l^H \quad (\text{E3.7})$$

La relation (E3.7) peut, en outre, être considérée comme un équivalent de la relation (19) proposée dans [A7].

Considérons maintenant τ_c l'échelle de temps¹ caractéristique associée à la croissance exponentielle (*cf.* Encadré 2) d'un agrégat phytoplanctonique, et ce quelle que soit la phénoménologie responsable de cette croissance, reproduction ou coagulation. Par analyse dimensionnelle, il est possible d'exprimer le temps de vie d'un agrégat phytoplanctonique en combinant le taux de croissance τ_c et la durée de vie d'une tourbillon τ_ε comme :

$$\tau_{\text{phyto}} = \tau_c \left(\frac{\tau_\varepsilon}{\tau_c} \right)^{3H} \quad (\text{E3.8})$$

La relation (E3.6) peut donc être réécrite comme :

$$\tau_{\text{phyto}} = \tau_c^{1-3H} \varepsilon_l^{-H} l^{2H} \quad (\text{E3.9})$$

et conduit à une généralisation de la relation (E3.7) :

$$\Delta \text{Phyto}_l = \chi_l^{1/2} \tau_c^{(1-3H)/2} \varepsilon_l^{-H/2} l^H \quad (\text{E3.10})$$

Enfin, l'exposant β , caractérisant le comportement spectral des fluctuations de densité phytoplanctonique ΔPhyto_l , et initialement défini par la relation (E3.4) dans le cadre théorique des fluctuations de vitesse turbulente, peut être reformulé dans le contexte plus général des multifractals et défini comme :

$$\beta_2 = 1 + 2H + \delta \quad (\text{E3.11})$$

où δ est une correction intermittente fonction de C_1 et α :

$$\delta = -K(2) = -C_1(2^\alpha - 2) / (\alpha - 1) \quad (\text{E.4.12})$$

NOTES

¹ L'échelle de temps caractéristique τ_c est définie comme l'inverse du taux de croissance exponentiel α , *i.e.* $\tau_c = \alpha^{-1}$, initialement considéré dans le cadre de la croissance exponentielle associée à la reproduction (§ 5.1.2).

une moyenne d'ensemble) et estimé ε_l comme la quantité d'énergie moyenne générée par la marée au cours de nos différents échantillonnages (MacKenzie & Leggett, 1993) [A10, A16], soit $\varepsilon_l = 1,08 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$, et $\tau_\varepsilon = 905$ secondes [cf. Eq. (E3.3)]. L'échelle de temps τ_ε caractéristique de la croissance des agrégats phytoplanctoniques peut ensuite être estimée à partir des valeurs empiriques de τ_{phyto} , l et ε_l . En utilisant la relation (E3.9), il vient $\tau_c = 1152$ secondes, *i.e.* la taille d'un agrégat phytoplanctonique double toutes les 1152 secondes.

Par contre, en **Manche orientale**, la situation est sensiblement différente, compte tenu des valeurs empiriques du paramètre H ($H = 0$; Tab. 1) [A7]. La relation (E3.9) conduit alors à :

$$\tau_{\text{phyto}} = \tau_c = cte \quad (4)$$

L'échelle de temps caractéristique d'une structure phytoplanctonique τ_{phyto} est alors indépendante de l'échelle spatiale et du niveau de turbulence, et le gradient de densité phytoplanctonique ΔPhyto_l , s'écrit :

$$\Delta\text{Phyto}_l = \chi_l^{1/2} \tau_c^{1/2} \quad (5)$$

Ici encore, les échelles de temps biologiques τ_{phyto} ($\tau_{\text{phyto}} = 20$ secondes pour FRACTUR 1 et $\tau_{\text{phyto}} = 25$ pour FRACTUR 4) vérifient l'inégalité $\tau_{\text{phyto}} < \tau_\varepsilon$, avec $\tau_\varepsilon = 157$ secondes (FRACTUR 1) et $\tau_\varepsilon = 153$ secondes (FRACTUR 4), soit respectivement $\varepsilon_l = 3,75 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ et $l = 12$ mètres, et $\varepsilon_l = 1,01 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ et $l = 19$ mètres dans la relation (E3.3). Les échelles de temps caractéristiques τ_c peuvent ici être estimées directement à partir de la relation (4) comme $\tau_c = 20$ et 25 secondes, *i.e.* la taille d'un agrégat phytoplanctonique double toutes les 20-25 secondes. En outre, ces échelles, bien que particulièrement faibles, sont tout à fait compatibles avec les taux de rencontre observés entre particules en milieu turbulent, tout particulièrement lorsque ces particules sont nombreuses et adhésives (*e.g.* Kjørboe, 1997), comme peuvent l'être les cellules de *Phaeocystis*.

Dans les 2 cas (Mer du Nord et Manche Orientale), les spectres de variance empiriques associés aux relations (3) et (5) présentent un aplatissement conforme à la théorie développée par Denman & Platt (1976). Toutefois, les exposants spectraux, respectivement $\beta = 1,22$ en Mer du Nord (Tab. 1) [A1] et $\beta = 0,67$ en Manche Orientale (Tab. 1) [A7] présentent des spécificités qu'il n'est possible de quantifier que dans le cadre multifractal. Ainsi, la correction intermittente (*i.e.* multifractale) introduite dans la relation (E3.12) est

beaucoup plus faible en Mer du Nord, qu'en Manche Orientale, soit respectivement $\delta = -0,026$ (RENORA), et $\delta = -0,344$ (FRACTUR 1) et $\delta = -0,315$ (FRACTUR 4) [cf. Eq. (E3.12) ; Tab. 1]. La structure interactive entre physique et biologie observée en Mer du Nord [Eqs. (2) & (3)] présente ainsi une distribution beaucoup plus uniforme que la structure purement biologique mise en évidence en Manche Orientale [Eqs. (4) & (5)] qui apparaît beaucoup plus intermittente et complexe. Ces différences de structure inhomogène sont, selon toute vraisemblance, à mettre en rapport avec les différences de compositions spécifiques entre Mer du Nord et Manche Orientale comme suggéré ci-avant, mais surtout avec l'occurrence de *Phaeocystis* sp. durant nos échantillonnages en Manche Orientale, dont les capacités agrégatives particulièrement développées pourraient être à l'origine tout à la fois des distributions spécifiques et des échelles caractéristiques observées en Manche.

Ainsi, contrairement aux développements théoriques antérieurs à cette étude, nous avons montré que dans le cadre d'une transition physique-biologie des petites vers les grandes échelles, les échelles d'activité biologique pouvaient être caractérisées par une variabilité "mixte", relative à la turbulence comme aux processus d'agrégation phytoplanctonique [cf. Eqs. (2) & (3)], mais aussi par une variabilité d'origine purement biologique [cf. Eqs. (4) & (5)]. Dans les deux cas, pour des échelles suffisamment petites (i.e. $\tau_e \ll \tau_{\text{phyto}}$) la turbulence prend l'avantage sur la dynamique biologique et l'inhomogénéité de la distribution de la biomasse phytoplanctonique devient similaire à celle d'un scalaire purement passif comme la température ou la salinité.

Toutefois, ce schéma ne fonctionne pas dans le cadre des transitions entre contrôle biologique à petite échelle et contrôle physique à plus grande échelle (cf. Fig. 28). Il devient dès lors nécessaire de considérer un autre contexte phénoménologique qui permette d'expliquer l'échelle spatiale à laquelle cette transition se produit, comme la structure inhomogène très spécifique de la biomasse phytoplanctonique.

b. Transition biologie-physique et interactions proie-prédateur

L'aplatissement du spectre associé à la distribution de la biomasse phytoplanctonique pour des échelles inférieure à une centaine de mètres (98 ± 37 mètres ; FRACTUR 2) suggère l'introduction d'une source de variabilité à petite échelle dans la distribution de la biomasse

ENCADRE 4. ROLE DU ZOOPLANCTON SUR LA DISTRIBUTION DU PHYTOPLANCTON A PETITE ECHELLE, UNE NOUVELLE HYPOTHESE

Nous avons montré qu'à petite échelle, la distribution de la biomasse phytoplanctonique pouvait présenter une structure très spécifique, indépendante des processus turbulents, et particulièrement proche de celle de l'abondance du copépode calanoïde *Temora longicornis* (cf. Fig. 29), très abondant lors de notre échantillonnage.

Dans ce cadre, sur la base d'un modèle de type proie-prédateur dans lequel le zooplancton consomme le phytoplancton, nous avons posé l'hypothèse que la transition entre contrôle biologique à petite échelle et contrôle physique à plus grande échelle observée dans la distribution de la biomasse phytoplanctonique pouvait être liée à la distribution du zooplancton.

En effet, en milieu turbulent la vitesse de nage v_{Zoo} d'un crustacé zooplanctonique (*i.e.* un copépode) lui permet d'être indépendant de la turbulence aux petites échelles d'espace, alors qu'aux échelles supérieures il sera advecté par les mouvements turbulents. Par conséquent, dans le cadre d'une distribution invariante d'échelle de la biomasse zooplanctonique, une transition devrait se produire autour d'une échelle caractéristique l_{Zoo} pour laquelle la vitesse v_{Zoo} du zooplancton est équivalente à celle du cisaillement turbulent $\Delta v_{l_{Zoo}}$. Par analogie avec la relation (E3.2), il est donc possible d'écrire :

$$v_{Zoo} = \Delta v_{l_{Zoo}} = l_{Zoo}^{1/3} \varepsilon_{l_{Zoo}}^{1/3} \quad (E4.1)$$

d'où :

$$l_{Zoo} = \frac{v_{Zoo}^3}{\varepsilon_{l_{Zoo}}} \quad (E4.2)$$

Toutefois, l'estimation de l'échelle l_{Zoo} étant inféodée à celle de la quantité particulièrement intermittente $\varepsilon_{l_{Zoo}}$, nous avons proposé une méthode plus directe permettant de contourner ce problème en comparant les expressions du cisaillement turbulent à l'échelle l_{Zoo} et à l'échelle du bassin océanique $l_{Océan}$ d'après la relation (E4.1) comme :

$$\Delta v_{l_{Zoo}} \approx \Delta v_{l_{Océan}} \left(\frac{\varepsilon_{l_{Zoo}}}{\varepsilon_{l_{Océan}}} \right)^{1/3} \left(\frac{l_{Zoo}}{l_{Océan}} \right)^{1/3} \quad (E4.3)$$

soit :

$$\Delta v_{l_{Zoo}} \approx \Delta v_{l_{Océan}} \left(\frac{l_{Zoo}}{l_{Océan}} \right)^{1/3} \quad (E4.4)$$

avec $(\varepsilon_{l_{Zoo}} / \varepsilon_{l_{Océan}}) \approx 1$ (Lovejoy, *com. pers.*).

A l'échelle planétaire, en considérant des structures tourbillonnaires caractérisées par une durée de vie de l'ordre de 2 ans et un gradient de vitesse $\Delta v_{l_{Océan}}$ de l'ordre de $0,1 \text{ m.s}^{-1}$ (Mann & Lazier, 1991), il vient $l_{Océan} = 10^7 \text{ m}$. Enfin, pour des vitesses de nage de l'ordre de 1 mm.s^{-1} (*e.g.* Tiselius & Lonsson, 1990), la relation (E4.4) nous donne $l_{Zoo} = 100 \text{ mètres}$.

Cette échelle étant très proche de l'échelle de transition entre contrôle biologique et physique, il semble donc que la distribution du zooplancton puisse jouer un rôle important dans la structuration de la biomasse phytoplanctonique à petite échelle *via* leur pression de broutage.

ENCADRE 4. ROLE DU ZOOPLANCTON SUR LA DISTRIBUTION DU PHYTOPLANCTON A PETITE ECHELLE, UNE NOUVELLE HYPOTHESE

Nous avons montré qu'à petite échelle, la distribution de la biomasse phytoplanctonique pouvait présenter une structure très spécifique, indépendante des processus turbulents, et particulièrement proche de celle de l'abondance du copépoïde calanoïde *Temora longicornis* (cf. Fig. 29), très abondant lors de notre échantillonnage.

Dans ce cadre, sur la base d'un modèle de type proie-prédateur dans lequel le zooplancton consomme le phytoplancton, nous avons posé l'hypothèse que la transition entre contrôle biologique à petite échelle et contrôle physique à plus grande échelle observée dans la distribution de la biomasse phytoplanctonique pouvait être liée à la distribution du zooplancton.

En effet, en milieu turbulent la vitesse de nage v_{Zoo} d'un crustacé zooplanctonique (*i.e.* un copépoïde) lui permet d'être indépendant de la turbulence aux petites échelles d'espace, alors qu'aux échelles supérieures il sera advecté par les mouvements turbulents. Par conséquent, dans le cadre d'une distribution invariante d'échelle de la biomasse zooplanctonique, une transition devrait se produire autour d'une échelle caractéristique l_{Zoo} pour laquelle la vitesse v_{Zoo} du zooplancton est équivalente à celle du cisaillement turbulent $\Delta v_{l_{Zoo}}$. Par analogie avec la relation (E3.2), il est donc possible d'écrire :

$$v_{Zoo} = \Delta v_{l_{Zoo}} = l_{Zoo}^{1/3} \epsilon_{l_{Zoo}}^{1/3} \quad (E4.1)$$

d'où :

$$l_{Zoo} = \left(\frac{v_{Zoo}^3}{\epsilon_{l_{Zoo}}} \right) \quad (E4.2)$$

Toutefois, l'estimation de l'échelle l_{Zoo} étant inféodée à celle de la quantité particulièrement intermittente $\epsilon_{l_{Zoo}}$, nous avons proposé une méthode plus directe permettant de contourner ce problème en comparant les expressions du cisaillement turbulent à l'échelle l_{Zoo} et à l'échelle du bassin océanique $l_{Océan}$ d'après la relation (E4.1) comme :

$$v_{Zoo} = \left(\frac{\epsilon_{l_{Océan}}}{l_{Océan}} \right)^{1/3} l_{Océan} \quad (E4.3)$$

soit :

$$l_{Zoo} = \left(\frac{v_{Zoo}^3}{\epsilon_{l_{Océan}}} \right) l_{Océan} \quad (E4.4)$$

avec $(\epsilon_{l_{Zoo}} / \epsilon_{l_{Océan}}) \approx 1$ (Lovejoy, *com. pers.*).

A l'échelle planétaire, en considérant des structures tourbillonnaires caractérisées par une durée de vie de l'ordre de 2 ans et un gradient de vitesse $\Delta v_{l_{Océan}}$ de l'ordre de $0,1 \text{ m.s}^{-1}$ (Mann & Lazier, 1991), il vient $l_{Océan} = 10^7 \text{ m}$. Enfin, pour des vitesses de nage de l'ordre de 1 mm.s^{-1} (*e.g.* Tiselius & Lonsson, 1990), la relation (E4.4) nous donne $l_{Zoo} = 100 \text{ mètres}$.

Cette échelle étant très proche de l'échelle de transition entre contrôle biologique et physique, il semble donc que la distribution du zooplancton puisse jouer un rôle important dans la structuration de la biomasse phytoplanctonique à petite échelle *via* leur pression de broutage.

phytoplanctonique. Dans ce cadre, l'analyse de la structure inhomogène de la distribution de l'abondance zooplanctonique, stades V et VI du copépode calanoïde *Temora longicornis* [A20], mesurée parallèlement à l'abondance phytoplanctonique au cours de la campagne FRACTUR 2 nous apporte une information essentielles, tant d'un point de vue qualitatif et quantitatif.

Ainsi, le spectre de variance de l'abondance de *Temora longicornis* est plus plat ($\beta = 1,42$) [A20] que celui de la température, de la salinité et de l'abondance phytoplanctonique à des échelles similaires (Fig. 29A ; cf. Tab. 1). Même si la distribution spatiale du zooplancton ne présente pas systématiquement d'aplatissement spectral (Piontkovski *et al.*, 1997), ces observations n'en demeurent pas moins en accord avec des résultats antérieurs indiquant une influence accrue de la variabilité à petite échelle dans la distribution des organismes zooplanctoniques. Cette particularité est généralement associée aux interactions complexes entre les processus turbulents et le comportement de ces organismes¹⁵ (Mackas & Boyd, 1979 ; Tsuda *et al.*, 1993 ; Daly & Smith, 1993). Toutefois, l'extrême similarité existant entre les paramètres multifractals C_1 et α estimés pour la biomasse phytoplanctonique aux échelles inférieures à une centaine de mètres ($C_1 = 0,445$ et $\alpha = 1,55$; Tab. 1) et la biomasse zooplanctonique ($C_1 = 0,445$ et $\alpha = 1,60$) [A20], suggère l'existence d'un couplage étroit entre phytoplancton et zooplancton (Fig. 29B).

Dans un tel contexte, sous l'hypothèse que ce couplage est associé à une activité de broutage du phytoplancton par le copépode *Temora longicornis*, espèce zooplanctonique représentant plus de 70% des effectifs totaux au moment de l'échantillonnage [A20], nous avons estimé l'échelle caractéristique l_{zoo} au dessous de laquelle la vitesse d'un copépode est suffisante pour lui permettre d'être indépendant de la turbulence (Encadré 4). En considérant un gradient de vitesse de l'ordre de $0,1 \text{ m.s}^{-1}$ (Mann & Lazier, 1991) et une vitesse de nage de $1.10^{-3} \text{ m.s}^{-1}$ (Tiselius & Jonsson, 1990 ; van Duren & Videler, 1995), la relation (E4.4) nous donne $l_{zoo} = 100$ mètres, échelle similaire aux échelles de transition estimées empiriquement dans ce travail. Ainsi, pour des échelles $l < l_{zoo}$, la turbulence est trop faible pour prendre le pas sur les capacités natatoires de *Temora longicornis* qui peut agir plus vite que la turbulence sur la distribution du phytoplancton et de fait générer une distribution très spécifique de la biomasse phytoplanctonique. En outre, ces résultats sont en accord avec des études empiriques et théoriques mettant en évidence une corrélation négative entre biomasse phyto- et

¹⁵ Ici, le terme "comportement" est employé au sens large et inclut à la fois le comportement natatoire associé à la prédation et la reproduction, les interactions intra- et interspécifiques comme les échelles de temps caractéristiques de la reproduction.

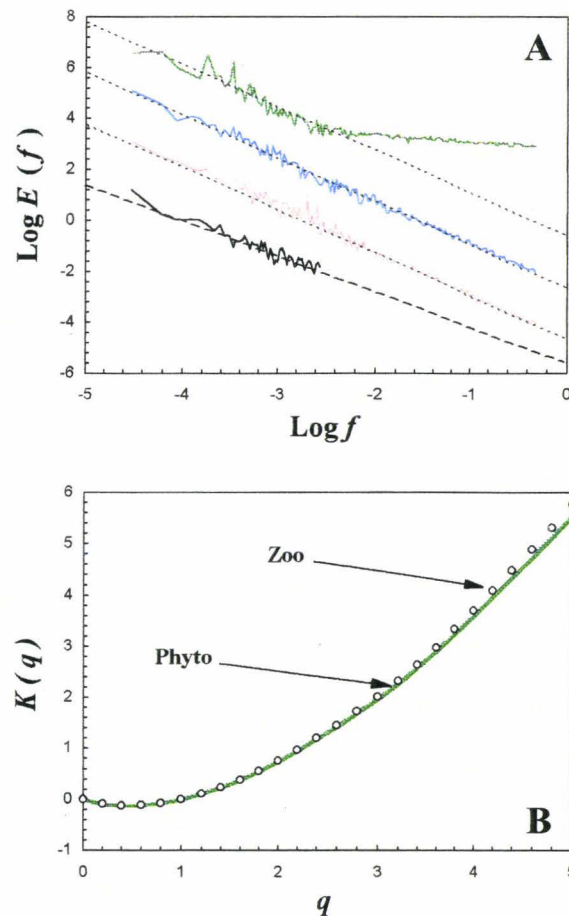


Figure 29. Comparaisons de la structure spectrale (A) de la fluorescence *in vivo* (en vert) à celle de la température (en rouge), de la salinité (en bleu) et de l'abondance du copépode calanoïde *Temora longicornis* (en noir) pour la campagne FRACTUR 2, et de la structure multifractale $K(q)$ [$K(q) = C_1(q^\alpha - q) / (\alpha - 1)$, cf. Encadré 1, A7] du phytoplancton aux échelles inférieures à 180 secondes à celle de l'abondance de *T. longicornis* (B).

zooplanctonique à petite échelle (Mackas & Boyd, 1979 ; Mackas *et al.*, 1985 ; Tsuda *et al.*, 1993 ; Abraham, 1998). Par contre, pour des échelles $l > l_{zoo}$, la pression de broutage de *Temora longicornis* sur la biomasse phytoplanctonique devient plus faible, et la distribution de cette biomasse reprend des allures de scalaire passif (cf. Figs. 28 & 29).

Il semble donc que la transition biologie-physique observée dans la distribution de la biomasse phytoplanctonique en Manche Orientale puisse être associée à la structure inhomogène de la distribution de l'abondance zooplanctonique, et plus particulièrement à une transition entre des échelles dominées par une variabilité à petite échelle relative au comportement natatoire du zooplancton et des échelles où la turbulence domine le comportement du zooplancton.

Enfin, il convient de remarquer ici que cette transition biologie-physique des petites vers les grandes échelles n'a été observée que dans le cadre de la campagne FRACTUR 2, au cours de laquelle la concentration des Prymnésiophycées *Phaeocystis* sp. était faible en comparaison des concentrations observées dans le cadre des campagnes FRACTUR 1 et 4 (Truffier *et al.*, 1997 ; Peta *et al.*, 1998 ; Hitier, *com. pers.*). La présence de *Phaeocystis* sp. étant reconnue comme particulièrement défavorable aux populations zooplanctoniques, en termes de broutage (*e.g.* Hansen *et al.*, 1990 ; Claustre *et al.*, 1990 ; Bautista *et al.*, 1992), de production d'œufs (Verity & Smayda, 1989) comme d'abondance (Bautista *et al.*, 1992), il est vraisemblable qu'une absence de transition biologie-physique puisse être associée à une pression de broutage zooplanctonique trop faible pour pouvoir influencer la distribution de la biomasse phytoplanctonique.

Toutefois, comme nous l'avons remarqué plus haut (§ 5.2), le fait de considérer l'intégralité d'une base de données dans une analyse spectrale, comme dans une analyse plus fine telle que l'analyse multifractale, conduit à moyenner, et par voie de conséquence à lisser, la structure présente aux plus petites échelles. Nous nous sommes ainsi intéressés à la structure locale de données de température, salinité et fluorescence *in vivo* [A15], comme à celle de la quantité de sels nutritifs (les nitrites NO_2^-) [A10] de par son rôle potentiel dans la production primaire (*e.g.* Raimbault & Gentilhomme, 1990). Toutefois, pour des raisons purement techniques [A10], il nous a été impossible d'échantillonner les sels nutritifs pendant plus d'une heure. Nous avons donc rééchantillonné trois des séries considérées ci-avant (FRACTUR 1, 2 et 4) en sous-séries plus courtes (1 h) recalées sur les séries de nitrites échantillonnées séparément.

6.3.3. Approche multi-échelle à haute fréquence et inhomogénéité locale

Dans le cadre des campagnes FRACTUR 1 et 2, les analyses conduites sur les séries rééchantillonnées de température, salinité, fluorescence *in vivo* et recalées sur les séries de nitrites (11 séries pour Fractur 1 et 15 pour Fractur 2) ont montré que la structure inhomogène de la température et de la salinité (Tab. 2) ne présentait aucune corrélation avec la vitesse ni la direction du courant (Fig. 30) [A15]. Les processus à l'origine de la structure physique locale, bien qu'extrêmement variables en intensité [A15] conduisent donc à des effets similaires sur la distribution de scalaires purement passifs. Au contraire, la structure des séries de fluorescence

FRACTUR 1	β	H	C_1	α
Température	1,72 (0,05)	0,36 (0,03)	0,050 (0,008)	1,86 (0,02)
Salinité	1,67 (0,04)	0,36 (0,03)	0,056 (0,009)	1,87 (0,02)
Fluorescence <i>in vivo</i>	1,76 (0,12)	0,46 (0,07)	0,076 (0,026)	1,82 (0,06)
Nitrites	1,39 (0,17)	0,30 (0,12)	0,095 (0,030)	1,86 (0,04)

FRACTUR 2	β	H	C_1	α
Température	1,69 (0,05)	0,39 (0,02)	0,050 (0,009)	1,91 (0,03)
Salinité	1,68 (0,05)	0,39 (0,03)	0,050 (0,007)	1,76 (0,04)
Fluorescence <i>in vivo</i>	0,26 (0,10)	0,10 (0,06)	0,470 (0,020)	1,60 (0,05)
Nitrites	1,28 (0,17)	0,23 (0,14)	0,100 (0,05)	1,86 (0,05)

FRACTUR 4	β	H	C_1	α
Température	1,74 (0,04)	0,40 (0,03)	0,049 (0,007)	1,88 (0,02)
Salinité	1,68 (0,03)	0,39 (0,03)	0,048 (0,006)	1,72 (0,03)
Fluorescence <i>in vivo</i>	1,70 (0,08)	0,40 (0,10)	0,052 (0,018)	1,78 (0,05)
Nitrites	2,28 (0,34)	0,73 (0,18)	0,090 (0,021)	1,69 (0,10)

Table 2. Valeurs moyennes et écart-types des exposants spectraux β , et des paramètres multifractals universels H , C_1 et α caractérisants les structures inhomogènes locales de la température, la salinité, la fluorescence *in vivo* et les nitrites NO_2^- des campagnes FRACTUR 1, 2 et 4.

et de nitrites présente une organisation très particulière. La structure inhomogène de la fluorescence apparaît ainsi corrélée à la vitesse comme à la direction du courant [A15] ; celle des nitrites n'est corrélée qu'à la vitesse du courant (Fig. 30) [A10]. Pour la fluorescence et les nitrites, les paramètres β , H et C_1 diminuent lorsque la vitesse du courant augmente, leurs distributions sont donc plus uniformes (C_1 faible) et dominées par une variabilité à plus petite échelle (*i.e.* β et H faibles) lorsque les conditions hydrodynamiques sont élevées. En d'autres termes, ces résultats indiquent que la turbulence est responsable de la fragmentation des agrégats à l'origine des distributions de la biomasse phytoplanctonique et des sels nutritifs (Fig. 31). Toutefois, les différences existant entre les estimations empiriques des paramètres β , H et C_1 pour la fluorescence et les nitrites indiquent que les phénoménologies à l'origine de leur distributions sont différentes, même si leur comportement vis à vis du forçage hydrodynamique est similaire (*cf.* Figs. 30 & 31). Par contre, le paramètre α augmente avec la vitesse du courant et tend à se rapprocher de la valeur critique $\alpha = 2$, ce qui semble indiquer que la

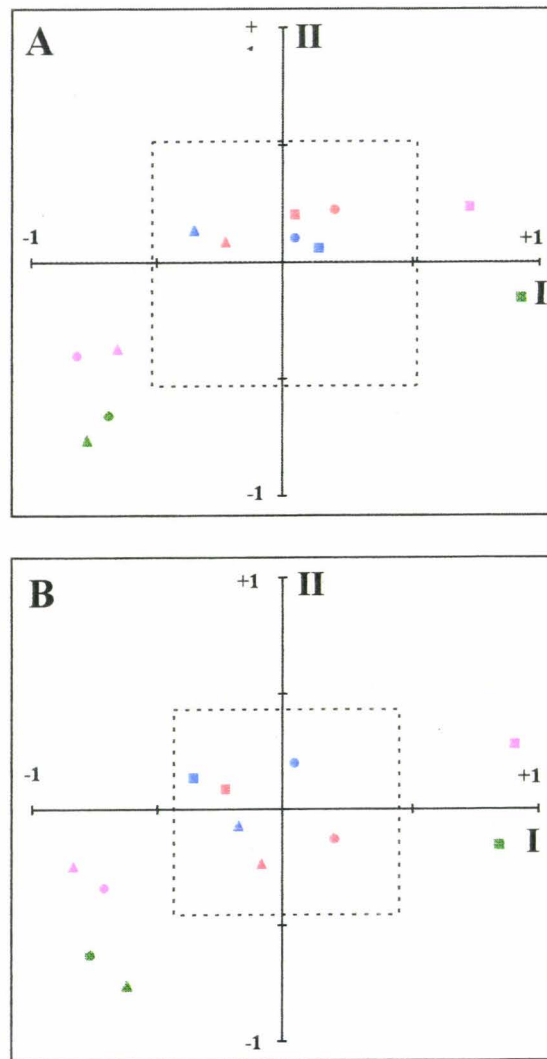
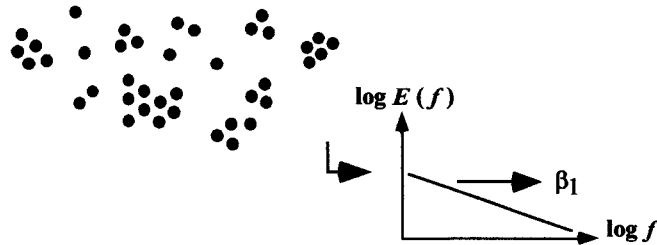


Figure 30. Espace de corrélations entre les paramètres multifractals universels H , C_1 et α et la vitesse et la direction du courant de marée. Les paramètres multifractals universels H (cercles), C_1 (triangles) et α (carrés) estimés pour la température (en rouge), la salinité (en bleu), la fluorescence *in vivo* (en vert) et les nitrites NO_2^- (en rose) dans le cadre des campagnes FRACTUR 1 (A) et FRACTUR 2 (B) sont positionnés en fonction de leur corrélation avec la vitesse du courant (représentée par l'axe I) et la direction du courant (représentée par l'axe II). Le carré central indique le seuil de significativité à 5%.

distribution de la biomasse phytoplanctonique—comme celle des sels nutritifs—tend à se rapprocher d'une distribution log-normale lorsque les conditions hydrodynamiques augmentent [A10, A15]. L'association existant entre inhomogénéité phytoplanctonique et direction du courant nous permet quant à elle de confirmer les observations faites précédemment (*cf.* § 6.2) concernant la dépendance de l'inhomogénéité de la distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique à la nature qualitative de la biomasse phytoplanctonique.

La structure inhomogène locale de la distribution de scalaires passifs comme la température et la salinité présente une homogénéité temporelle ; celle de la distribution des sels nutritifs et de la biomasse phytoplanctonique présente une hétérogénéité temporelle à l'échelle du cycle de marée.

A. Conditions hydrodynamiques faibles



B. Conditions hydrodynamiques fortes

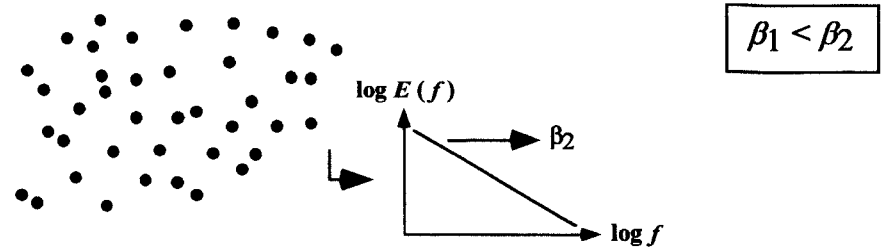


Figure 31. Représentation schématique de l'effet des conditions hydrodynamiques sur l'aspect des agrégats de matières organiques et/ou de cellules phytoplanctoniques à l'origine des distributions observées pour la fluorescence *in vivo* et les nitrites. Plus les conditions hydrodynamiques sont faibles, plus les particules peuvent s'agréger, conduisant ainsi à une distribution plus inhomogène que lorsque les conditions hydrodynamiques sont fortes.

D'autre part, l'échelle temporelle de transition τ_{phyto} observée entre les petites échelles sous contrôle turbulent et les plus grandes échelles sous contrôle biologique (*cf.* § 6.3.2.2a) est constante (Fig. 32), ce qui confirme les résultats précédents [Eq. (4)]. Seule l'échelle spatiale de transition l_{phyto} ($l_{phyto} = 1/k_{phyto}$) présente une variabilité associée à l'hydrodynamisme [*cf.* Eq. (6)]. Par contre, l'échelle temporelle de transition τ_{zoo} observée entre les petites échelles sous contrôle biologique et les plus grandes échelles sous contrôle physique décroît avec la vitesse du courant (Fig. 33). Ici encore, ce résultat nous permet de valider la proposition théorique du § 6.3.2.2b. En effet, la relation (E4.2) nous montre que l'échelle spatiale de transition l_{zoo} décroît lorsque l'hydrodynamisme croît ; l_{zoo} et τ_{zoo} étant mis en relation *via* la théorie de la "turbulence gelée de Taylor", *i.e.* $\tau_{zoo} = l_{zoo} / v_e$ où v_e est la vitesse du courant de marée, il vient que τ_{zoo} décroît lorsque v_e croît.

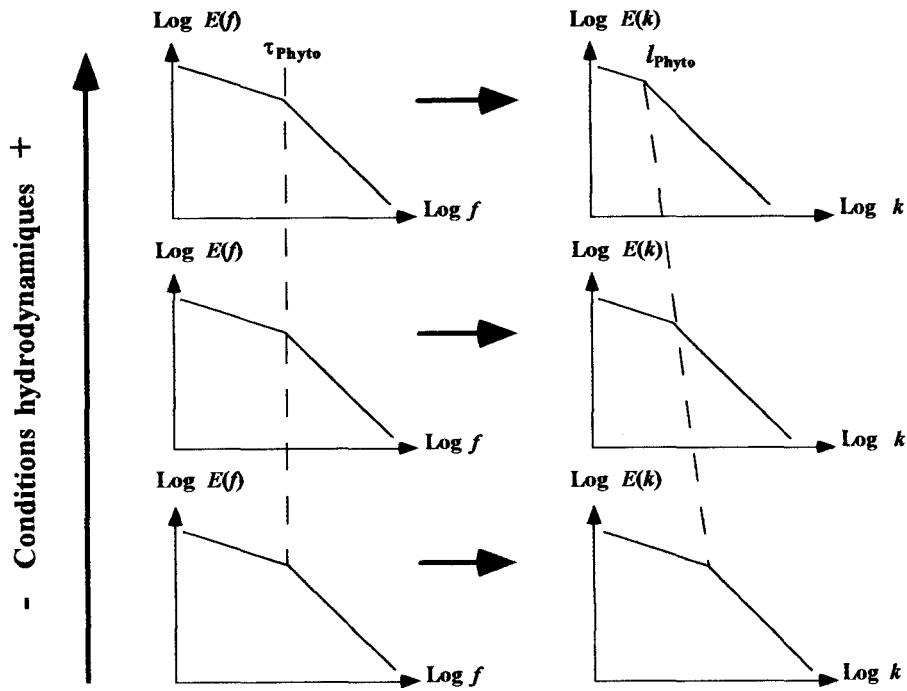


Figure 32. Illustration schématique de l'évolution des échelles de temps (τ_{Phyto}) et d'espace (l_{Phyto}) caractéristiques de la transition physique-biologie avec les conditions hydrodynamiques dans le cadre de FRACTUR 4.

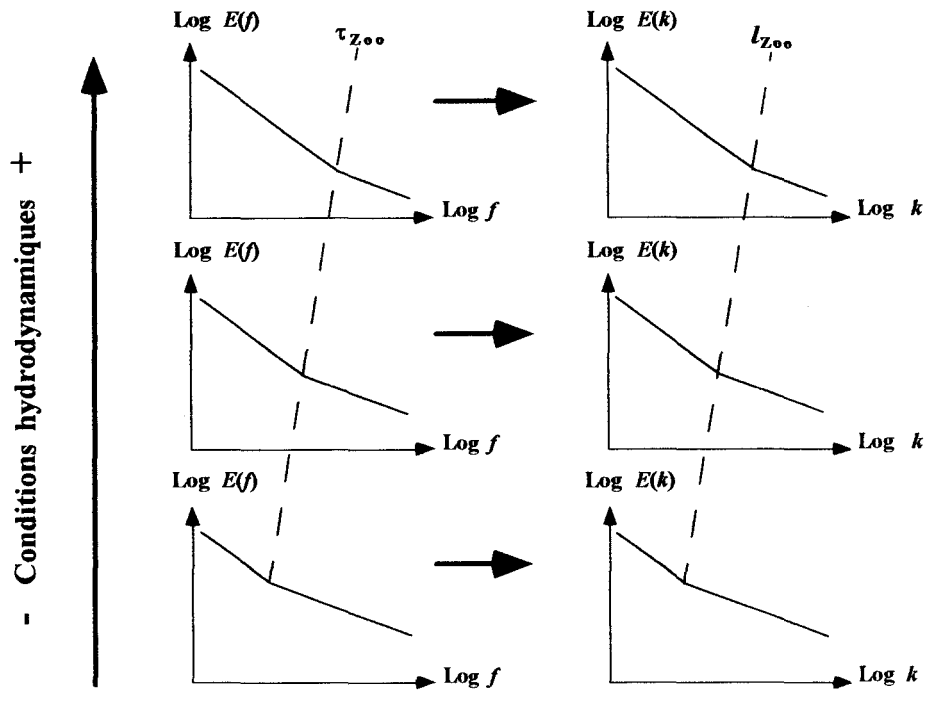


Figure 33. Illustration schématique de l'évolution des échelles de temps (τ_{Zoo}) et d'espace (l_{Zoo}) caractéristiques de la transition biologie-physique avec les conditions hydrodynamiques dans le cadre de FRACTUR 2.

Par contre, les nitrites présentent une structure inhomogène sur toute la gamme d'échelle considérée [A10]. La structure des nitrites ne semble donc pouvoir être directement associée à celle de la biomasse phytoplanctonique, d'autant plus que les paramètres β et H des nitrites, qui ne présentent pas de différences significatives entre les deux campagnes considérées ici ($p > 0,05$; FRACTUR 1 et 2), sont significativement différents de ceux de la biomasse phytoplanctonique ($p < 0,05$; Tab. 2). De plus, les valeurs faibles des paramètres β et H en comparaison du comportement attendu dans le cadre de scalaires purement passifs advectés par la turbulence (*i.e.* $\beta = 5/3$ et $H = 1/3$) [A7] suggèrent l'introduction de variabilité à petite échelle. Dans ce cadre, de part les différences d'inhomogénéité mises en évidence ci-avant entre phytoplancton et nitrites, la distribution des nitrites ne peut être considérée comme une conséquence directe de la distribution phytoplanctonique sous forme de relargage de nitrites, mais plutôt comme une conséquence des interactions complexes—et encore méconnues à ce jour—entre phytoplancton, hydrodynamisme, matériel particulaire et bactéries nitrifiantes [A10].

Toutefois, nous avons obtenus des résultats sensiblement différents dans le cadre de la campagne FRACTUR 4, caractérisée par une concentration particulièrement élevée en *Phaeocystis* (Hitier, *com. pers.*). Ainsi, si la distribution spatio-temporelle de la température et de la salinité reste homogène à l'échelle du cycle de marée, celle de la biomasse phytoplanctonique et de la concentration en sels nutritifs le deviennent également (Fig. 34), mais présente une structure inhomogène très spécifique (Tab. 2).

La distribution inhomogène de la biomasse phytoplanctonique n'est pas significativement différente de celle mise en évidence lors de la campagne FRACTUR 1 ($p > 0.05$) ; ceci confirme la similitude mise en évidence entre la structure de la biomasse phytoplanctonique de ces deux campagnes à plus grande échelle (*cf.* § 6.3.2.2.a). Elle ne présente par contre aucune corrélation significative avec la vitesse ou la direction du courant comme c'était le cas auparavant. L'absence de structure différentielle en fonction de la direction du courant peut être associée à l'intensité du bloom de *Phaeocystis* à la côte comme au large qui a pour effet d'éliminer l'effet qualitatif associé aux variations de la composition des assemblages phytoplanctoniques relative aux processus d'advection côte-large. Dans ce cadre, il convient d'ailleurs de remarquer l'absence de toute périodicité tidale de la concentration en chlorophylle *a* au cours de notre échantillonnage ($p > 0.05$). D'autre part, l'absence d'hétérogénéité temporelle de l'inhomogénéité phytoplanctonique en rapport avec la vitesse du courant de marée indique que si l'organisation inhomogène de la biomasse phytoplanctonique ne semble

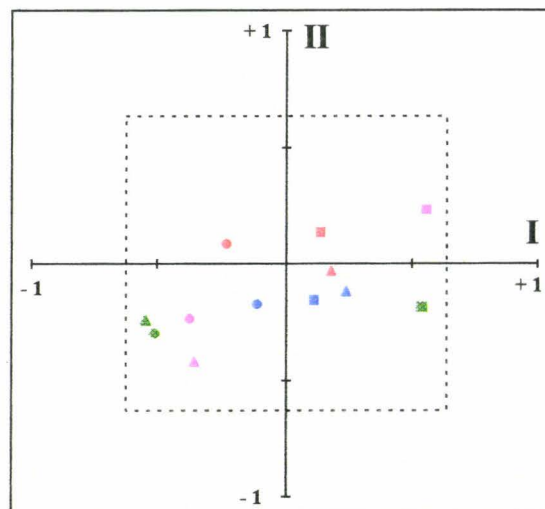


Figure 34. Espace de corrélations entre les paramètres multifractals universels H , C_1 et α et la vitesse et la direction du courant de marée. Les paramètres multifractals universels H (cercles), C_1 (triangles) et α (carrés) estimés pour la température (en rouge), la salinité (en bleu), la fluorescence *in vivo* (en vert) et les nitrites NO_2^- (en rose) dans le cadre de la campagne FRACTUR 4 sont positionnés en fonction de leur corrélation avec la vitesse du courant (représentée par l'axe I) et la direction du courant (représentée par l'axe II). Le carré central indique le seuil de significativité à 5%.

pas fonction de l'intensité de l'efflorescence de *Phaeocystis*, sa persistance à l'échelle du cycle de marée l'est. Cette homogénéité temporelle de l'inhomogénéité phytoplanctonique quelles que soient les conditions hydrodynamiques peut vraisemblablement être mise en rapport avec le mucus extrêmement adhésif sécrété par *Phaeocystis* dans sa phase de croissance (Rousseau *et al.*, 1994).

Enfin, la distribution des nitrites est très spécifique, essentiellement de part les valeurs des paramètres β et H qui sont significativement plus élevées que celles estimées dans le cadre des campagnes FRACTUR 1 et 2, mais aussi que celles de la biomasse phytoplanctonique ($p < 0,05$). Comme précédemment, la persistance de cette structure face à différentes conditions hydrodynamiques semble pouvoir être raisonnablement associée à l'adhésivité de *Phaeocystis* sp. Toutefois, les valeurs extrêmement élevées du paramètre β ($\beta = 2,28 \pm 0,03$) indiquent un flux de variance des grandes vers les petites échelles plus forts que dans le cas d'un scalaire passif advecté par une turbulence tridimensionnelle, ou comme ici, de la biomasse phytoplanctonique. Ainsi, la phénoménologie responsable de la structure inhomogène des nitrites, même si elle reste à préciser, pourrait être associée dans ce cas précis à des processus à plus grandes échelles de temps et/ou d'espace que ceux qui influencent la distribution de la biomasse phytoplanctonique.

*Dans ce cadre, l'inhomogénéité locale des sels nutritifs et de la biomasse phytoplanctonique présente une homogénéité temporelle à l'échelle du cycle de marée, mais une hétérogénéité temporelle à l'échelle interannuelle associée à l'occurrence des efflorescences de la Prymnésiophycée *Phaeocystis*.*

Les résultats précédents s'appuient sur une stratégie d'échantillonnage conduite au point fixe, comme c'est le cas pour la majeure partie des campagnes océanographiques actuelles. Toutefois, une telle approche Eulerienne présente l'inconvénient majeur de mêler de manière inextricable les composantes spatiales et temporelles des processus échantillonnés. De plus, les organismes planctoniques percevant leur environnement de manière fondamentalement Lagrangienne, une approche Eulerienne ne nous permet pas d'accéder à la structure locale de leur environnement pélagique. Il nous est donc apparu primordial, dans le cadre d'une étude de la structure spatio-temporelle d'un écosystème tel que la Manche Orientale, de nous intéresser à cette composante essentielle de la perception du milieu pélagique.

6.4. Perspectives Eulerienne et Lagrangienne

6.4.1. Echantillonnage et perspectives

Nous avons pu montrer, sur la base d'un échantillonnage conduit en dérive en Manche Orientale, que la variabilité de paramètres physiques (*i.e.* température et salinité) comme biologiques (fluorescence *in vivo*) pouvait être décrite en terme d'inhomogénéité, d'un point de vue fractal comme multifractal, que ce soit dans le cadre d'une turbulence Eulerienne ou Lagrangienne (Fig. 35) [A2]. Ainsi, aux échelles spatiales inférieures à la taille du bateau, celui-ci peut être considéré comme immobile et, de fait, l'échantillonnage est équivalent à un échantillonnage Eulerien. Par contre aux échelles supérieures à la taille du bateau, son inertie devient négligeable et la variabilité des paramètres mesurés est alors réellement perçue dans un cadre Lagrangien [A2].

Toutefois, ce constat n'étant basé que sur une seule base de données, qui était en outre trop courte pour permettre une étude de la distribution Lagrangienne de la biomasse phytoplanctonique, nous avons cherché à connaître de manière plus précise l'organisation spatio-temporelle de ces structures inhomogènes Euleriennes et Lagrangiennes, tant en termes de physique qu'en terme de biologie. Dans ce cadre, nous nous sommes intéressés à 22 séries temporelles de température, salinité, fluorescence *in vivo* et transmission de la lumière,

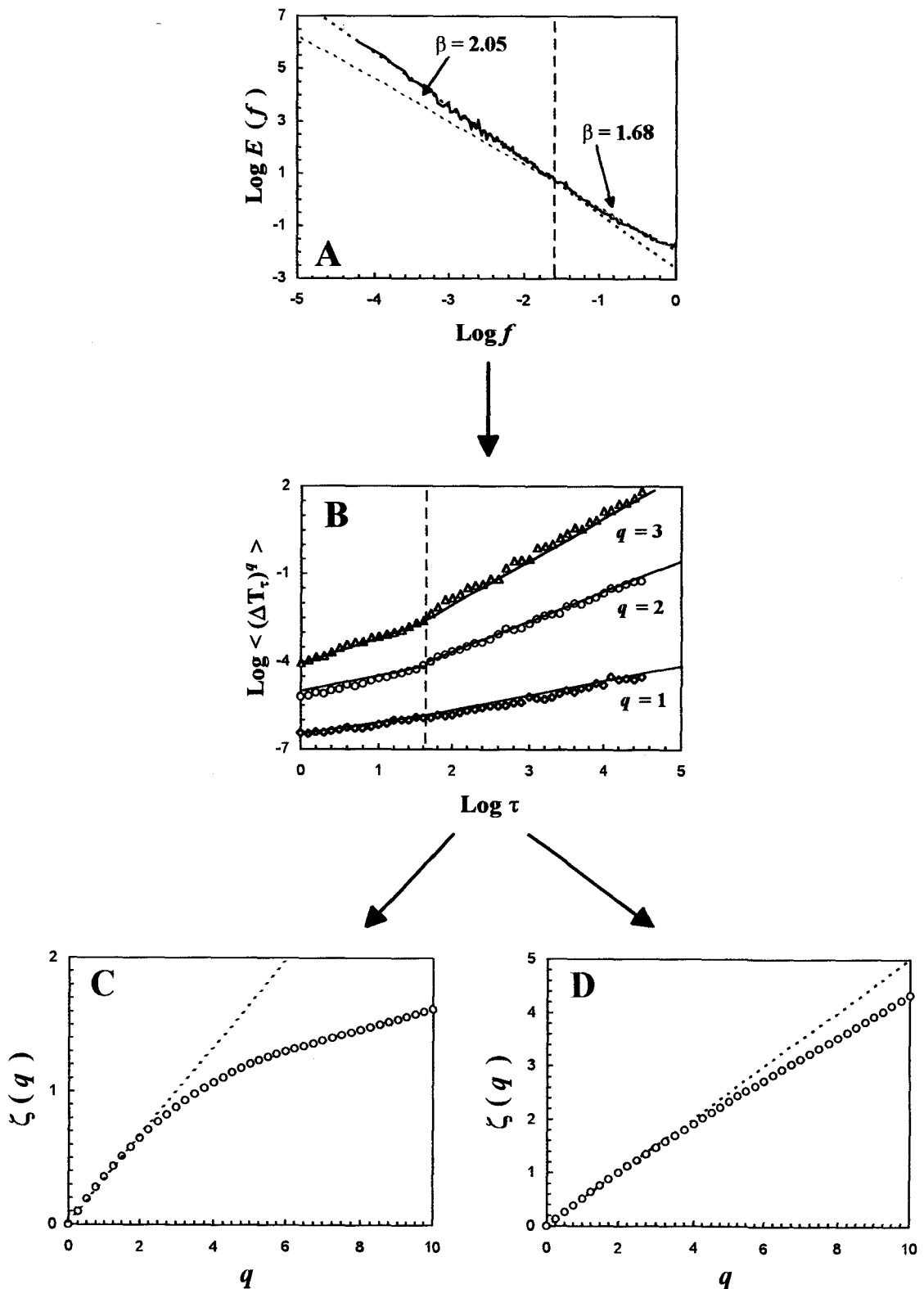


Figure 35. Structures inhomogène Eulerienne et Lagrangienne de la température pour la série S22 (cf. A16). Le spectre de variance (A) et les fonctions de structure (B) de la température présentent deux comportements invariants d'échelle bien distincts et caractéristiques de la turbulence Eulerienne et Lagrangienne (cf. texte). Ces comportements conduisent à des distributions multifractales Euleriennes (C) et Lagrangienne (D) très spécifiques. Les droites en pointillés (C, D) correspondent au cas théorique monofractal (d'après A16).

échantillonnées à haute fréquence (1 à 2 Hz) en Manche Orientale entre mars 1995 et avril 1998, en dérive à bord des N/O “Sepia II” et “Côte de la Manche” dans des conditions de marées très différentes [A16].

A partir des analyses spectrales et du calcul des fonctions de structure nous avons dans un premier temps pu confirmer et généraliser les résultats précédents, tant en terme d'échelle de transition entre échelles Euleriennes et Lagrangiennes qu'en terme de paramètres présentant ces échelles d'organisation. Ainsi, les estimations des échelles temporelles de transition entre comportements Eulerien et Lagrangien, et ce quels que soient les paramètres considérés (Fig. 36), sont très similaires en espace de Fourier comme en espace physique (Fig. 37), et conduisent, *via* la théorie de la “turbulence gelée de Taylor”, à des échelles spatiales très proches de la taille des navires utilisés lors de nos campagnes d'échantillonnages (Tab. 3) [A16]. De plus, aux échelles Euleriennes nous avons montré [A16] que si globalement la distribution des 22 exposants spectraux β des séries de température, salinité et biomasse phytoplanctonique ne présentent pas de différences significatives avec l'exposant théorique $\beta = 5/3$, localement ces exposants peuvent néanmoins s'en éloigner significativement. Cette observation est encore plus flagrante dans le cas des exposants spectraux de la transmission, dont les valeurs sont très différentes de $\beta = 5/3$, sauf en quelques occasions. Par contre, aux échelles Lagrangiennes, les exposants β des séries de température et de salinité ne s'éloignent jamais significativement de la valeur théorique $\beta = 2$ attendues dans le cadre d'une turbulence Lagrangienne [A2, A16], alors que les exposants caractéristiques des séries de fluorescence et de transmission s'en éloignent systématiquement.

Dans ce contexte, nous nous sommes intéressés dans le détail à l'organisation spatio-temporelle de la structure inhomogène de la température, de la salinité, de la biomasse phytoplanctonique et de la charge particulaire, aux échelles Euleriennes et Lagrangiennes.

6.4.2. Hétérogénéité spatio-temporelle Eulerienne

Les résultats des analyses spectrales et multifractales réalisées aux échelles Euleriennes présentent une grande disparité, en termes de valeurs des paramètres β , H , C_1 et α (Tab. 4) [A16], qu'il est difficile d'analyser compte tenu de l'extrême imbrication des échelles spatio-temporelles associées à notre échantillonnage. Comme nous l'avons fait plus haut dans le cadre de l'analyse de la structure verticale de la colonne d'eau (*cf.* § 6.2), nous avons donc introduit les coordonnées spatio-temporelles de notre échantillonnage (latitude, longitude, profondeur, vitesse et direction du courant, nature du sédiment superficiel, température et concentration en

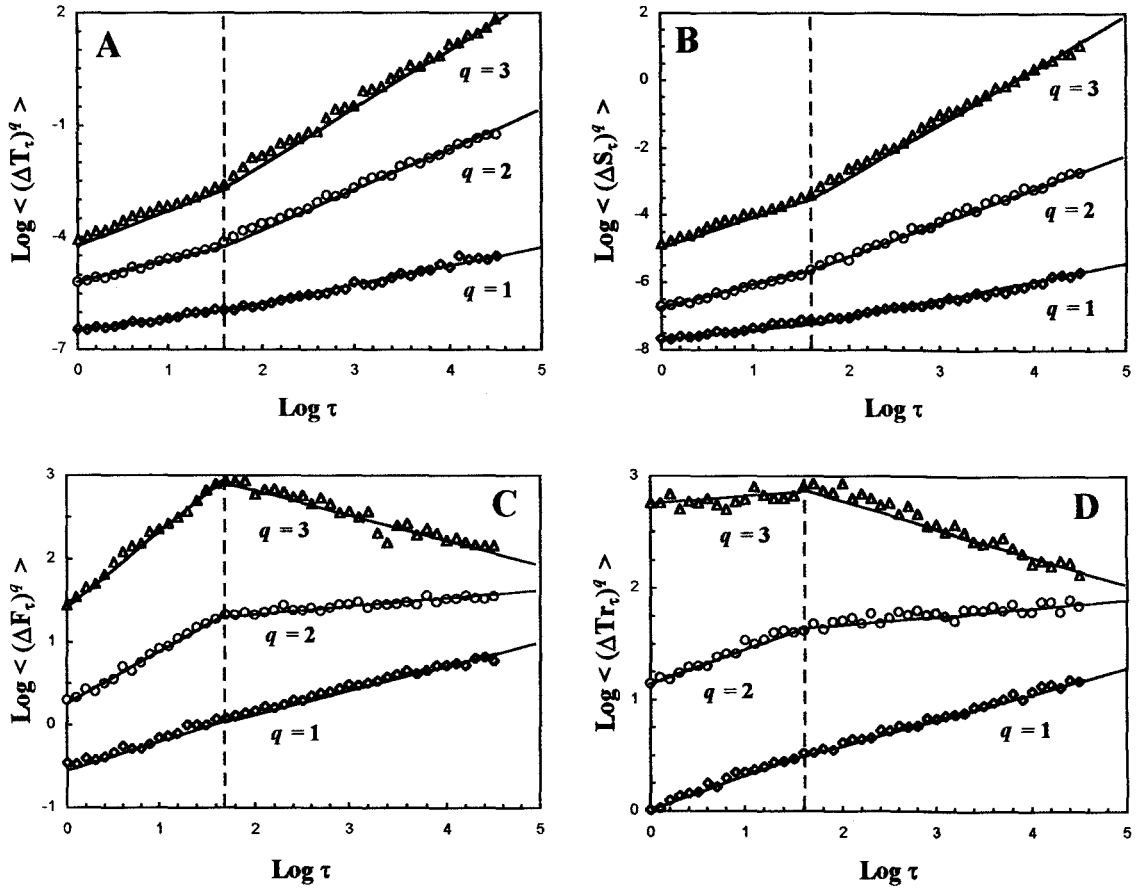


Figure 36. Structures inhomogène Eulerienne et Lagrangienne de la température (A), de la salinité (B), de la fluorescence *in vivo* (C) et de la transmission (D), exprimées en termes de fonctions de structure pour la série S22. La rupture d'échelle entre les petites échelles Euleriennes et les grandes échelles Lagrangiennes se retrouve pour ces quatre paramètres (d'après A16).

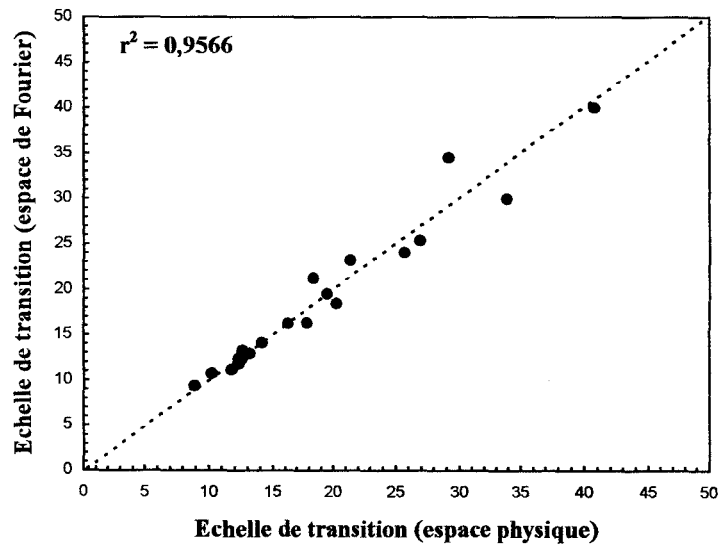


Figure 37. Régression linéaire entre les échelles de transition estimées en espace de Fourier à partir des spectres de variance et les échelles de transition estimées en espace physique à partir des fonctions de structure.

Time series	Time (s) ¹	Time (s) ²	Space (m) ¹	Space (m) ²
*	12.30	12.70	12.30	12.70
S1	12.59	12.70	12.59	12.70
S2	53.70	54.00	11.81	11.88
S3	10.23	10.50	11.46	11.76
S4	21.38	21.00	12.83	12.60
S5	12.88	12.67	11.34	11.16
S6	44.67	44.00	12.51	12.32
S7	25.70	26.00	11.57	11.70
S8	16.22	16.50	12.16	12.38
S9	8.91	9.00	13.37	13.50
S10	12.30	12.00	12.43	12.12
S11	14.13	14.00	12.85	12.74
S12	12.30	12.50	12.18	12.38
S13	33.33	33.50	13.00	13.07
S14	30.90	31.00	12.05	12.09
S15	33.88	34.00	13.21	13.26
S16	18.62	19.00	12.85	13.11
S17	17.78	18.00	12.27	12.42
S18	19.50	20.00	13.45	13.80
S19	26.92	27.00	13.46	13.50
S20	40.74	41.00	12.22	12.30
S21	19.50	19.50	11.70	11.70
S22	44.68	44.50	24.58	24.48

*: Seuront *et al.* (1996b), ¹: spectral analyses and ²: structure functions

Table 3. Echelles temporelles et spatiales de transition entre les régimes de turbulence Eulerienne et Lagrangienne obtenues à partir de l'analyse spectrale et des fonctions de structure. Les conversion entre échelles temporelles et échelles spatiales s'est faite *via* la "théorie de la turbulence gelée de Taylor". Toutes les séries ont été échantillonnées à bord du NO 'Sepia II (longueur : 12,5 m) sauf la série S22 à bord du NO 'Côte de la Manche' (longueur : 24,9 m) (d'après A16).

Eulerian scales				
	β	H	C_1	α
Temperature	1.70 (0.05)	0.39 (0.03)	0.042 (0.005)	1.75 (0.05)
Salinity	1.72 (0.06)	0.40 (0.03)	0.044 (0.006)	1.74 (0.04)
Fluorescence	1.69 (0.03)	0.38 (0.02)	0.038 (0.003)	1.84 (0.03)
Transmission	1.31 (0.36)	0.30 (0.09)	0.162 (0.110)	1.73 (0.13)
Lagrangian scales				
	β	H	C_1	α
Temperature	2.03 (0.05)	0.52 (0.02)	0.052 (0.001)	1.86 (0.04)
Salinity	2.03 (0.04)	0.52 (0.02)	0.052 (0.001)	1.86 (0.04)
Fluorescence	1.03 (0.24)	0.27 (0.15)	0.343 (0.067)	1.62 (0.13)
Transmission	1.02 (0.24)	0.27 (0.15)	0.301 (0.056)	1.63 (0.12)

Table 4. Valeurs moyennes et écart-types des exposants spectraux β , et des paramètres multifractals universels H , C_1 et α caractérisants les structures inhomogènes de la température, la salinité, la fluorescence *in vivo* et la transmission pour les 22 séries temporelles considérées dans le cadre Eulerien et pour les 13 séries temporelles considérées dans le cadre Lagrangien (d'après A16).

chlorophylle moyennées sur la colonne d'eau) [A16] dans une Analyse Spatio-Temporelle (AST) dans laquelle nous avons ajouté en tant que variables supplémentaires les paramètres relatifs à la moyenne, la variabilité et l'inhomogénéité (*i.e.* β , H , C_1 et α) des séries de température, salinité, fluorescence et transmission. Si l'organisation de la moyenne et de la variabilité de la température, de la salinité, du phytoplancton et de la transmission dans l'espace-temps de notre échantillonnage est assez simple et rappelle le schéma "classique" mis en évidence plus haut (*cf.* § 6.2 ; Fig. 10C) [A16], il en va tout autrement en ce qui concerne l'inhomogénéité de ces paramètres. Il existe ainsi une différence très nette entre la structure spatio-temporelle de la température et de la salinité d'une part, et celle de la biomasse phytoplanctonique et de la transmission d'autre part (Fig. 38). L'inhomogénéité de la température et de la salinité présente une évolution suivant un gradient large-côte et un gradient Sud-Nord, mais apparaît clairement indépendante du forçage physique associé à la marée. Ceci suggère que même dans un écosystème dominé par l'hydrodynamisme comme la Manche Orientale, la structure de la distribution de scalaires *a priori* passifs comme la température et la salinité peut présenter une hétérogénéité spatiale qui semble plus à mettre en rapport avec la structure hydrologique locale très spécifique présente en Manche Orientale qu'avec un contrôle purement hydrodynamique. Par contre, l'organisation spatio-temporelle de l'inhomogénéité de la biomasse phytoplanctonique est associée au gradient côte-large et à la concentration en chlorophylle *a*, ce qui suggère un contrôle de type "densité-dépendance", la concentration en chlorophylle *a* étant toujours beaucoup plus élevée à la côte qu'au large (*e.g.* Brylinski *et al.*, 1991). Enfin, la structure de la charge particulaire est uniquement associée à la finesse du sédiment superficiel ; plus le sédiment est fin, plus les valeurs des paramètres β , H , C_1 et α sont élevées. Ces deux derniers résultats confirment et généralisent dans l'espace (à l'échelle du gradient côte-large) et dans le temps (à l'échelle annuelle) les principes énoncés plus haut (§ 6.3.3) concernant la possibilité pour des paramètres biologiques, ou du moins réactifs au sens de Corrsin (1961), de présenter une structuration propre, indépendante du forçage physique de la turbulence dans un milieu aussi dissipatif que la Manche Orientale.

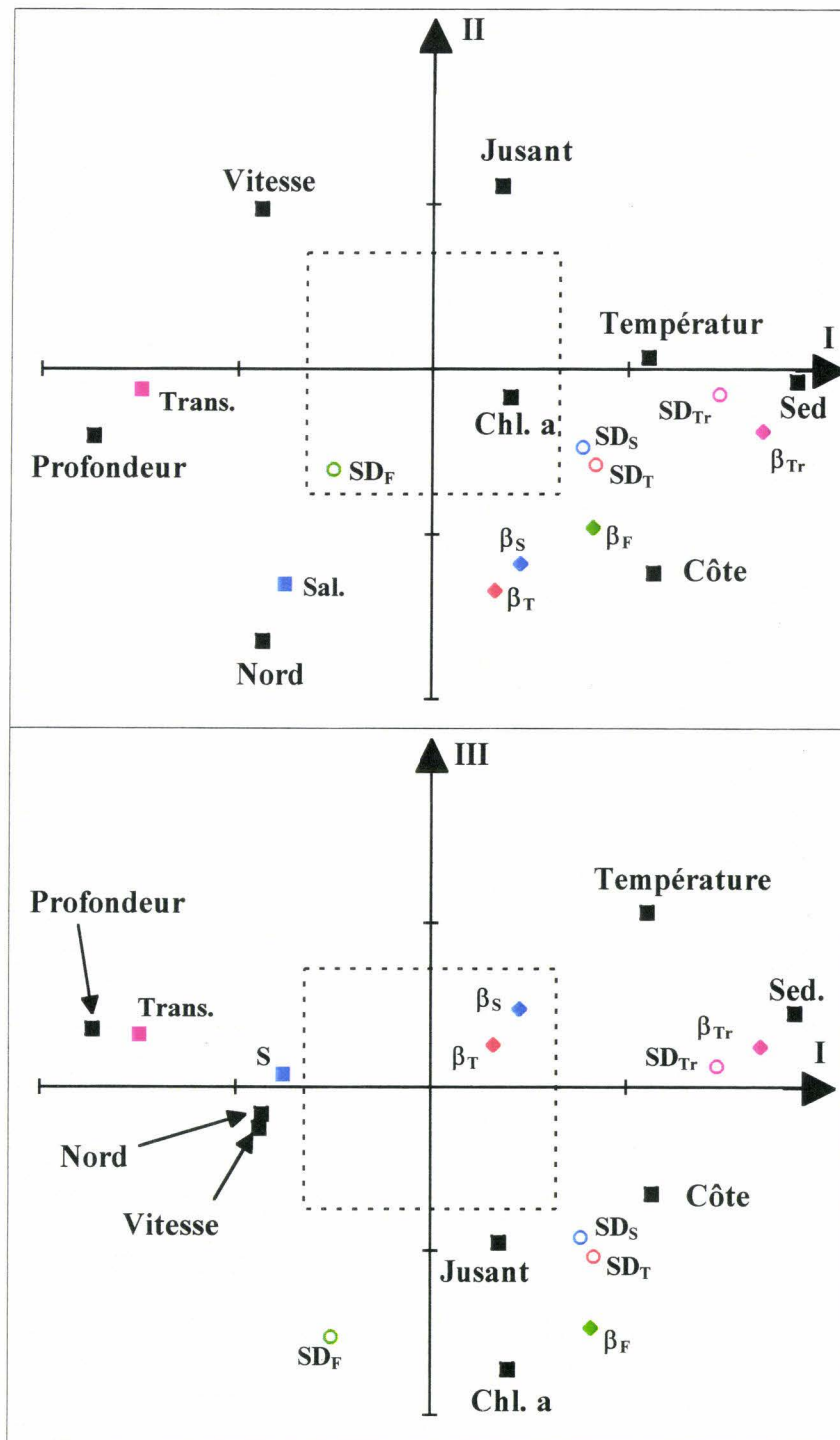


Figure 38A. Analyse Spatio-Temporelle de la structure Eulerienne. Après avoir réalisé une analyse en composantes principales sur les coordonnées spatio-temporelles (carrés noirs) des 22 séries temporelles de notre échantillonnage, nous avons considéré en tant que variables supplémentaires les valeurs moyennes (carrées), les sommes spectrales (*i.e.* une expression de la variabilité présente dans la série considérée ; cercles), et les exposants spectraux β (losanges) estimés pour la température (en rouge), la salinité (en bleu), la fluorescence *in vivo* (en vert) et la transmission (en rose). Ces variables sont positionnées dans les plans principaux en fonction de leur corrélation avec les axes principaux. Le carré central correspond au seuil de significativité de 5%.

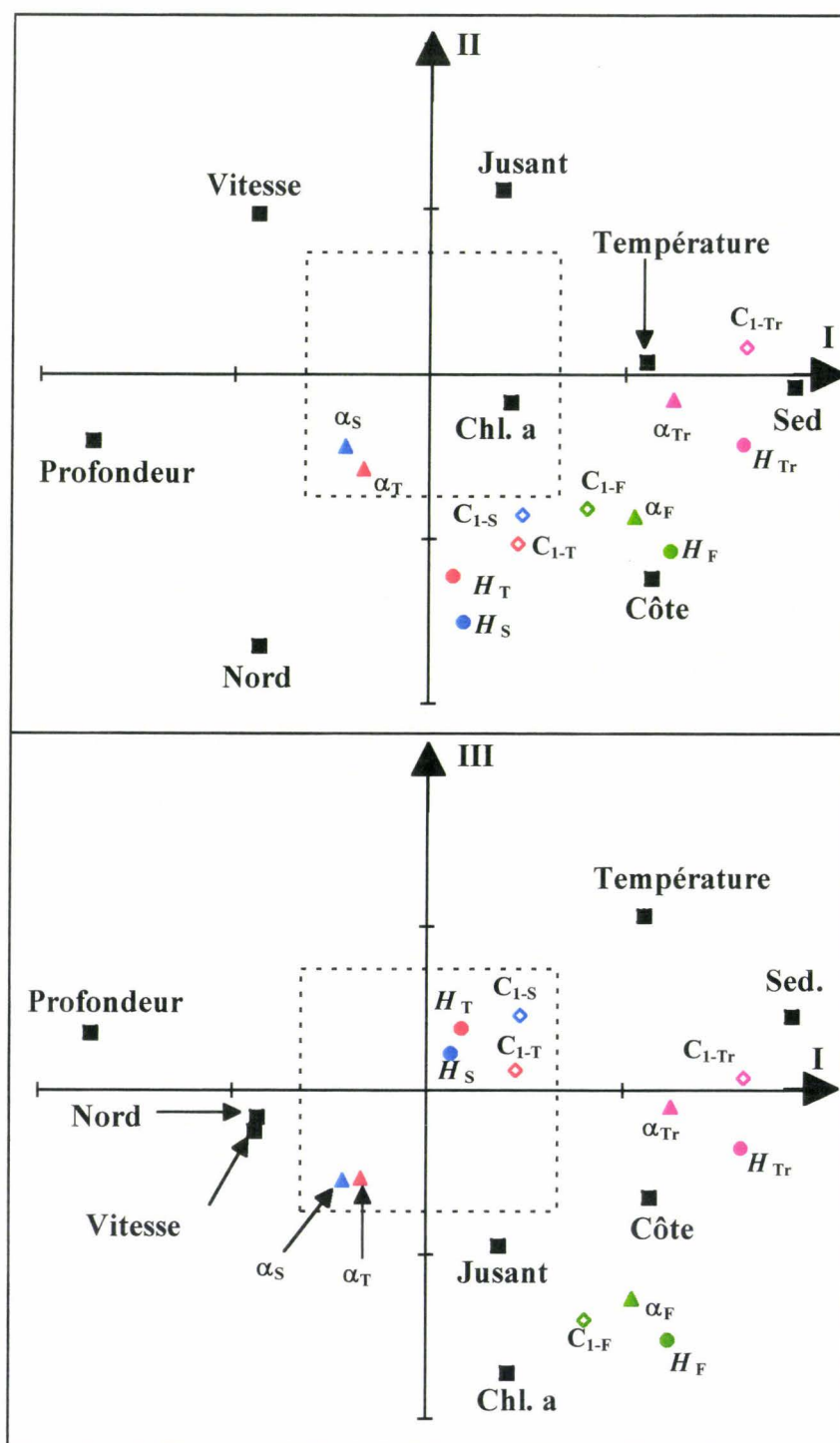


Figure 38B. Analyse Spatio-Temporelle de la structure Eulerienne. Même légende que Fig. 38A, mais ici, les variables supplémentaires sont les paramètres multifractals universels H (cercles), C_1 (losanges ouverts) et α (triangles) estimés pour la température (en rouge), la salinité (en bleu), la fluorescence *in vivo* (en vert) et la transmission (en rose). Le carré central représente correspond à un seuil de significativité de 5%.

Ainsi, d'un point de vue Eulerien il existe une hétérogénéité spatiale de la distribution inhomogène de paramètres physiques tels que température et salinité, comme de la charge en particule. Par contre, l'inhomogénéité de la distribution de la biomasse phytoplanctonique présente une hétérogénéité spatiale à l'échelle du gradient côte-large et une hétérogénéité temporelle associée à l'abondance phytoplanctonique.

En outre, ces résultats constituent à notre connaissance la première mise en évidence empirique de l'existence d'une structure inhomogène dans la distribution spatiale à petite échelle du matériel particulaire.

6.4.3. Hétérogénéité spatio-temporelle Lagrangienne

Notre approche de la structure spatio-temporelle de l'inhomogénéité Lagrangienne des données de température, salinité, fluorescence et transmission ne s'est faite ici que sur la base de 13 des 22 séries temporelles initialement disponibles. En effet, pour se placer aux échelles Lagrangiennes, nous avons moyenné les séries de données initiales, et nous avons choisi de ne considérer que les séries contenant au moins 256 points, dans le cadre d'analyses spectrales et multifractales [A16].

Comme précédemment, nous avons réalisé une AST dont les résultats sont plus directement interprétables qu'aux échelles Euleriennes. Ainsi, la structure inhomogène de la température et de la salinité n'apparaît jamais significativement représentée dans l'espace-temps de notre échantillonnage (Fig. 39A, B). Par contre, la structure inhomogène de la biomasse phytoplanctonique et de la charge particulaire présente une hétérogénéité temporelle très nette (Fig. 39B). Les paramètres β , H et C_1 reflètent ainsi un effet saisonnier associé au cycle de la température, alors que le paramètre α est associé à la concentration en chlorophylle a dans la colonne d'eau. Ceci suggère que dans le cadre d'une turbulence Lagrangienne, seul le paramètre α puisse rendre compte de processus de type "densité-dépendance". L'association des paramètres β , H et C_1 au cycle physique de la température semble donc indiquer que la structure inhomogène de la biomasse phytoplanctonique comme de la charge en particule puisse plutôt être associée à la nature qualitative des particules présentes dans la masse d'eau, soit de fait, aux successions phytoplanctoniques, et par voie de conséquence à des taux de croissance différents.

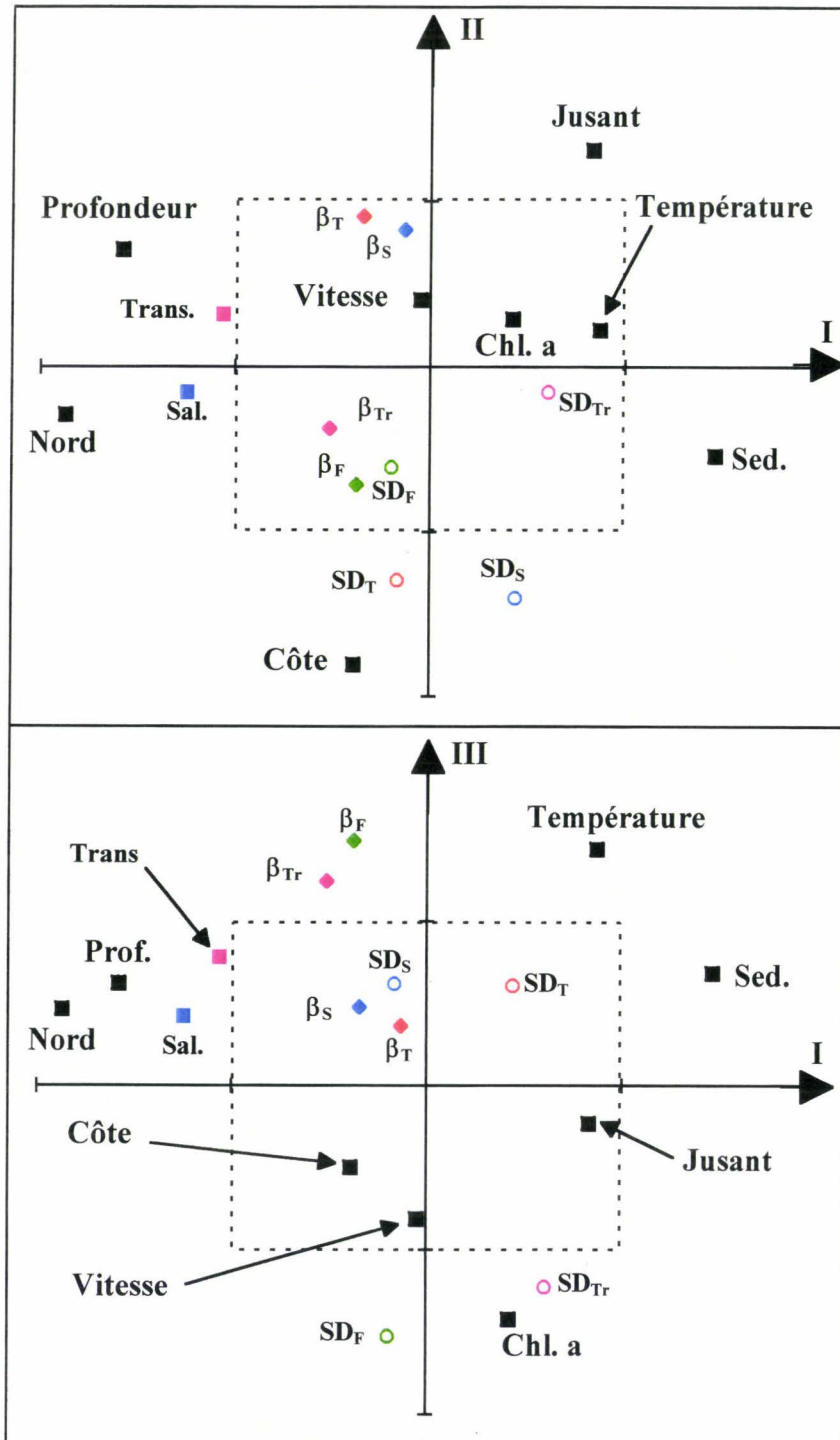


Figure 39A. Analyse Spatio-Temporelle de la structure Lagrangienne. Après avoir réalisé une analyse en composantes principales sur les coordonnées spatio-temporelles (carrés noirs) des 13 séries temporelles prises en compte aux échelles Lagrangiennes, nous avons considéré en tant que variables supplémentaires les valeurs moyennes (carrées), les sommes spectrales (*i.e.* une expression de la variabilité présente dans la série considérée ; cercles), et les exposants spectraux β (losanges) estimés pour la température (en rouge), la salinité (en bleu), la fluorescence *in vivo* (en vert) et la transmission (en rose) qui sont positionnées dans les plans principaux en fonction de leur corrélation avec les axes principaux. Le carré central correspond au seuil de significativité de 5%.

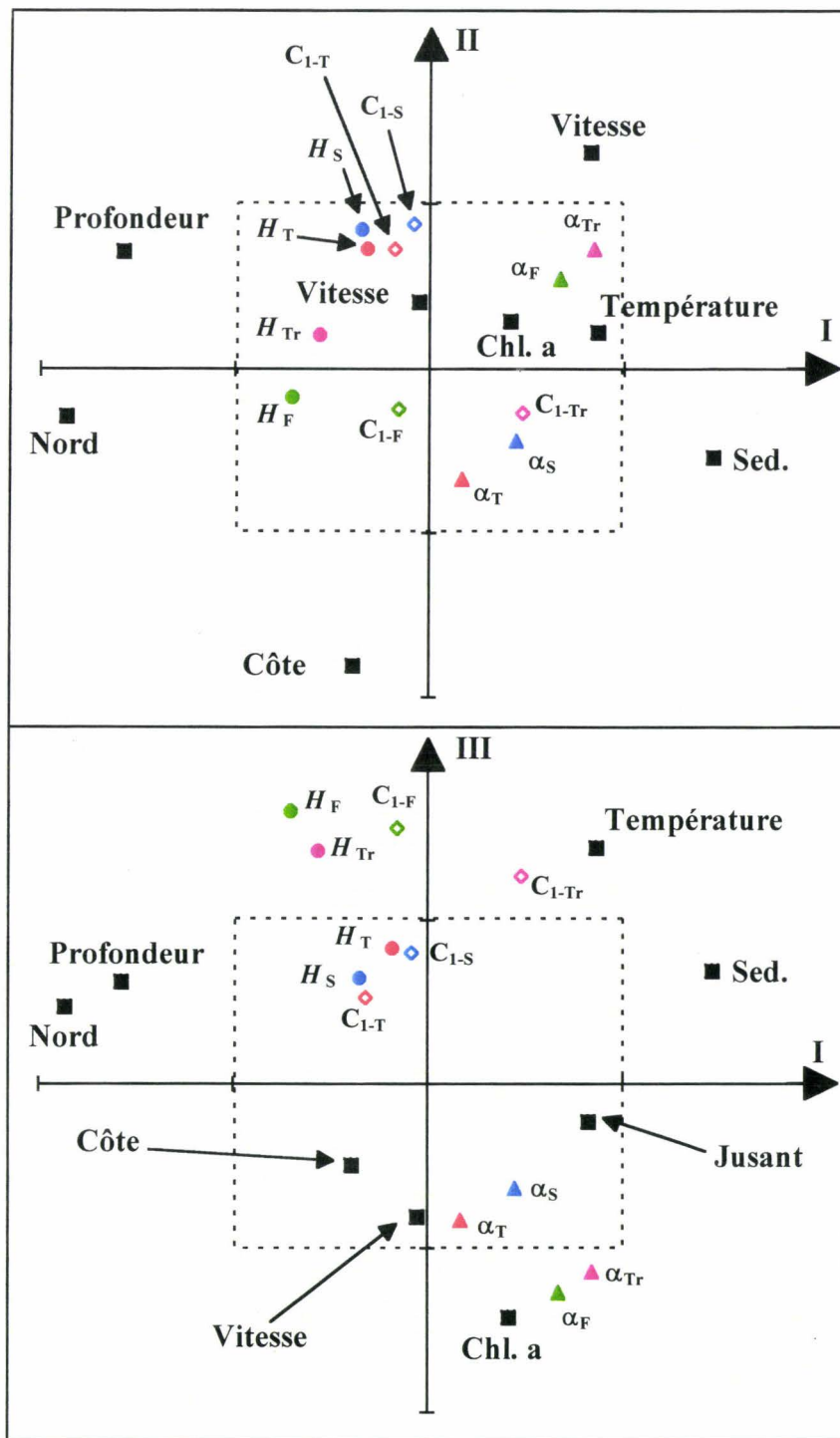


Figure 39B. Analyse Spatio-Temporelle de la structure Lagrangienne. Même légende que Fig. 39A, mais ici, les variables supplémentaires sont les paramètres multifractals universels H (cercles), C_1 (losanges ouverts) et α (triangles) estimés pour la température (en rouge), la salinité (en bleu), la fluorescence *in vivo* (en vert) et la transmission (en rose). Le carré central représente correspond au seuil de significativité de 5%.

Ainsi, d'un point de vue Lagrangien la structure physique présente une homogénéité spatio-temporelle alors que la structure de la biomasse phytoplanctonique et de la charge en particules présente une hétérogénéité temporelle probablement relative à la nature qualitative et quantitative des assemblages phytoplanctoniques.

La prise en compte du détail de la distribution de données de température, de salinité, de fluorescence *in vivo* et de transmission nous a ainsi conduit à considérer que la prise en compte de la variabilité d'un processus sous l'angle d'analyses "moyennes" telles que l'analyse spectrale était loin d'être suffisant. En outre, ces résultats nous amènent à relativiser les différentes interprétations et conclusions fondées sur les comparaisons des exposants spectraux β , notamment en terme de couplage entre processus, et plus particulièrement entre processus physiques et biologiques.

6.5. Du concept de couplage physique-biologie en écologie marine

De manière générale, le concept de couplage physique-biologie a été envisagé par le biais de l'analyse spectrale, la dépendance (ou l'indépendance) de la biologie à la physique sur une gamme d'échelles donnée étant estimée par la ressemblance (ou de la dissemblance) entre les pentes de leurs spectres de variance respectifs. Toutefois, dans le cadre multifractal (*cf.* § 6.3.2) nous avons montré qu'une similitude entre les comportements spectraux de deux distributions pouvait néanmoins conduire à une dissimilitude entre les comportements multifractals (exprimés en termes de valeurs des paramètres H , C_1 et α) de ces distributions. Toutefois, nous nous sommes demandés si le fait que deux distributions présentent des comportements multifractals extrêmement proches, voire indifférenciables sur la base de la comparaison des valeurs des paramètres H , C_1 et α , était suffisant pour statuer sur l'existence d'un couplage entre ces deux distributions.

Dans ce cadre, nous avons développé une méthode permettant d'estimer la qualité de l'association entre deux variables dont la variabilité peut être caractérisée en termes de multifractals (Encadré 5) ; cette méthode peut être considérée comme une généralisation de travaux antérieurs destinés à décrire le degré de corrélation existant entre des quantités distribuées de manière intermittente dans un milieu turbulent (Meneveau *et al.*, 1989 ; Schmitt *et al.*, 1996). Nous avons dans un premier temps estimé la nature de la relation entre

ENCADRE 5. MULTIFRACTALS, CORRELATION SIMPLE, CORRELATION MULTIPLE ET INDEPENDANCE

Soient X et Y deux variables aléatoires, telles que $E(X) = \mu_X$ et $E(Y) = \mu_Y$, dont la covariance est définie comme :

$$\text{Cov}(X, Y) = E[(X - \mu_X)E(Y - \mu_Y)] \quad (\text{E5.1})$$

Si X et Y sont **indépendantes**, alors la covariance vérifie :

$$\text{Cov}(X, Y) = E(X - \mu_X)E(Y - \mu_Y) = 0 \quad (\text{E5.2})$$

Si X et Y sont **dépendantes**, la covariance sera positive ou négative selon que les valeurs “fortes” de X seront associées à des valeurs “fortes” ou “faibles” de Y .

Considérons maintenant les variables aléatoires X_t et Y_t , dans un cadre invariant d'échelle, telles que [cf. (E1.3)] :

$$\langle (\Delta X_t)^q \rangle \approx t^{\zeta_X(q)} \quad (\text{E5.3})$$

et

$$\langle (\Delta Y_t)^q \rangle \approx t^{\zeta_Y(q)} \quad (\text{E5.4})$$

où $\zeta_X(q)$ et $\zeta_Y(q)$ sont les exposants caractéristiques de l'invariance d'échelle associée au moment d'ordre q .

Dans un contexte invariant d'échelle, le concept de covariance, ou de corrélation¹, défini plus haut peut être généralisé en considérant la distribution de la variable “jointe” $X_t Y_t$ définie comme (Feller, 1971) :

$$\langle [\Delta(X_t Y_t)]^q \rangle \approx t^{\zeta_{XY}(q)} \quad (\text{E5.5})$$

où $\zeta_{XY}(q)$ est l'exposant caractéristique de l'invariance d'échelle de la variable “jointe” $X_t Y_t$ associée au moment d'ordre q . Dans ce cadre, on parlera de **corrélation simple** entre les variables X_t et Y_t , si la fonction caractéristique $\zeta_{XY}(q)$ vérifie l'égalité suivante :

$$\zeta_{XY}(1) = \zeta_X(1) + \zeta_Y(1) \quad (\text{E5.6})$$

Cette relation, énoncée pour des moments d'ordre $q = 1$ et analogue de la relation (E5.1) dans un contexte invariant d'échelle, peut être généralisée à des moments d'ordre q . On parlera alors de **corrélation multiple** entre les variables X_t et Y_t lorsque la fonction caractéristique $\zeta_{XY}(q)$ vérifie :

$$\zeta_{XY}(q) = \zeta_X(q) + \zeta_Y(q) \quad (\text{E5.7})$$

Les variables X_t et Y_t seront **indépendantes** si et seulement si la relation (E5.7) n'est vérifiée pour aucun moment statistique d'ordre q (Feller, 1971).

Ainsi, seule l'absence de corrélation multiple entre deux variables invariantes d'échelle implique une indépendance statistique multi-échelle entre ces deux variables.

NOTES

¹ La corrélation entre 2 variables n'étant qu'une expression standardisée de leur covariance.

température et salinité avant de nous concentrer sur la nature du couplage physique-biologie tel qu'il semble apparaître dans les résultats précédents.

Nous avons ainsi calculé la distribution statistique de la variable “mixte” $(T_t S_t)$ associée à nos données de température (T_t) et de salinité (S_t) à haute fréquence, à la côte comme au large et d'un point de vue Eulerien comme Lagrangien, lorsque les exposants spectraux β de la température et de la salinité étaient similaires. Si la variable “mixte” $(T_t S_t)$ présente toujours un

comportement invariant d'échelle vérifiant la relation (E5.5) dans un cadre Eulerien comme Lagrangien (Fig. 40), la comparaison entre la fonction caractéristique $\zeta_{TS}(q)$ et les fonctions caractéristiques simples $\zeta_T(q)$ et $\zeta_S(q)$ [cf. (E5.7)] conduit à des résultats sensiblement plus complexes. En effet, si la relation (E5.6) est vérifiée dans tous les cas de figures, la relation (E5.7) ne l'est par contre pas systématiquement. Ainsi, aux échelles Euleriennes la relation (E5.7) n'est vérifiée que pour des moments $q \leq 2,5$ (Fig. 41A), ce qui indique que **d'un point de vue Eulerien les distributions de température et de salinité ne sont dépendantes (i.e. couplées) que pour les événements les plus fréquents dont l'intensité est faible**. Par contre, aux échelles Lagrangiennes l'égalité $\zeta_{TS}(q) = \zeta_T(q) + \zeta_S(q)$ [cf. (E5.7)] est vérifiée quel que soit le moment d'ordre q considéré (Fig. 41B). En outre, ces résultats sont en parfait accord avec les estimations empiriques des moments critiques des distributions Euleriennes [A7] et Lagrangiennes [A2] de la température et de la salinité. Les distributions Euleriennes de la température et de la salinité présentent respectivement des moments critiques de l'ordre de 2,5 et de 3,2 [A7], suggérant l'existence d'événements plus rares et plus forts dans la distribution de la salinité. Au contraire, les moments critiques Lagrangiens sont beaucoup plus élevés ($q_s \approx 10,5$) et similaires pour la température et la salinité. **D'un point de vue Lagrangien, les distributions de température et de salinité sont donc statistiquement dépendantes (i.e. couplées) quelles que soient les échelles et l'intensité des événements considérés.**

Par contre, s'il est raisonnable de parler de corrélation simple (Encadré 5) entre fluorescence et température d'une part [$\zeta_{TF}(1) = \zeta_T(1) + \zeta_F(1)$], et d'autre part entre fluorescence et salinité [$\zeta_{SF}(1) = \zeta_S(1) + \zeta_F(1)$] à petite échelle lorsque les comportements spectraux de la température, la salinité et la fluorescence sont comparables (cf. Tab. 1), la relation (E5.7) [i.e. $\zeta_{TF}(q) = \zeta_T(q) + \zeta_F(q)$ et $\zeta_{SF}(q) = \zeta_S(q) + \zeta_F(q)$] n'est jamais vérifiée pour des moments d'ordre $q > 2$ (Fig. 42A, B), même dans des situations où les paramètres multifractals obtenus pour la fluorescence *in vivo* sont très proches de ceux estimés pour la température et/ou la salinité (e.g. RENORA 4 ; cf. Tab. 1). D'autre part, lorsque le comportement spectral de la fluorescence est différent de celui de la température et de la salinité à petite échelle (i.e. transition biologie-physique ; § 6.3.2.2b) comme à plus grande échelle (i.e. transition physique-biologie ; § 6.3.2.2a), la fluorescence apparaît clairement indépendante de la température et de la salinité (Fig. 42C, D).

Ces résultats nous montrent ainsi que si une même cause (la turbulence) peut produire les mêmes effets sur un scalaire purement passif comme la température et sur la biomasse phytoplanctonique en terme de comportement statistique multi-échelle, i.e. une similarité de

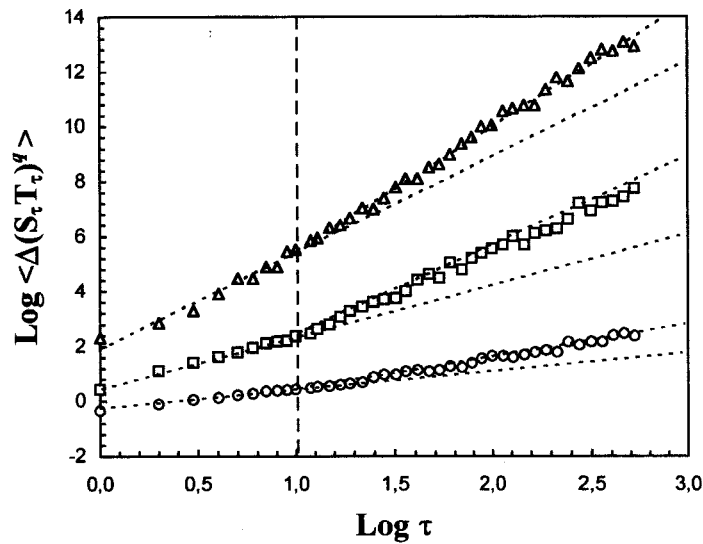


Figure 40. Fonctions de structure pour la variable “mixte” ($T_i S_i$) pour des moments d’ordre $q = 1, 2$ et 3 (de bas en haut), en coordonnées logarithmiques pour la série S3 (cf. A16). Deux régimes invariants d’échelle sont identifiables aux échelles inférieures et supérieures à 10,5 secondes, soit respectivement un régime inhomogène Eulerien et un régime inhomogène Lagrangien.

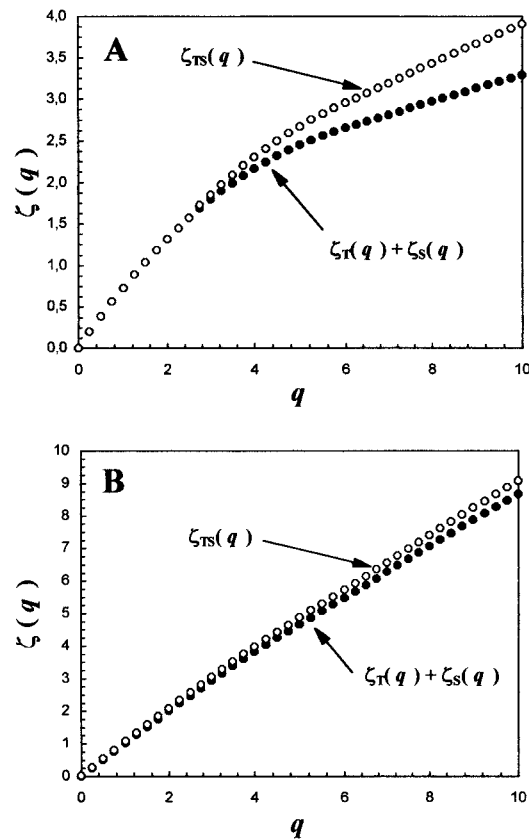


Figure 41. Comparaison entre les exposants invariants d’échelle $\zeta_{TS}(q)$ caractérisant la variable “mixte” ($T_i S_i$) et la somme [$\zeta_T(q) + \zeta_S(q)$] des exposants $\zeta_T(q)$ et $\zeta_S(q)$ caractérisant les structures inhomogènes de la température et de la salinité aux échelles Euleriennes (A) et Lagrangiennes (B) pour la série S3 (cf. A16).

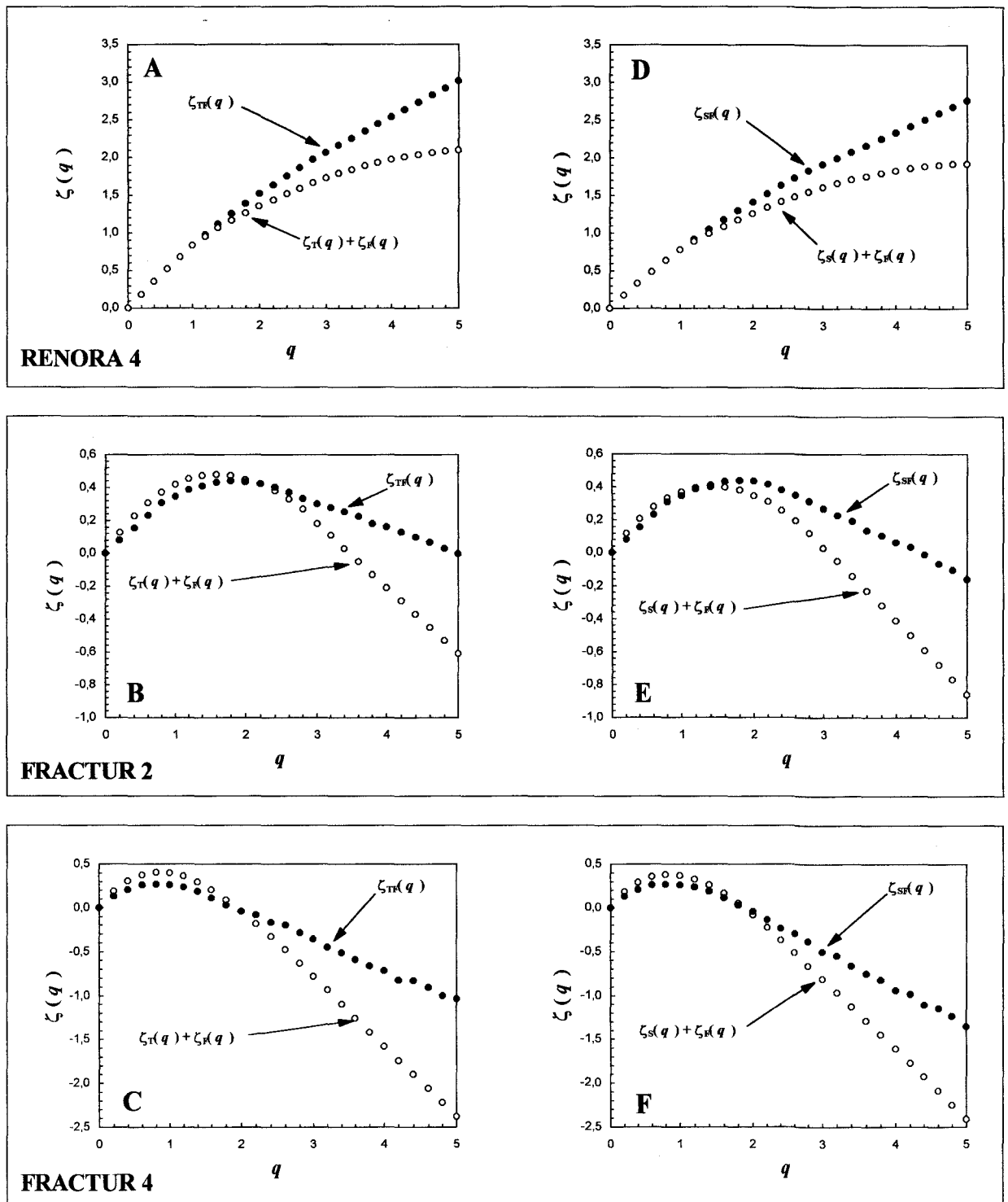


Figure 42. Comparaison entre les exposants invariants d'échelle $\zeta_{TF}(q)$ caractérisant la variable "mixte" ($T_I F_I$) et la somme [$\zeta_T(q) + \zeta_F(q)$] des exposants $\zeta_T(q)$ et $\zeta_F(q)$ caractérisant les structures inhomogènes de la température et de la fluorescence *in vivo* pour les campagnes RENORA 4 (A), FRACTUR 2 (B) et FRACTUR 4 (C), et entre les exposants invariants d'échelle $\zeta_{SF}(q)$ caractérisant la variable "mixte" ($S_I F_I$) et la somme [$\zeta_S(q) + \zeta_F(q)$] des exposants $\zeta_S(q)$ et $\zeta_F(q)$ caractérisant les structures inhomogènes de la température et de la fluorescence *in vivo* pour les campagnes RENORA 4 (D), FRACTUR 2 (E) et FRACTUR 4 (F).

leurs paramètres multifractals H , C_1 et α (cf. Tab. 1), cette ressemblance n'est pas suffisante pour conclure à l'existence d'un couplage multi-échelle et multi-intensité entre les deux variables considérées. Dans ce cadre, la prise en compte du détail de la structure de la distribution "jointe" de deux variables (cf. Encadré 5) apparaît donc essentielle dans l'estimation de la nature qualitative et quantitative du couplage existant entre ces variables, et autorise donc une ***généralisation multi-échelle et multi-intensité du concept de corrélation, ou de covariance, entre deux variables*** (cf. Encadré 5). Ainsi, deux variables seront fortement et faiblement couplées si leurs distributions présentent respectivement une dépendance pour des moments statistiques d'ordre élevés et faibles. Deux variables ne seront indépendantes que si elles ne présentent aucune corrélation, quel que soit le moment d'ordre q choisi. En dernier lieu, il convient de pondérer ces résultats dans la mesure où l'absence de couplage étroit entre les variables considérées ci-avant peut également être imputée à l'acte d'échantillonnage. En effet, les différents capteurs utilisés étant parfois séparés de plusieurs centimètres, les paramètres enregistrés ne le sont pas dans le même microenvironnement, et de fait ne permettent pas de statuer avec précision sur l'existence et la nature du couplage qui les associe.

Dans un écosystème pélagique à fort hydrodynamisme comme la Manche Orientale, nous avons montré que la distribution spatio-temporelle de paramètres physiques et biologiques présentait une organisation très particulière qu'il était possible de caractériser en terme de fractals et de multifractals, bien loin du cadre fédérateur des statistiques Gaussiennes. La question était alors d'estimer l'effet de ces structures sur le fonctionnement de l'écosystème. En effet, les concepts relatifs à la distribution des ressources et des consommateurs sont actuellement au centre du débat concernant l'importance relative des contrôles verticaux "bottom-up" et "top-down" (respectivement par la ressource et la prédation) dans la dynamique des populations et de communautés (e.g. Hunter & Price, 1992 ; Strong, 1992 ; Psenner & Sommaruga, 1992 ; Gasol *et al.*, 1997 ; Flinkman *et al.*, 1998 ; Peters *et al.*, 1998). Dans ce cadre, la plupart des réponses fonctionnelles des organismes à différentes concentrations de nourriture étant non-linéaires, la prise en compte des distributions fortement asymétriques (*i.e.* non-Gaussienne) et structurées dans l'espace et/ou le temps des sels nutritifs et de la biomasse phyto- et zooplanctonique apparaît essentielle dans la compréhension des mécanismes trophiques qui régulent les flux de matières et d'énergie dans l'écosystème pélagique (Currie, 1984a, b ; Rothschild, 1991).

Turbulence et hétérogénéité spatio-temporelle en Manche Orientale : implications sur les flux de carbone

Prendre conscience de ce qui s'est passé dans son esprit correspond exactement
à ce qui se passe dans la nature est une expérience incomparable,
la meilleure chose qui puisse arriver à un scientifique.
C'est impressionnant à chaque fois que cela se produit.
On a la surprise de découvrir qu'une construction élaborée par
son propre esprit peut effectivement se réaliser dans le monde réel.
Un grand choc, une grande, très grande joie

LEO KADANOFF

7. TURBULENCE ET HETEROGENEITE SPATIO-TEMPORELLE EN MANCHE ORIENTALE : IMPLICATIONS SUR LES FLUX DE CARBONE

L'influence potentielle et/ou réelle des processus turbulents sur la production biologique a été largement décrite depuis une cinquantaine d'années sur une vaste gamme d'échelles spatio-temporelles (*e.g.* Margalef, 1997). Toutefois, les études dévolues aux effets de la turbulence à petite échelle, voire à micro-échelle (*i.e.* échelles inférieures à 1 mètre), sont beaucoup moins nombreuses et ont une histoire beaucoup plus récente (Peters & Redondo, 1997). Dans ce cadre, le problème majeur auquel sont confrontés les écologistes est de définir la nature exacte des processus physiques comme biologiques se déroulant à cette échelle. De fait, il devient nécessaire de considérer des processus jusqu'alors négligés dans les travaux conduits antérieurement à des échelles plus grandes comme les adaptations individuelles des organismes phyto- et zooplanctoniques à la structure de leur environnement à micro-échelle.

7.1. Turbulence, hétérogénéité spatio-temporelle et populations phytoplanctoniques

Si de manière générale, la relation existant entre les populations phytoplanctoniques et la turbulence est largement reconnue (*e.g.* Estrada & Berdalet, 1997 ; Margalef, 1997), les effets de la turbulence à micro-échelle sont par contre beaucoup plus difficile à estimer. En effet, la gamme d'échelle relatives aux cellules phytoplanctoniques est bien inférieure à l'échelle de Kolmogorov (*i.e.* l'échelle en deçà de laquelle les effets de la viscosité ne peuvent plus être négligés et prennent le pas sur les processus turbulents). D'autre part, la plupart des études dévolues à l'étude des interactions entre phytoplancton et turbulence ont été conduites au laboratoire, très peu d'entre elles ont donné lieu à une quantification de l'intensité de la turbulence et du nombre de Reynolds (Thomas & Gibson, 1990), et lorsque cela a été le cas les niveaux de turbulence atteints sont parfois irréalistes (Howarth *et al.*, 1993). Enfin, aucune des études antérieures à ce travail n'a tenu compte de la structure intermittente de la turbulence, des sels nutritifs, de la biomasse phytoplanctonique, ni du comportement photoadaptatif individuel des cellules phytoplanctoniques dans les estimations de la production primaire.

7.1.1. Effets de l'inhomogénéité physique sur les flux de sels nutritifs

Les effets de la turbulence à micro-échelle sur le phytoplancton ont été essentiellement exprimés en terme d'augmentation du flux de sels nutritifs (Lazier & Mann, 1989 ; Karp-Boss *et al.*, 1996) autour des cellules phytoplanctoniques. Ainsi, Lazier & Mann (1989) et Karp-

Boss *et al.* (1996) ont respectivement montré que cet effet devenait négligeable pour des cellules de taille inférieure à 100 et 60 μm pour une intensité de turbulence élevée pour l'océan ouvert (*i.e.* $\varepsilon = 10^{-6} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$). Toutefois, ces différents travaux ont en commun de considérer que le taux de dissipation de l'énergie cinétique ε est distribué de manière homogène, ce qui apparaît aujourd'hui comme une hypothèse indéfendable compte tenu de la nature particulièrement intermittente de la turbulence (Frisch, 1995 ; Jimenez, 1997 ; Jou, 1997) [A7, A11, A14, A17].

Ainsi, sur la base de séries temporelles à haute fréquence (100 Hz) des fluctuations instantanées du taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente (Fig. 43A), nous avons montré que le flux de sels nutritifs autour d'une cellule phytoplanctonique était loin d'être constant et présentait au contraire une distribution particulièrement intermittente (Fig. 43B, C) [A11]. Dans ce cadre, il apparaît que la taille des cellules phytoplanctoniques influencées par la turbulence—en terme de flux de sels nutritifs autour de ces cellules—est nettement plus faible lorsque les estimations de ce flux sont basées sur les valeurs instantanées du taux de dissipation de l'énergie cinétique plutôt que sur leur valeur moyenne. De plus, le taux d'exposition de cellules phytoplanctoniques d'une taille donnée est également beaucoup plus important lors de la prise en compte de la distribution des valeurs locales du taux de dissipation de l'énergie cinétique (Fig. 44). Il apparaît donc clairement qu'à l'échelle de la cellule, l'estimation des effets de la turbulence sur le flux de sels nutritifs ne peut se résumer à la prise en compte du comportement moyen des processus de mélange turbulents [A11].

Toutefois, si la turbulence est susceptible d'influencer l'échelle d'influence et la durée du flux de sels nutritifs autour des cellules phytoplanctoniques, la disponibilité en sels nutritifs, *i.e.* la structure de leur distribution, n'en demeure pour autant pas moins un des éléments fondamentaux dans la compréhension des flux de matières au sein de l'écosystème pélagique. Dans ce cadre, nous nous proposons de tester l'effet potentiel de l'inhomogénéité et de l'hétérogénéité de la distribution des sels nutritifs mises en évidence au chapitre précédent (§ 6.3.3) sur les populations phytoplanctoniques.

7.1.2. Effets de l'inhomogénéité/hétérogénéité des sels nutritifs sur la croissance phytoplanctonique

De manière générale, la structure de la distribution des sels nutritifs aux plus petites échelles d'espace et de temps présente un certain nombre d'implications sur le fonctionnement de l'écosystème pélagique. Ainsi, certains auteurs soulignent l'importance du “*surge uptake*”

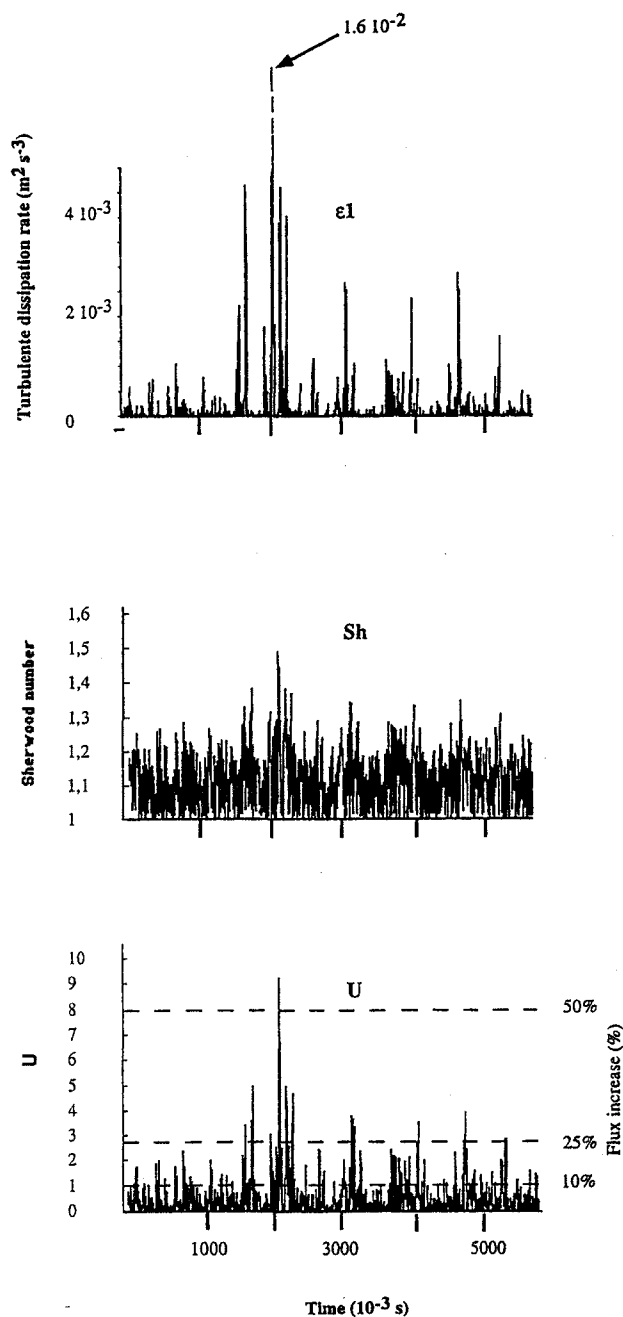


Figure 43. Echantillons de la distribution temporelle du taux de dissipation de l'énergie cinétique ϵ (A), estimé à partir de données de vitesse enregistrées à l'aide d'un vélocimètre à fil chaud derrière une turbulence de grille, de la distribution temporelle du nombre de Sherwood Sh (B) et du paramètre adimensionnel U (C) proposés respectivement par Karp-Boss *et al.* (1996), et Lazier & Mann (1989) pour décrire l'augmentation du flux de sels nutritifs autour d'une cellule phytoplanctonique par la turbulence (d'après A11).

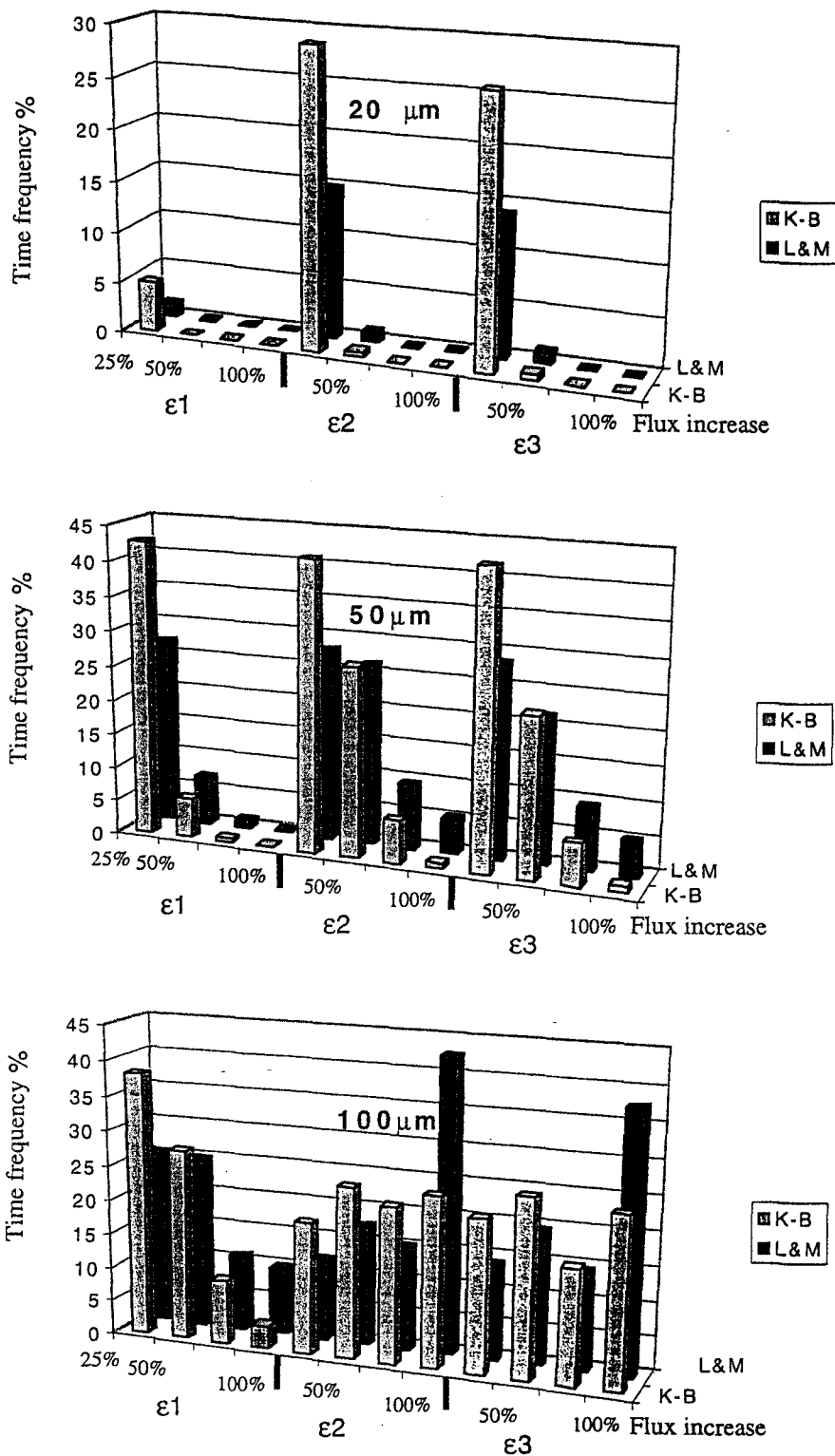


Figure 44. Fréquence temporelle de l'augmentation des flux de sels nutritifs autour d'une cellule phytoplanctonique par la turbulence estimés suivant Lazier & Mann (1989) et Karp-Boss *et al.* (1996) pour différentes tailles de cellules et intensités de la turbulence (d'après A11).

du phytoplancton en réponse à un fractionnement de la ressource en sels nutritifs (e.g. Goldman & Glibert, 1982 ; Collos, 1983 ; Raimbault & Gentilhomme, 1990). Dans ce cadre, une distribution intermittente de la ressource en sels nutritifs aura un effet positif sur la croissance du phytoplancton dans la mesure où une cellule phytoplanctonique vivant dans un milieu globalement pauvre (e.g. oligotrophe) n'aura besoin d'être exposée qu'à quelques pics de concentration pour obtenir sa ration quotidienne en sels nutritifs. Ainsi, la Diatomée *Thalassiosira pseudonana* exposée à une concentration saturante en ammonium pendant 3 à 3,5% de son temps de croissance¹⁶ (i.e. 2 jours) absorbe suffisamment d'ammonium pour satisfaire la demande en azote associée à sa croissance (McCarty & Goldman, 1979). En outre, certains travaux suggèrent que le taux d'absorption maximum d'une population phytoplanctonique augmente avec l'intervalle de temps séparant deux pics de concentrations en sels nutritifs (Turpin & Harrison, 1979 ; Turpin *et al.*, 1981). D'autre part, le découplage observé entre absorption et croissance observé lorsque cet intervalle augmente et associé à la formation d'une réserve intracellulaire de sels nutritifs (Collos, 1986 ; Sciandra, 1991) peut également être considéré comme une adaptation positive à une distribution intermittente de la ressource en sels nutritifs. Enfin, mis à part l'effet positif associé de manière spécifique au "surge uptake", une distribution intermittente de sels nutritifs peut également avoir un effet positif sur des organismes capables de détecter et d'exploiter des sources ponctuelles de nourriture comme certaines bactéries chimiotactiques (Blackburn *et al.*, 1998).

Toutefois, il apparaît que l'effet positif sur l'absorption associé à une adaptation à une distribution de sels nutritifs intermittente telle que le "surge uptake" doit être pondéré. Ainsi, dans la mesure où les espèces phytoplanctoniques présentant des taux d'absorption rapides sont généralement caractérisées par une affinité très forte pour les sels nutritifs (Healey, 1980), ces espèces sont susceptibles d'utiliser les sels nutritifs en concentration faible encore plus efficacement que les concentrations élevées associées à une distribution intermittente. Dans ce cadre, l'avantage compétitif généralement accordé aux espèces qui absorbent et stockent les sels nutritifs rapidement (Lehman & Scavia, 1982a, b) devient très relatif, d'autant plus si les pics de concentration ne représentent qu'une petite partie de la quantité totale de sels nutritifs absorbée par une cellule phytoplanctonique (Currie, 1984a). Dès lors, si l'on considère que le succès d'une espèce est associé à sa capacité à absorber des sels nutritifs, c'est la capacité à absorber les sels nutritifs à faible concentrations qui sera la plus déterminante (Currie, 1984a). D'autre part, il a été mis en évidence de manière empirique que l'absorption des sels nutritifs

¹⁶ Le temps de croissance est défini ici comme l'inverse du taux de croissance α (s^{-1}) défini au chapitre 5 (cf. § 5.1.2).

par le phytoplancton pouvait être moins efficace lorsque leur concentration est élevée (Dugdale, 1977). Dans ce cadre, suivant l'hypothèse selon laquelle le taux d'absorption maximum varie en raison inverse du quota cellulaire (Droop, 1968 ; Currie, 1984a), une distribution intermittente aura un effet négatif dans la mesure où l'absorption sera moins efficace aux concentrations élevées. Cette hypothèse semble pouvoir être confirmée par les travaux de Lehman & Scavia (1982a) qui ont montré des taux d'absorption plus forts pour des cellules soumises à une ressource homogène que pour des cellules soumises à une distribution intermittente en sels nutritifs. En outre, des travaux théoriques conduits sur la relation de Michaelis-Menten—largement utilisée pour décrire la dépendance de la biomasse phytoplanctonique à la disponibilité en sels nutritifs—ont montré que le taux d'absorption moyen était plus faible en considérant une distribution intermittente plutôt qu'une distribution uniforme des sels nutritifs (Currie, 1984b).

Toutefois, la relation de Michaelis-Menten n'apparaît pas adaptée à l'estimation de l'absorption lorsque la concentration en sels nutritifs varie dans le temps (*e.g.* Goldman & Glibert, 1982). Dans ce cadre, il convient de remarquer qu'à l'heure actuelle la quantification de l'effet d'une distribution intermittente de la ressource en sels nutritifs sur l'absorption de ses sels par le phytoplancton reste encore problématique, faute de modèle adapté à l'absorption de sels nutritifs distribués de manière inhomogène.

En effet, si le modèle de Michaelis-Menten a été amélioré et dérivé de manière à tenir compte de processus tels que le quota cellulaire (Droop, 1968 ; Turpin *et al.*, 1991 ; Haney & Jackson, 1996), la phénoménologie cellulaire relative à l'absorption des molécules de nutriments (Aknes & Egge, 1991), le temps d'assimilation des sels nutritifs (Davidson & Cunningham, 1996) ou l'interaction entre sels nutritifs (Flynn *et al.*, 1997), à notre connaissance un seul modèle a tenté de rendre compte de manière réaliste des effets potentiels d'une distribution inhomogène de sels nutritifs sur la croissance phytoplanctonique, et ce sur la base d'une adaptation des cellules à des pics de concentration en sels nutritifs (Turpin *et al.*, 1981). Toutefois, ce modèle a récemment été invalidé mathématiquement dans le cadre de deux espèces phytoplanctoniques en compétition pour une même ressource (Poggiale & Lagadeuc, *com. pers.*). Même si des travaux récents montrent que les modèles d'agrégation (*e.g.* Isawa *et al.*, 1987, 1989) présentent des perspectives intéressantes pour la modélisation de ce phénomène (Poggiale & Lagadeuc, *com. pers.*), ces modèles seront extrêmement difficiles à valider, et ce quels qu'ils soient, compte tenu des problèmes associés à la

détermination empirique des cinétiques d'absorption des sels nutritifs par le phytoplancton (Flynn, 1998).

Enfin, il semble que la variabilité observée dans la croissance de cellules phytoplanctoniques soumises à des apports de sels nutritifs intermittents soit beaucoup plus forte que celle de cellules soumises à une ressource distribuée de manière uniforme (Lehman & Scavia, 1982a). Il apparaît donc clairement, comme le suggéraient Yamazaki (1993) et Levin (1994), qu'*à l'échelle de la cellule, l'estimation des effets de la turbulence sur le flux de sels nutritifs ne peut se résumer à la prise en compte du comportement moyen des processus de mélange turbulent*. Ces considérations se rapportant à la production primaire azotée, nous nous sommes intéressés à la production primaire carbonée par le biais de deux aspects complémentaires des effets de la turbulence sur la biomasse phytoplanctonique au sein d'un écosystème côtier : l'inhomogénéité et l'hétérogénéité caractérisant cette biomasse et la photoadaptation des cellules phytoplanctoniques.

7.1.3. Turbulence, distribution de la biomasse phytoplanctonique et production primaire

7.1.3.1. Distribution spatio-temporelle de la biomasse phytoplanctonique et production primaire

De manière générale, la production primaire phytoplanctonique peut être estimée comme le produit de la biomasse phytoplanctonique par une fonction nonlinéaire de l'intensité lumineuse [cf. A6, Eq. (9) et A19, Eq. (3)]. En revanche, à une profondeur donnée, soit à une intensité lumineuse donnée, la production primaire est une fonction linéaire de la biomasse phytoplanctonique. Par conséquent, une distribution inhomogène de la biomasse phytoplanctonique, telle que celles mises en évidence au chapitre précédent (§ 6.2 & 6.3), ne peuvent avoir aucun effet sur l'estimation de la production primaire (Currie, 1984b) [A17]. Par contre, la production primaire étant une fonction de l'intensité lumineuse incidente, la nature de la relation entre production primaire et biomasse phytoplanctonique varie fortement d'une profondeur à l'autre, de manière nonlinéaire et ce, indépendamment de la nature de la distribution de cette biomasse [A19].

Dans ce cadre, nous nous sommes intéressés aux effets potentiels de la structure verticale inhomogène de la biomasse phytoplanctonique mise en évidence au chapitre précédent (cf. § 6.2) et nous avons obtenu les résultats suivants, très spécifiques entre les eaux du large et les eaux côtières [A19]. Dans les **eaux du large**, où les dimensions fractales de la



distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique sont systématiquement plus élevées qu'à la côte et homogènes à l'échelle du cycle de marée (*cf.* § 6.2), nous n'avons pu mettre en évidence aucune différence significative entre les estimations de la production primaire réalisées en considérant une biomasse phytoplanctonique moyenne comme en considérant sa nature inhomogène (Fig. 45A). Par contre, **dans les eaux côtières**, nos estimations de la production primaire se sont révélées particulièrement variables. Ainsi, en jusant où les dimensions fractales sont plus fortes qu'en flot (*cf.* § 6.2 ; Fig. 12A), nous n'observons pas de différences entre les estimations de production primaire. Au contraire, en flot, où les dimensions fractales sont plus faibles qu'en jusant (*cf.* § 6.2 ; Fig. 12A), les estimations de production primaire varient de $\pm 25\%$ par rapport aux estimations réalisées sur la base d'une distribution uniforme de cette biomasse de la surface au fond (Fig. 45B) [A19].

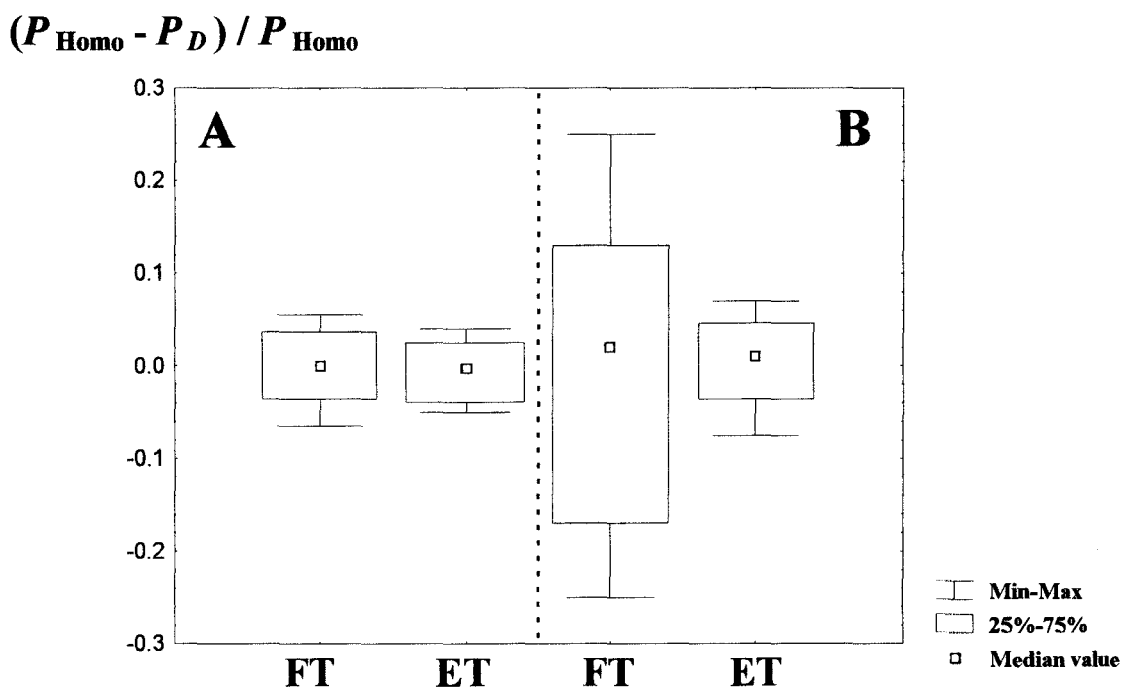


Figure 45. Bilans de production primaire, estimés comme le pourcentage d'augmentation entre les estimations de production primaire obtenues en considérant une distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique uniforme (P_{Homo}) ou inhomogène (P_D) en flot (FT) et en jusant (ET) au large (A) et à la côte (B) (d'après A19).

Toutefois, le modèle considéré, s'il nous permet de générer dans un cadre purement stochastique des distributions extrêmement proche des distributions empiriques (Fig. 46) [A19], ne nous autorise aucun contrôle des profondeurs auxquelles vont se produire les pics d'abondance phytoplanctonique, ce qui explique la grande variabilité de nos estimations de production primaire [A19]. De plus, dans l'absence de phénoménologies responsables de cette

structure particulière, et compte tenu de l'extrême sensibilité des estimations de la production primaire phytoplanctonique à l'histoire lumineuse des cellules phytoplanctoniques (Lizon *et al.*, 1995 ; Lizon & Lagadeuc, 1998), nous nous sommes plutôt attachés à décrire à l'échelle de la cellule les processus susceptibles d'influer sur les capacités photosynthétiques des populations phytoplanctoniques.

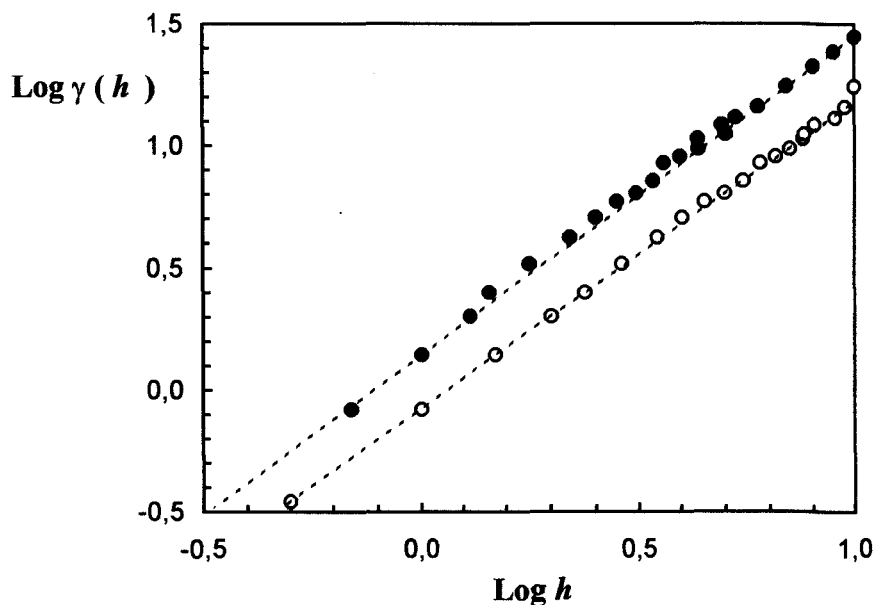


Figure 46. Comparaisons des semivariogrammes calculés à partir d'un profil vertical de fluorescence *in vivo* enregistré à la côte en flot et caractérisé par une dimension fractale $D=1,35$ (i.e. $m=1,30$; cercles blancs) et un profil vertical simulé en introduisant la dimension $D=1,35$ dans l'algorithme du "random midpoint displacement" (i.e. $m=1,28$, soit $D=1,36$; cercles noirs) (d'après A19).

7.1.3.2. Turbulence, photoadaptation et production primaire : approche Lagrangienne

Le modèle mis en place a consisté à coupler un modèle physique de transport vertical à un modèle biologique de production primaire en fonction de la lumière incidente dans lequel nous avons pris en compte les processus de photoadaptation associé au mélange vertical [A6]. Sur cette base, nous nous sommes intéressés aux estimations de bilans de production photosynthétique associés à un forçage périodique du mélange vertical exprimé en termes de vitesse de courant et de coefficient de diffusivité verticale à l'échelle d'un demi-cycle de mortes-eaux/vives-eaux (ME/VE) [A6].

a. Photoadaptation et mélange vertical

Nos simulations ont montré que les paramètres photosynthétiques présentaient des gradients verticaux, mais seulement en ME. Ces résultats indiquent que les cellules phytoplanctoniques ont le temps d'adapter leur propriétés photosynthétiques au gradient de lumière. Par contre, en VE les paramètres photosynthétiques ne présentent pas de gradient vertical, mais une forte variabilité à chaque profondeur considérée. Ainsi, lorsque l'hydrodynamisme augmente (à l'échelle du cycle ME/VE comme à celle du cycle pleine mer/basse mer), les échelles de temps caractéristiques du mélange vertical deviennent plus faibles que celles associées aux processus de photoadaptation et les cellules ne présentent donc qu'une adaptation partielle à leur environnement lumineux [A6], en conformité avec les observations de terrain (Lizon *et al.*, 1995 ; Lizon, 1997).

Les processus de mélange vertical contrôlent donc les processus de photoadaptation à l'échelle du cycle pleine mer/basse mer en ME, comme à l'échelle du cycle ME/VE.

Les processus photoadaptatifs ne sont donc pas à considérer comme des phénomènes moyens, mais comme une juxtaposition d'événements distincts en milieu turbulent [A6]. Ces résultats soutiennent ainsi la thèse défendue ici selon laquelle il devient indispensable en écologie, et plus particulièrement en écologie marine compte tenu du couplage extrêmement fort existant entre processus physiques et biologiques, de considérer les plus petites échelles d'espace et de temps. Des propriétés macroscopiques nouvelles sont ainsi capables d'émerger en raison de phénomènes de résonance existant entre les échelles caractéristiques des processus à micro-échelle.

b. Bilan de production phytoplanctonique et mélange vertical

Il convient tout d'abord de noter que les bilans journalier de production photosynthétique affichent des valeurs d'autant plus élevées que la quantité de lumière disponible dans la couche de mélange est grande, et ce quelles que soient les conditions hydrodynamiques [A6]. D'autre part, le contrôle de la production primaire journalière apparaît intimement lié aux processus de mélange vertical *via* les processus de photoadaptation à micro-échelle. Ainsi, les différences de production entre conditions de VE et de ME sont de l'ordre

de 40% si les processus photoadaptatifs sont pris en compte dans nos estimations, contre 4,2% si ces processus sont négligés.

La prise en compte des processus photoadaptatifs à micro-échelle ont donc un effet considérable sur les estimations de production primaire journalière, il y a bien transfert d'échelle.

Ainsi, il apparaît clairement que les estimations de la production primaire dans l'océan côtier doivent prendre en compte non seulement la lumière incidente, la nature des processus de mélange turbulent (§ 7.1.1), la disponibilité en sels nutritifs (§ 7.1.2) et la distribution de la biomasse phytoplanctonique (§ 7.1.3.1), mais aussi les processus de photoadaptation cellulaire associés à l'intensité du mélange vertical. Dans ce cadre, le modèle Lagrangien suggère que la théorie selon laquelle les cellules phytoplanctoniques sont adaptées à une intensité de lumière incidente moyenne de la colonne d'eau n'est valable que d'un point de vue populationnel [A6].

Toutefois, le comportement d'une cellule phytoplanctonique tel que représenté dans le cadre du modèle Lagrangien peut, *a priori*, paraître incompatible avec les estimations de production primaire basées sur la distribution inhomogène de la biomasse phytoplanctonique à l'échelle de la colonne d'eau. En effet, les concepts relatifs aux effets de la distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique sur la production primaire (§ 7.1.3.1) négligent les processus se déroulant à l'échelle de la cellule, et les concepts relatifs aux effets des processus de photoadaptation à l'échelle de la cellule sur la production primaire (§ 7.1.3.2) négligent les processus d'agrégation conduisant à une structure inhomogène de la biomasse phytoplanctonique à l'échelle de la colonne d'eau. Nous verrons au chapitre 8 que ces deux approches peuvent néanmoins avantageusement être associées de manière à fournir des estimations de la production primaire phytoplanctonique sur la base d'hypothèses de fonctionnement plus complexes mais plus réalistes.

Pour l'heure, compte tenu de la structure inhomogène de la distribution de la biomasse phytoplanctonique à micro-échelle et de son hétérogénéité spatio-temporelle (§ 6.3.2, § 6.3.3 et § 6.4), nous nous sommes intéressés à l'effet de ces structures sur la trophodynamique du zooplancton. Toutefois, avant de considérer dans le détail les effets de telles distributions sur le processus d'ingestion en lui-même, nos investigations ont porté sur le taux de rencontre, processus déterminant immédiatement antérieur à l'ingestion.

7.2. Turbulence, inhomogénéité/hétérogénéité spatio-temporelle et trophodynamique du zooplancton

7.2.1. Inhomogénéité et taux de rencontre : vers une nouvelle phénoménologie

Ce travail est parti d'un constat relativement simple [A13]. Classiquement, les effets de la turbulence sont exprimés en terme d'augmentation du taux de contact entre un prédateur et ses proies et d'augmentation (ou de diminution) de l'ingestion (*e.g.* Rothschild & Osborn, 1988 ; Sundby & Fossum, 1990 ; MacKenzie & Leggett, 1991 ; MacKenzie *et al.*, 1994). Toutefois, partant du fait que la turbulence est génératrice d'inhomogénéité [A1-2, A4, A7-8 A15-16] et que la plupart des crustacés zooplanctoniques ont des vitesses de nage suffisamment élevées pour être indépendants de l'advection turbulente (Squires & Yamazaki, 1995 ; Lagadeuc *et al.*, 1997), même dans des milieux extrêmement turbulents (*cf.* § 6.3.2.2b), nous avons formulé l'hypothèse suivante [A13] :

Une augmentation du taux de rencontre entre prédateurs et proies et/ou du taux d'ingestion d'un prédateur pourrait ne pas être uniquement une conséquence directe de la turbulence, mais une conséquence indirecte associée à une exploitation active par un prédateur de proies distribuées de manière inhomogène.

Ainsi, comme nous l'avons fait ci-avant dans le cadre de l'augmentation du flux de sels nutritifs autour d'une cellule phytoplanctonique sous l'effet de la turbulence (§ 7.1.1), nous avons tout d'abord testé l'effet d'une turbulence intermittente sur la base d'une dérivation multifractale des équations "classiques" du taux de rencontre entre un prédateur et ses proies. Puis, à partir d'hypothèses comportementales simples tirées de la littérature sur le sujet, nous nous sommes intéressés à l'effet d'une réponse comportementale à une ressource inhomogène sur le taux de rencontre entre un prédateur et ses proies.

7.2.2. Inhomogénéité physico-biologique et taux de rencontre : approche analytique [A17]

En écologie pélagique, le taux de rencontre, E , entre un prédateur et ses proies¹⁷, qu'elles soient phyto- ou zooplanctoniques, a été formulé de différentes manières depuis les

¹⁷ Le taux de rencontre E s'exprime en "nombre de proies rencontrées par unité de temps".

travaux de Gerritsen & Strickler (1977) et Rothschild & Osborn (1988). En particulier, Kiørboe & Saiz (1995) ont décomposé le taux de rencontre E en deux contributions, l'une d'origine purement physique, $E_{turbulence}$, et l'autre purement biologique, $E_{comportement}$ telles que [A17] :

$$E = E_{turbulence} + E_{comportement} \quad (7)$$

avec

$$E_{turbulence} = K_1 C \varepsilon^{1/3} \quad (8)$$

et

$$E_{comportement} = K_2 C v \quad (9)$$

où K_1 et K_2 sont des constantes, C la concentration en proies, ε le taux de dissipation de l'énergie cinétique et v la vitesse de nage du prédateur. Si dans l'exemple traité ici, nous nous sommes concentré sur les relations entre un prédateur zooplanctonique et des proies phytoplanctoniques dont la vitesse a donc été négligée [A17], ce travail est généralisable à d'autres types de prédateurs et de proies, *e.g.* des larves de poissons et des crustacés zooplanctoniques.

De manière générale, les estimations des taux de rencontre associés à la turbulence et au comportement sont basés sur des valeurs moyennes de la concentration en proies et du taux de dissipation de l'énergie cinétique, *i.e.* $E_{turbulence} = E(C_0, \varepsilon_0)$ et $E_{comportement} = E(C_0)$, avec $\langle C \rangle = C_0$ et $\langle \varepsilon \rangle = \varepsilon_0$. Toutefois, nous avons montré ci-avant que C et ε étaient distribuées de manière inhomogène (*i.e.* multifractale). De fait, les équations (8) et (9) peuvent être réécrite dans un cadre multifractal comme [A17] :

$$E'_{turbulence} = \langle E(C, \varepsilon) \rangle = K_1 C_0 \varepsilon_0^{1/3} \lambda_\varepsilon^{K_\varepsilon(1/3)} \quad (10)$$

et

$$E'_{comportement} = \langle E(C) \rangle = K_2 C_0 v \quad (11)$$

où λ_ε et $K_\varepsilon(q)$ sont respectivement le rapport d'échelle et la fonction caractéristique de l'intermittence du taux de dissipation de l'énergie cinétique [A7].

Dans un premier temps, nous nous sommes intéressés aux effets des distributions inhomogène de la turbulence et des proies phytoplanctoniques sur le taux de rencontre physique $E'_{turbulence}$. Il apparaît ainsi clairement que la prise en compte de l'inhomogénéité de la distribution des proies n'a aucun effet sur $E'_{turbulence}$, $E'_{turbulence}$ étant une fonction linéaire de C_0 [A17] [*cf.* Eq. (10)]. Par contre, la prise en compte de la distribution inhomogène de la

turbulence (Fig. 47) nous amène à $E'_{turbulence} < E_{turbulence}$, *i.e.* $E'_{turbulence} = k_1 \cdot E_{turbulence}$ avec $k_1 \in [0,30 - 0,35]$ [A17].

La prise en compte de la moyenne du taux de dissipation de l'énergie cinétique plutôt que sa structure inhomogène conduit à surestimer de 30 à 35% le taux de rencontre proie-prédateur dû à la turbulence.

Ensuite, il apparaît que la prise en compte de l'inhomogénéité de la distribution des proies n'a pas d'effet sur le taux de rencontre biologique $E'_{comportement}$ [Eq. (11)]. Toutefois, il est aujourd'hui irréaliste de modéliser le comportement d'un prédateur zoo- ou ichtyoplanctonique en le considérant comme une particule caractérisée uniquement par sa vitesse de nage v [*cf.* Eq. (11)]. Ainsi, sur la base de 3 hypothèses comportementales tirées et adaptées de la littérature [A17], nous avons testé l'effet potentiel d'une adaptation du comportement natatoire à une ressource inhomogène sur le taux de rencontre biologique. Ces hypothèses sont toutes basées sur une réponse comportementale de type "densité-dépendance" à une ressource inhomogène, à savoir i) une vitesse de nage v qui augmente avec la concentration en nourriture ; ii) une stratégie d'exploitation d'une ressource inhomogène (*i.e.* le temps passé dans une zone riche en nourriture est d'autant plus grand que la concentration y est élevée) ; et iii) une

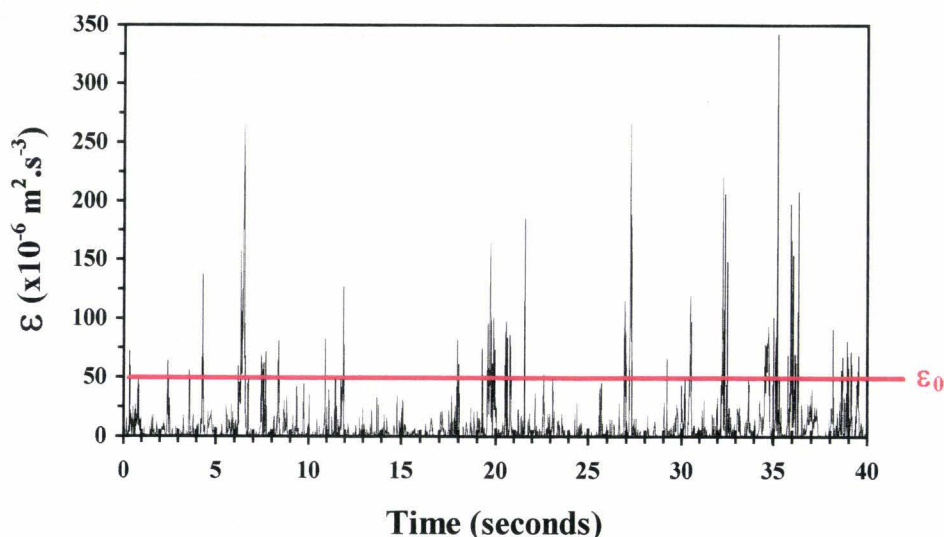


Figure 47. Comparaisons entre la distribution des valeurs instantanées du taux de dissipation de l'énergie cinétique ε obtenues par intégration fractionnaire des données de vitesse recueillies à l'aide d'un vélocimètre à fil chaud derrière une turbulence de grille et le taux de dissipation moyen ε_0 obtenu par analyse spectrale (d'après E20).

combinaison des 2 points précédents. Dans tous les cas, le fait de considérer une distribution inhomogène de proies plutôt qu'une concentration moyenne C_0 (Fig. 47) conduit à considérer que $E'_{\text{comportement}} > E_{\text{comportement}}$, i.e. $E'_{\text{comportement}} = k_2 \cdot E_{\text{comportement}}$ avec $k_2 \in [2 - 60]$ [A17].

L'absence de prise en compte des éventuelles adaptations comportementales des organismes à une ressource inhomogène conduit à sous-estimer le taux de rencontre proie-prédateur dû à la biologie des organismes d'un facteur 2 à 60.

Ici encore, ces résultats nous amènent à mettre en avant la prépondérance d'une réponse individuelle à une ressource distribuée de manière inhomogène. Ainsi, sur la base de règles comportementales extrêmement simples, nous nous proposons de développer le concept d'approche Lagrangienne dans le cadre d'une modélisation multi-agents du comportement alimentaire d'un copépode évoluant dans un champ de phytoplancton inhomogène.

7.2.3. Inhomogénéité/hétérogénéité biologique : approche multi-agents

Jusqu'à présent, la trophodynamique des copépodes a été représentée par des modèles en boîtes (Fig. 48 ; Caparroy & Carlotti, 1996) ou des modèles analytiques tels que celui présenté au paragraphe précédent [A17], permettant de décrire les processus signifiants en terme de flux entrant et sortant et de fonction de transfert. Dans ce cadre, la modélisation du comportement

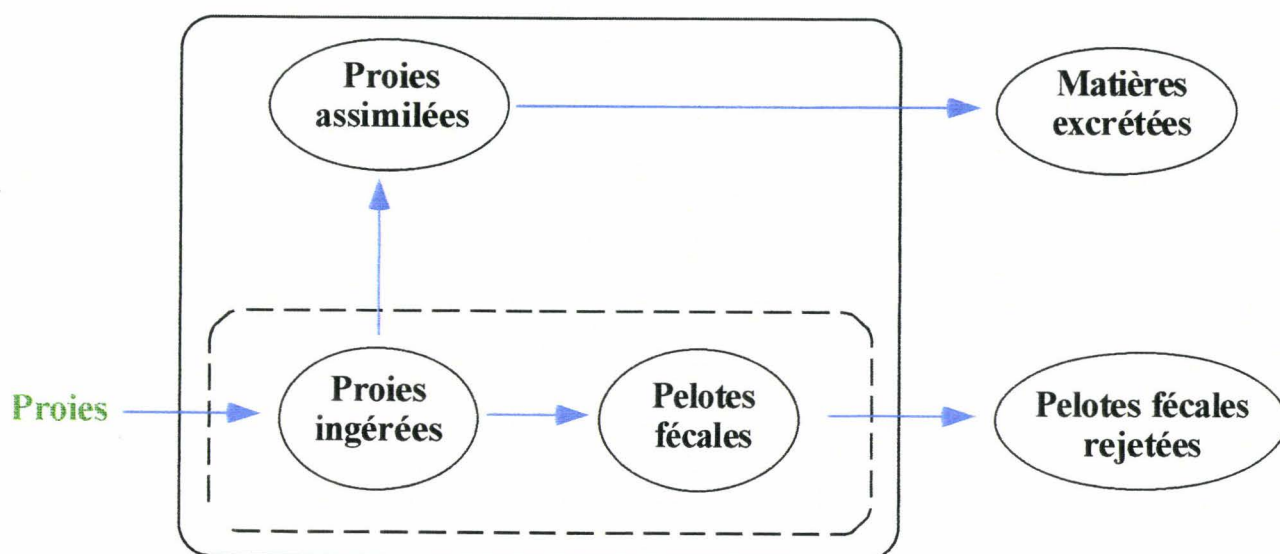


Figure 48. Modèle en boîte du processus d'ingestion (d'après Caparroy & Carlotti, 1996).

alimentaire d'un copépode inclut les processus suivant : une proie (*e.g.* une cellule phytoplanctonique) est capturée, puis ingérée après un certain temps de manipulation ; le processus de digestion commence et la proie est alors transformée en énergie utilisable et en fèces. L'énergie disponible est alors consommée (activité métabolique, digestion, ou déplacement), stockée ou utilisée dans le cadre de la reproduction. Toutefois, si ce type de modèles représente très bien les processus relatifs aux fonctions métaboliques d'un copépode (Caparroy & Carlotti, 1996 ; Fig. 48), ils négligent la dynamique spatio-temporelle des proies et des prédateurs. En effet, la distribution des proies est implicitement considérée comme uniforme et le comportement des prédateurs est fixé et limité à une subdivision du temps entre deux types d'activités : la nage et le saut. Dans ce cadre, et en l'absence d'adaptations comportementales, nous avons vu qu'il était impossible de tester l'effet d'une distribution de proies inhomogènes sur le comportement et l'alimentation d'un copépode [A17]. Pour éviter cet inconvénient, nous avons développé (en collaboration avec le Laboratoire d'Informatique du Littoral) un modèle multi-agents qui permet de tenir compte du comportement spatial (y compris la distribution) d'un prédateur et de ses proies, mais aussi d'autoriser l'émergence de propriétés nouvelles sans avoir à passer par une résolution d'équations mathématiques [A9, A14, A18].

Les simulations réalisées ici sont basées sur un système à trois entités : une masse d'eau, des cellules phytoplanctoniques et un copépode. En effet, dans la mesure où nous nous intéressons à la réponse comportementale d'un copépode à la distribution inhomogène de ses proies, nous n'avons considéré qu'un seul copépode à la fois de manière à éviter toutes contaminations relatives à d'éventuelles interactions entre prédateurs. Les unités élémentaires de temps et d'espace de la simulation sont respectivement considérées comme la durée de l'action la plus rapide (*i.e.* la manipulation d'une cellule phytoplanctonique, soit $1/20^{\text{ème}}$ de seconde) et la taille du copépode (1 mm). L'environnement dans lequel évolue un copépode est donc composé de cellules de 1 mm^2 , chaque cellule contenant une certaine quantité de proies phytoplanctoniques. La distribution de ces proies est définie par leur concentration moyenne, leur variabilité (*i.e.* la variance) et leur inhomogénéité (*i.e.* les paramètres multifractals H , C_1 et α) (Fig. 49) [A20]. Dans ce cadre, chaque cellule phytoplanctonique est considérée comme un *agent spatial*. Le prédateur (*i.e.* un copépode) présente différentes caractéristiques parmi lesquelles sont poids (exprimé en azote), le volume de son estomac, ses vitesses de nage et de saut. Ses fonctions métaboliques sont gérées suivant le modèle de Caparroy & Carlotti (1996). Un copépode est considéré comme un *agent réactif* dans le sens où son comportement est

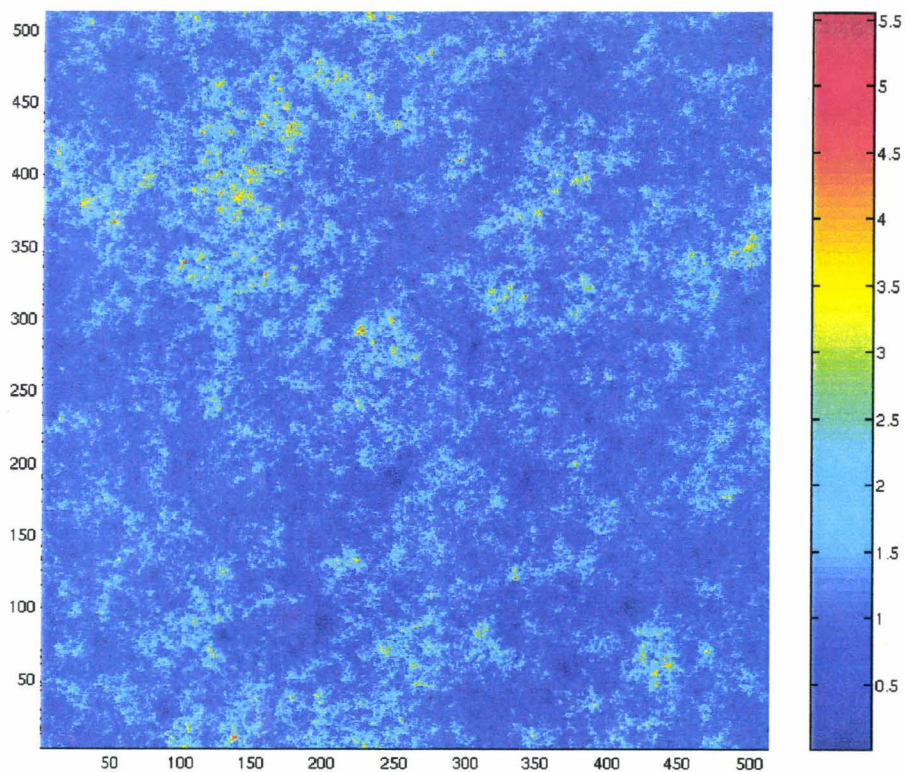


Figure 49. Simulation d'un champ de phytoplancton à partir des paramètres multifractals H , C_1 et α obtenues à micro-échelle dans le cadre de la campagne FRACTUR 1 [A7]. Les unités sont arbitraires.

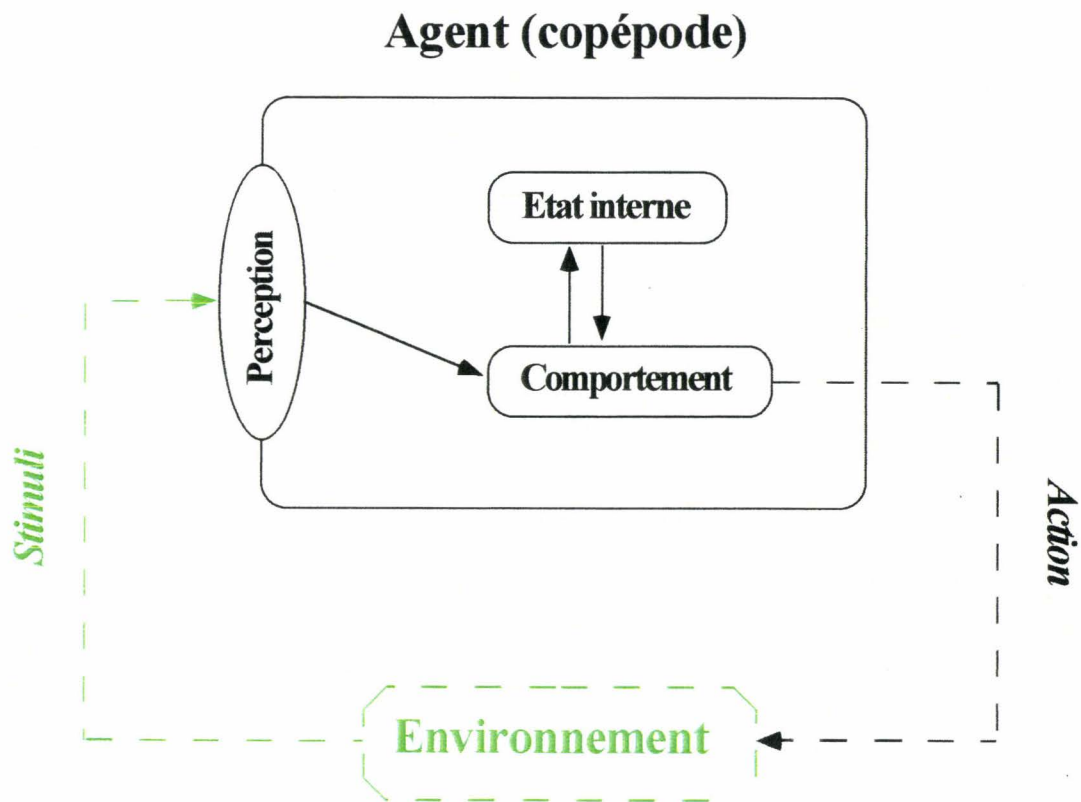


Figure 50. Illustration schématique du principe de fonctionnement d'un agent réactif (d'après A18).

géré par sa perception de son environnement et par son état interne qui en retour, sont susceptibles d'induire une action et un nouvel état interne (Fig. 50). De plus, par analogie avec des entités biologiques, un agent possède des sens plus ou moins développés. En particulier, nous avons testé ici l'effet de deux aires de perception différentes (Fig. 51). Cette perception de l'environnement a ensuite été connectée au comportement natatoire en considérant d'une part une nage purement aléatoire (Fig. 51A, B) et une nage orientée (Fig. 51C, D).

Le comportement de chaque agent est défini par un réseau de Pétri [A9, A14, A18]. De manière générale, un réseau de Pétri définit les états dans lesquels un agent peut se trouver, les transitions possibles entre ces états et les conditions à remplir pour que chaque transition puisse avoir lieu. Chaque état est associé à un ensemble d'actions réalisées par l'agent quand l'état considéré est activé, une action pouvant être un déplacement, une modification de l'état physiologique ou la perception de l'environnement. Un état est activé quand il est atteint pour la première fois. Plus particulièrement, le réseau de Pétri à la base de la dynamique spatiale du copépode peut être décomposé en plusieurs étapes [A9] :

- dès qu'un temps t_1 (*i.e.* 75 unités de temps) s'est écoulé, le copépode effectue un saut, quelle que soit la disponibilité en proies dans son aire de perception ;
- pendant une durée t_2 (*i.e.* le temps nécessaire pour parcourir 1 mm), le copépode explore son environnement et s'il trouve des proies et qu'il a faim¹⁸, il peut ingérer une cellule phytoplanctonique par unité de temps ;
- si le copépode ne trouve pas de nourriture, il continue à nager ;
- à la fin du temps t_2 nécessaire pour traverser une cellule, le copépode choisit une nouvelle cellule parmi celles qui se trouvent dans son aire de perception en fonction des règles de décision (*i.e.* nage aléatoire ou orientée) qui lui sont données (*cf.* Fig. 51).

Dans un premier temps, nous avons montré que la structure de la trajectoire, exprimée en terme d'exposant spectral β [A14], est similaire pour chaque aire de perception considérée, que le copépode ait une nage orientée ou pas (Fig. 52), lorsque la distribution des proies est uniforme. Plus particulièrement, il est remarquable que les exposants spectraux obtenus lorsque nous avons considérés une aire de perception de 5 cellules (*cf.* Fig. 51B) sont très similaires à ceux obtenus empiriquement à partir des trajectoires de femelles *Temora longicornis* nourries sur un mélange de *Nannochloropsis oculata* et d'*Oxyrrhis marina* à différentes concentrations [A14]. Les hypothèses relatives à notre paramétrisation du

¹⁸ La capture et l'ingestion d'une cellule phytoplanctonique sont en effet dépendante de l'état de satiété du copépode, assujetti au nombre de proies contenues dans l'estomac, *i.e.* au taux de remplissage de l'estomac.

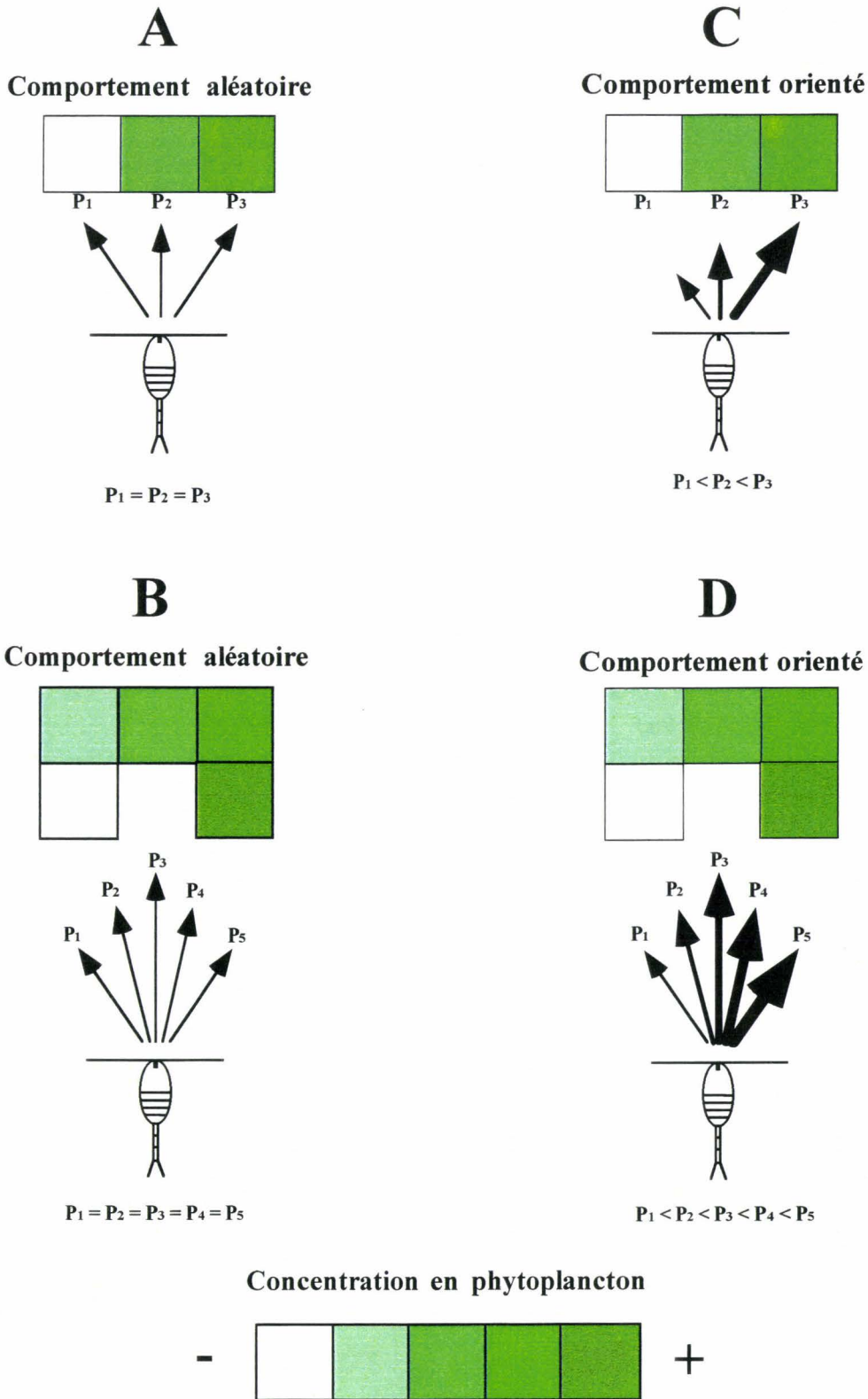


Figure 51. Illustration de la manière dont nous avons représenté l'aire de perception et le comportement natatoire d'un copépode. La perception de l'environnement est basée sur la perception de 3 ou 5 cases. Le comportement est purement aléatoire : la probabilité qu'à le copépode de se déplacer vers une des cases perçues est indépendante de sa concentration en nourriture (**A**, **B**), ou orienté : la probabilité qu'à le copépode de se déplacer vers une case perçue est directement proportionnelle à sa concentration en nourriture (**C**, **D**).

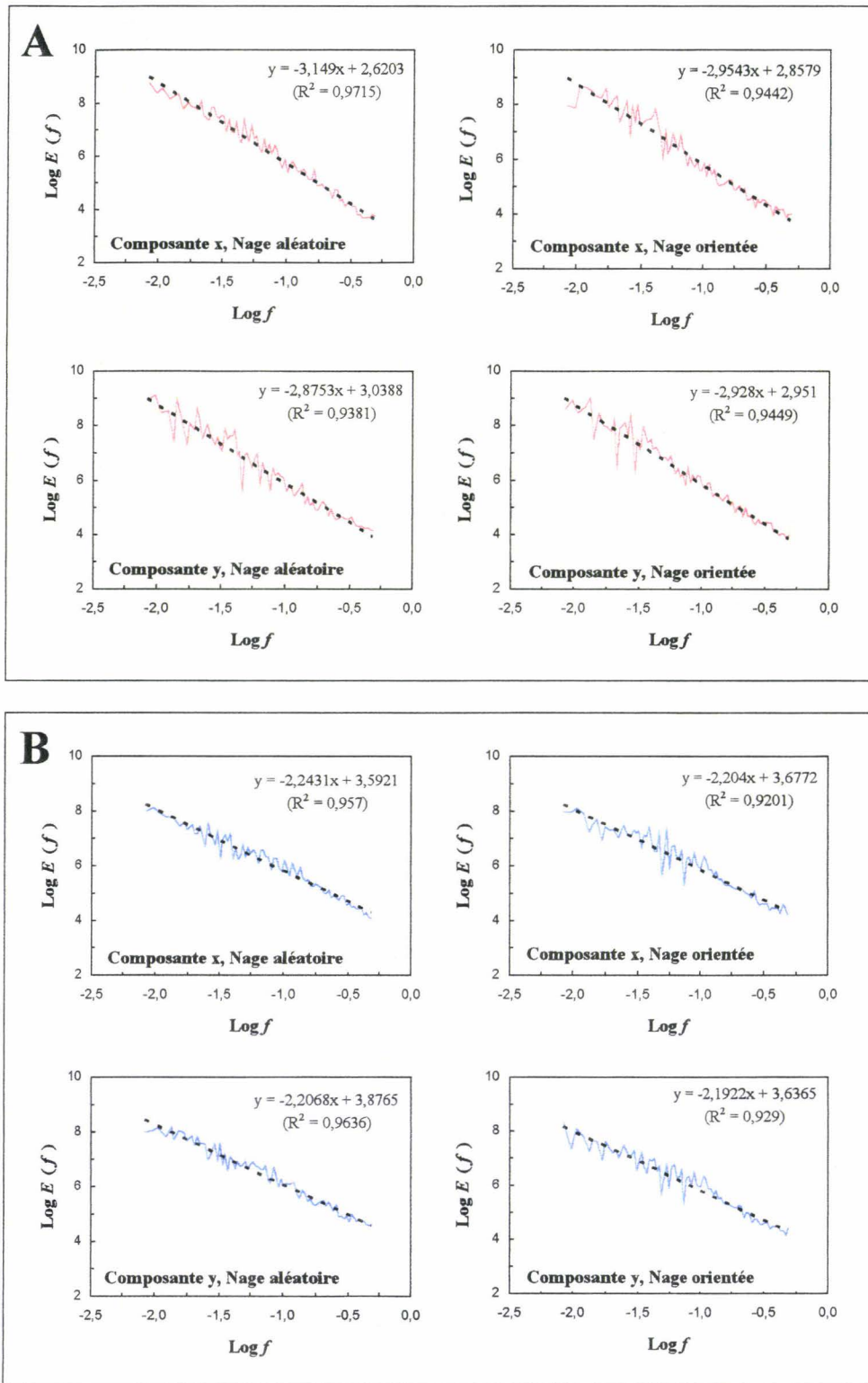


Figure 52. Spectres de variance $E(f)$ (f est une fréquence, Hz) réalisés sur les composantes x et y de la trajectoire du copépode lorsque la distribution des proies est uniforme, pour une aire de perception à 3 cases (A) et à 5 cases (B) et un comportement purement aléatoire ou un comportement orienté.

comportement natatoire d'un copépode semblent donc tout à fait réalistes. De fait, nous avons retenu une aire de perception à 5 cellules dans la suite de nos simulations en milieu inhomogène. En premier lieu, il apparaît qu'en milieu inhomogène, un comportement purement aléatoire (*cf.* Fig. 51B) conduit à une trajectoire très clairement indépendante de la disponibilité en proies (Fig. 53A) et très similaire en terme de structure spectrale (Fig. 53B) à celles obtenues lorsque les proies sont distribuées de manière uniforme (*cf.* Fig. 52). Par contre, un comportement aléatoire dirigé (*cf.* Fig. 51D) conduit à une trajectoire très spécifique, directement liée à la concentration en nourriture, le prédateur restant dans les zones de concentrations en proies élevées (Fig. 53C), dont la structure spectrale apparaît très distinctes de celle obtenues en milieu uniforme (Fig. 53D). Dans ce cadre, il convient de remarquer que l'aplatissement spectral observé entre les figures 53B et 53D est à mettre en relation avec une prépondérance des mouvements à petite échelle associé au maintien du prédateur dans une zone de concentration donnée. De manière plus générale, dans le cadre de notre approche des effets potentiels d'une distribution inhomogène de proies phytoplanctoniques sur le comportement natatoire d'un copépode, nous avons basé nos simulations sur 4 concentrations de proies phytoplanctoniques (10^5 , 10^6 , 10^7 et 10^8 cellules.l⁻¹) et une gamme de valeurs réalistes des paramètres H , C_1 et α (Tab. 2) [A15]. Il apparaît ainsi que le comportement natatoire de notre prédateur est essentiellement influencé par la valeur des paramètres H et C_1 : plus leur valeur est forte, plus la dimension fractale¹⁹ associée à la trajectoire est forte (Fig. 54), suggérant la prédominance de mouvements à petite échelle et ce indépendamment de la concentration en nourriture. Dans ce cadre, il est possible de considérer que les différences entre les dimensions fractales de trajectoires de copépodes se déplaçant sur un champ caractérisé par de faibles valeurs de H et C_1 peuvent être associées à différentes stratégies de recherche de nourriture déjà mise en évidence dans la littérature dans le cadre d'études sur le comportement de prédation des coccinelles (Ferran & Dixon, 1993), de certains copépodes (Bundy *et al.*, 1993), larves de poissons (Coughlin *et al.*, 1992) ou invertébrés benthiques (Kostylev, 1996). Ainsi, une dimension fractale faible caractérisera une trajectoire essentiellement rectiligne associée à la recherche de zones de fortes concentrations en proies (*i.e.* recherche extensive), alors qu'une dimension fractale élevée caractérisera une trajectoire particulièrement tortueuse au sein d'une zone de forte concentration en proies (*i.e.* recherche intensive) [A20].

¹⁹ Cette dimension D est calculée à partir de la pente β du spectre de variance comme : $D = 2 - (\beta - 1) / 2$ [A3, A10].

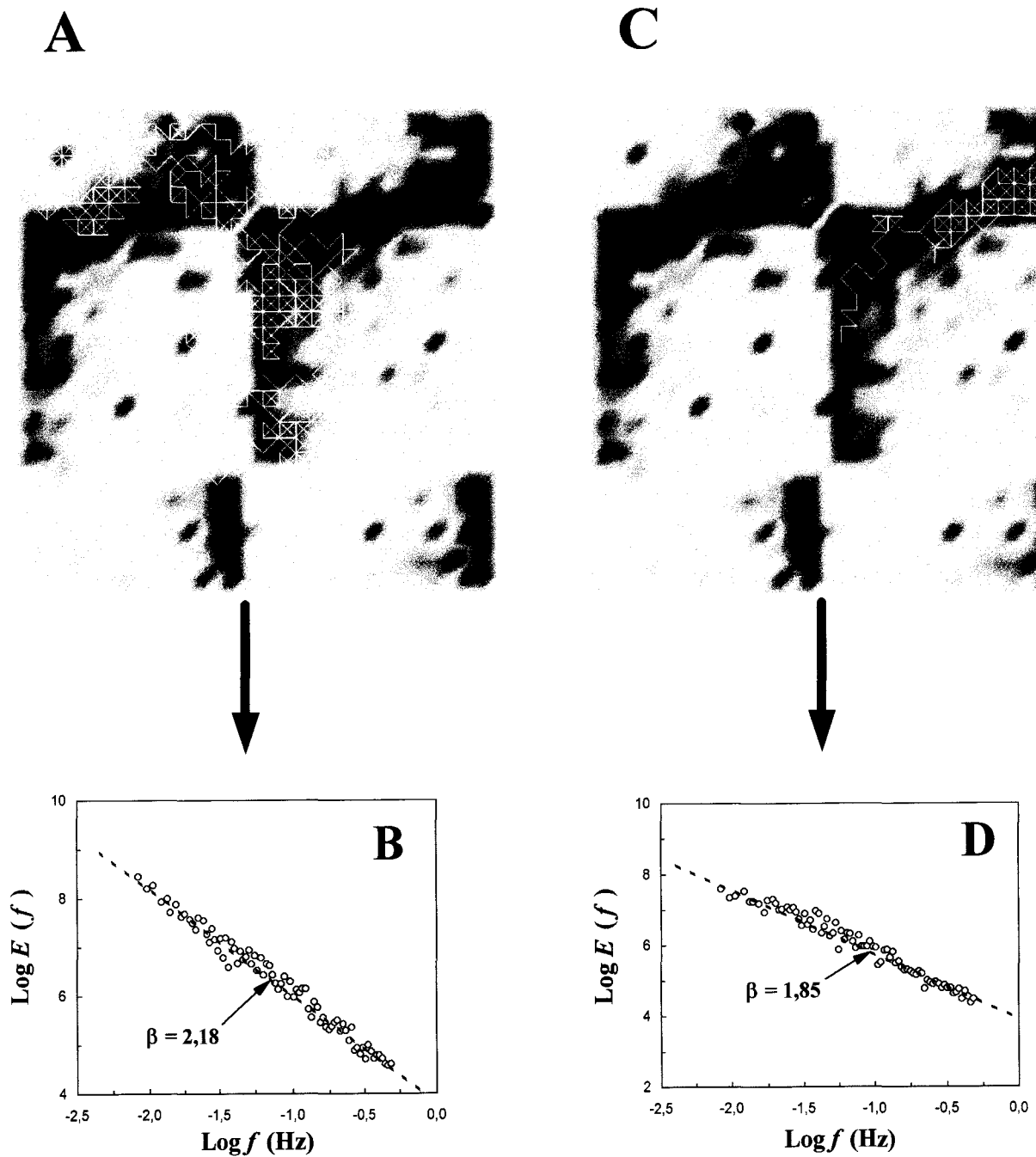


Figure 53. Représentation de la trajectoire et du spectre de variance $E(f)$ de la trajectoire suivie par un copépode dans un champ de phytoplancton inhomogène lorsqu'il présente une aire de perception à 5 cases et un comportement natatoire aléatoire (A, B), ou un comportement orienté (C, D).

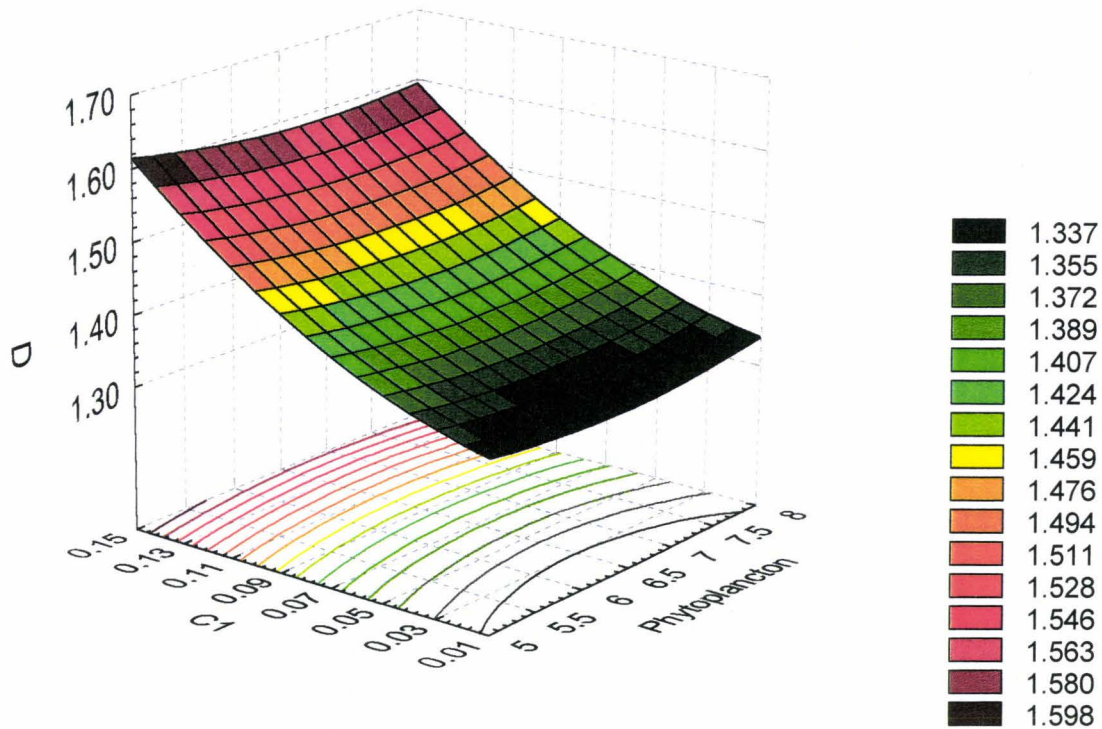


Figure 54. Représentation de la dimension fractale D de la trajectoire d'un copépode en fonction de la concentration en phytoplancton (échelle logarithmique) et de la valeur du paramètre multifractal universel C_1 .

Il apparaît ainsi que la confrontation entre des règles comportementales extrêmement simple à l'échelle de l'individu et une distribution inhomogène de proies peut conduire à l'émergence de propriétés nouvelles tout à fait en accord avec les observations de laboratoire.

Nous nous sommes ensuite intéressés aux effets potentiels de ce comportement actif d'un prédateur zooplanctonique évoluant dans un champ de cellules phytoplanctoniques distribuées de manière inhomogène. Dans un premier temps, nous avons pu montrer que la prise en compte du comportement ne conduisait à aucune différence en terme d'ingestion lorsque la distribution des proies était uniforme (Fig. 55). Par contre, lorsque cette distribution est inhomogène, un copépode présentant une nage orientée pourra voir son bilan d'ingestion augmenter (Fig. 55) [A9, A14, A18].

*Dans ce cadre, il est possible de parler de **transfert d'échelle en terme de flux de matière** entre la biomasse phytoplanctonique inhomogène à micro-échelle et le bilan d'ingestion d'un prédateur zooplanctonique.*

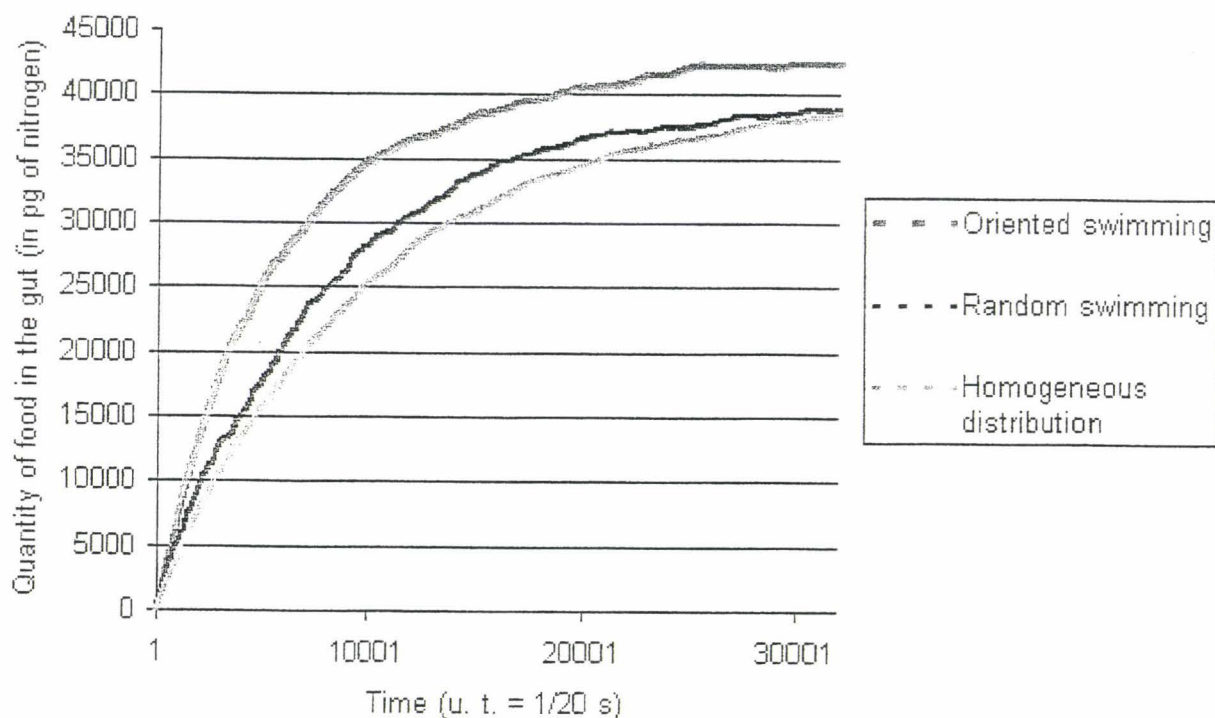


Figure 55. Quantité de nourriture (en pg d'azote) ingérée par un copépode présentant un comportement aléatoire ou orienté dans un champ de phytoplancton inhomogène, et dans un champ uniforme (la quantité de nourriture ingérée dans un champ uniforme est la même quel que soit le type de comportement natatoire considéré) (d'après A18).

Toutefois, nous avons montré que si l'effet de l'inhomogénéité de la distribution des proies sur la trajectoire d'un prédateur est le même quelle que soit leur concentration (*cf.* Fig. 54), il en va tout autrement en ce qui concerne le bilan d'ingestion de ce prédateur (Fig. 56). Ainsi, il n'existe aucune différence entre ingestion en milieu homogène et ingestion en milieu inhomogène lorsque les concentrations de proies sont élevées (*i.e.* 10^7 et 10^8 cellules. l^{-1}). En effet, même si le prédateur perçoit l'inhomogénéité de son milieu et qu'il y adapte ses déplacements, la dynamique de prise de nourriture est limitée par l'unité élémentaire de temps choisie dans le modèle (le temps de manipulation d'une cellule phytoplanctonique, soit $1/20^{\text{ème}}$ de seconde). De fait, aux concentrations élevées le prédateur ne traverse que des zones où la concentration en proies est saturante et si ses sens expérimentent une ressource inhomogène, son ingestion n'en traduit que la moyenne. Toutefois, aux concentrations les plus faibles (*i.e.* 10^5 et 10^6 cellules. l^{-1}) l'ingestion en milieu inhomogène est nettement supérieure à celle obtenue dans le cadre d'une ressource distribuée uniformément, la différence pouvant atteindre 25% lorsque l'inhomogénéité est la plus forte (*i.e.* fortes valeurs de H et C_1).

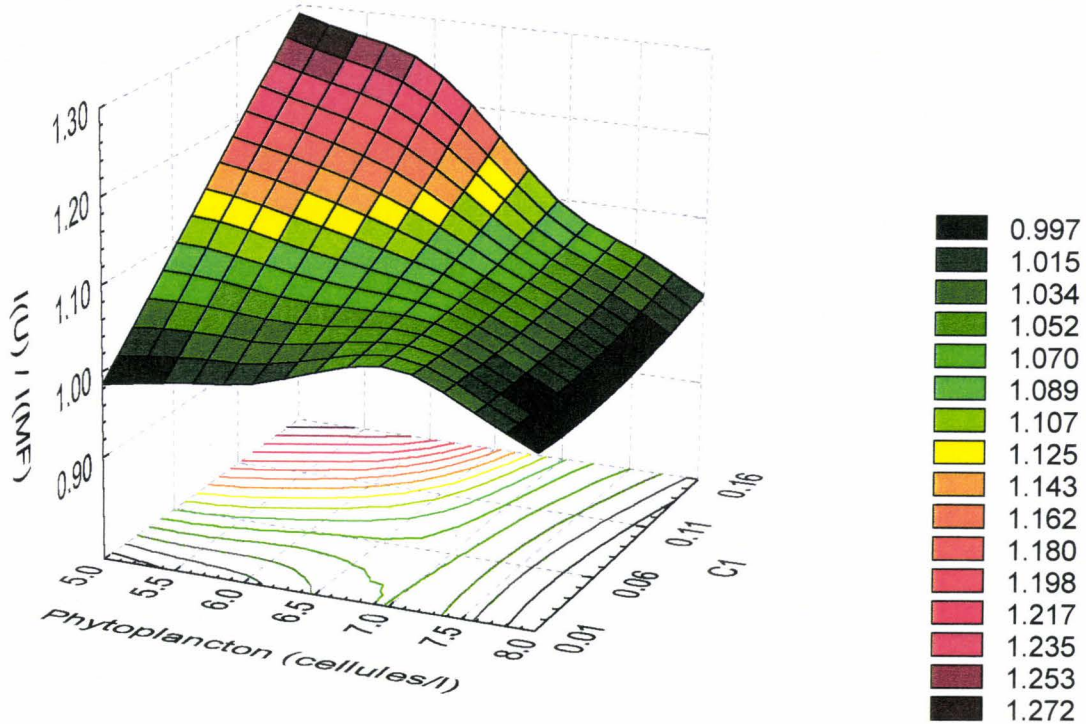


Figure 56. Bilan d’ingestion d’un copépo­de évoluant sur des champs de phytoplancton inhomogènes, estimé en fonction de la concentration en phytoplancton (échelle logarithmique) et valeur du paramètre multifractal universel C_1 comme le rapport entre les estimations de l’ingestion en considérant une distribution uniforme (I_U) ou inhomogène (I_{MF}) de la biomasse phytoplanctonique.

Ainsi, l’amplitude du flux de matière entre biomasse phytoplanctonique inhomogène et prédateur zooplanctonique est fondamentalement dépendant de la nature qualitative (i.e. nature de l’inhomogénéité) et quantitative (i.e. concentration) de la distribution des cellules phytoplanctoniques, et des caractéristiques trophique dudit prédateur.

Dans ce cadre, il est légitime de penser que l’exploitation optimale d’une ressource inhomogène passe par une adaptabilité de la dynamique trophique des prédateurs impliqués et/ou une répartition préférentielle de ces prédateurs en fonction des conditions trophiques moyennes rencontrées dans leur environnement. De plus, il apparaît que l’émergence de propriétés nouvelles aux niveaux d’un comportement de recherche de nourriture ne se répercute pas nécessairement à l’échelle d’un bilan alimentaire, ce qui suggère une émergence différentielle, hiérarchisée en fonction des processus considérés.

Enfin, compte tenu de la distribution temporelle du paramètre C_1 mise en évidence en Manche Orientale (*cf.* § 6.3.3 ; Fig. 30) [A15], il apparaît que le bilan d'ingestion d'un prédateur zooplanctonique sera d'autant plus élevés que les conditions hydrodynamiques seront faibles, mais aussi plus élevés en flot qu'en jusant. En outre, les implications de ces résultats sur les stratégies d'échantillonnage et les estimations de flux de carbone entre producteurs primaires et secondaires dans l'océan côtier pourraient, à la lumière des estimations conduites dans le cadre de la production primaire, être considérables, et de fait remettre en cause les bilans basés sur diverses extrapolations conduites à partir de mesures discrètes et souvent peu nombreuses.

Discussion - Conclusion

Ce qui tombe sous le sens rebondit ailleurs

JACQUES PREVERT

8. DISCUSSION - CONCLUSION

Suite aux travaux d'Hutchinson (1953) sur le rôle des échelles en écologie, la prise en compte des échelles apparaît aujourd'hui essentielle dans l'identification et la caractérisation des structures et des processus écologiques (Wiens, 1989 ; Jarvis, 1995). Toutefois, si l'existence des échelles multiples et de leurs interactions n'est plus contestée en océanographie biologique, cette prise de conscience va rarement au delà du stade conceptuel et descriptif (Frontier *et al.*, 1992). En effet, de manière générale l'étude de la variabilité d'une structure ou d'un processus a conduit à la sélection d'une gamme d'échelles spatio-temporelles appropriée (Steele, 1988), souvent faute d'outils multi-échelles adaptés (Steele, 1991) et au détriment des processus se produisant aux échelles inférieures. Par exemple, les échelles spatio-temporelles caractéristiques des modèles de circulation générale (Hansen *et al.*, 1988) ou régionale (Salomon & Breton, 1993) sont supérieures de plusieurs ordres de grandeurs aux échelles auxquelles se produisent la plupart des processus écologiques. Dans le même ordre d'idées, le développement des techniques d'observations satellitaires, s'il permet d'obtenir des images simultanées de la concentration en chlorophylle et de la température des eaux de surface sur une vaste gamme d'échelles spatiales (Denman & Abbott, 1994), a pour effet de lisser la variabilité associée aux processus se déroulant aux plus petites échelles d'espace, alors que les études écologiques nécessitent un échantillonnage spatio-temporel aussi complet que possible en terme de résolution et d'étendue (*e.g.* Frontier, 1983 ; Platt *et al.*, 1989). De manière plus générale, il apparaît que les différentes approches dévolues à la description des stocks comme les modèles et techniques citées ci-avant et dont l'échelle caractéristique est la méso-échelle, sont inadaptés à la description des processus de production de ces stocks à petite échelle [A7].

Dans ce cadre, les outils multi-échelles développés dans le présent travail et l'ensemble des résultats qui viennent d'être présentés ont permis de montrer qu'un écosystème côtier soumis à un hydrodynamisme de marée très fort, et de fait généralement considéré comme uniforme, était au contraire fondamentalement structuré en terme d'inhomogénéité et d'hétérogénéité sur une vaste gamme d'échelles d'espace et de temps. De plus, les nombreuses implications de ces structures inhomogènes et hétérogènes sur le fonctionnement de l'écosystème pélagique ont été discutées dans le chapitre précédent et dans les articles joints en annexes. Nous nous sommes donc attachés ici à mener une réflexion plus générale sur les concepts relatifs au transfert et à la dépendance d'échelle, au couplage physique-biologie et sur les implications de ces concepts en termes de flux de matières au sein de l'écosystème pélagique.

De par sa nature même, une structure inhomogène rend compte d'un transfert d'énergie ou de variance des grandes vers les petites échelles (*cf.* Fig. 2). Nous avons ainsi montré que ce transfert entre grandes et petites échelles d'espace et de temps semblait être la règle dans l'écosystème pélagique, que les conditions hydrodynamiques qui le caractérisent soient faibles comme en Baie des Chaleurs [A3] ou fortes comme en Manche Orientale et en Mer du Nord [A1-2, A4-5, A7, A10, A15-16, A19], et ce à la côte comme au large [A16, A19], en flot comme en jusant [A10, A15]. De plus, les hétérogénéités spatio-temporelles mises en évidence dans ce transfert d'échelle tant en termes de physique qu'en termes de biologie nous amènent à développer différents points relatifs au concept de transfert d'échelle.

En premier lieu, il convient de remarquer que si la structure inhomogène de la température et de la salinité reste la même (*i.e.* homogène) au cours de plusieurs cycles de marées—en terme de paramètres multifractals H , C_1 et α —celle de la biomasse phytoplanctonique présente une hétérogénéité très nette en relation avec les variations de vitesse et de direction du courant de marée (*cf.* Fig. 30). Ainsi, le transfert d'échelle associé à différentes injections d'énergie à grande échelle aura le même effet à petite échelle en termes de structure physique. Par contre, les interactions entre la turbulence et les propriétés biologiques des cellules phytoplanctoniques auront des effets différents qui seront fonction de l'intensité de la turbulence. En d'autres termes, l'existence de structures inhomogènes distinctes aux mêmes échelles suggèrent que différents processus sont impliqués dans la génération de ces structures, et par voie de conséquence que le phytoplancton peut encore difficilement être considéré comme un scalaire passif, même aux plus petites échelles d'espace et de temps.

D'autre part, l'existence de structures inhomogènes distinctes à différentes échelles indiquent que différents processus sont impliqués à différentes échelles. En particulier, dans le cas de la biomasse phytoplanctonique, nous avons pu mettre en évidence deux types de ruptures d'échelle associées à une transition entre un contrôle physique à petite échelle et un contrôle biologique relatif aux propriétés agrégatives du phytoplancton à grande échelle (*cf.* § 6.3.2.2a) ou à une transition entre un contrôle biologique relatif à la pression de broutage des populations zooplanctoniques à petite échelle et un contrôle physique à plus grande échelle (*cf.* § 6.3.2.2b). Ces ruptures d'échelle caractérisent donc les échelles de variations des sources de structures physiques comme biologiques (Frontier, 1987). De fait, ces ruptures d'échelle, tout autant que la nature des structures inhomogènes qu'elles séparent, revêtent un intérêt tout particulier en écologie dans la mesure où elles caractérisent des échelles d'espace et/ou de

temps où les propriétés de l'environnement, les contraintes s'exerçant sur les organismes ou de manière plus générale la nature des interactions entre processus physiques et biologiques changent rapidement [A3, A7]. Enfin, il apparaît que la quantité d'énergie cinétique présente dans le milieu, *i.e.* la quantité d'énergie injectée à grande échelle dans la cascade de Kolmogorov (*cf.* Fig. 2), joue un rôle déterminant sur la structure inhomogène locale des sels nutritifs [A10] et de la biomasse phytoplanctonique [A15] (*cf.* Fig. 31) comme le suggérait Margalef (1979), mais aussi sur les échelles auxquelles vont avoir lieu les changements de régime discutés ci-avant (*cf.* Figs. 32 & 33).

Il apparaît par ailleurs clairement dans le présent travail que l'étude des interactions entre processus physiques et biologiques ne peut être envisagée sous l'angle de la dépendance d'échelle—comme c'est généralement le cas (*e.g.* Nihoul & Djenidi, 1991 ; Denman & Gargett, 1995)—compte tenu de la quasi-ubiquité de la nature inhomogène de la structure physique et biologique de l'écosystème pélagique mise en évidence dans ce travail. De plus, si la nature du couplage entre processus physiques et biologiques a le plus souvent été envisagée par le biais d'approches spectrales (*e.g.* Platt & Denman, 1975), nos résultats nous amènent à relativiser et à généraliser ce concept. En effet, le couplage physique-biologie semble apparaître comme un concept très relatif compte tenu de l'extrême dépendance de notre perception de ce couplage à différents paramètres essentiels dans le cadre de toute étude écologique.

En premier lieu, cette perception est particulièrement influencée par *l'échelle d'observation*. Ainsi, nous avons vu ci-avant que l'effet de l'échelle d'observation sur notre perception de la structure de la biomasse phytoplanctonique dans le cadre de transitions entre différents régimes inhomogènes. Par exemple [A7], aux échelles inférieures à une vingtaine de secondes et supérieures à 1000 secondes, la similitude existant entre les structures inhomogènes de la biomasse phytoplanctonique et de la température (*cf.* Tab. 1) suggère un couplage étroit entre ces deux variables. Par contre, aux échelles comprises entre 20 et 1000 secondes, où l'activité biologique prend le pas sur les processus turbulents (*cf.* §6.3.2.2 ; Encadré 3), la biomasse phytoplanctonique et la température apparaissent clairement découplées.

Le problème relatif à *l'intégration spatiale et/ou temporelle des échelles d'observations* dans notre perception du couplage physique-biologie découle de ce premier point. Ainsi, lorsque la variabilité de la température et de la biomasse phytoplanctonique est intégrée à

l'échelle de plusieurs cycles de marées, leurs structures inhomogènes respectives, exprimées en termes fractals et multifractals, apparaissent extrêmement proches [A7]. Par contre, lorsque cette variabilité à petite échelle est considérée localement et non plus dans son ensemble, la structure inhomogène de la biomasse phytoplanctonique devient très spécifique, cette spécificité étant contrôlée par l'intensité du forçage physique [A15]. En outre, l'implication de ces résultats sur l'échantillonnage est immédiat, notamment en termes de résolution (*i.e.* taille de l'unité d'échantillonnage) et d'étendue (*i.e.* gamme d'échelles prises en compte).

Enfin, *la technique d'analyse* utilisée dans la paramétrisation de la structure inhomogène d'une variable donnée joue également un rôle prépondérant dans notre perception du couplage physique-biologie. En effet, deux variables *a priori* couplées de par la similitude de leurs comportements spectraux ne le sont pas nécessairement dans le cadre de la prise en compte de l'intégralité de leur structure statistique caractérisée en termes de multifractals (*cf.* Tab. 1). Toutefois, sous l'hypothèse que la notion de couplage physique-biologie puisse être associée à une simultanéité des événements forts et faibles quelle que soit l'échelle considérée (*cf.* § 6.5 ; Encadré 5), nous avons mis en évidence que même deux variables présentant des distributions statistiques extrêmement proches (*e.g.* les paramètres multifractals H , C_1 et α de la biomasse phytoplanctonique et de la température estimés dans le cadre de la mission RENORA 4 ; *cf.* Tab. 1) pouvaient ne présenter une dépendance que vis à vis des événements moyens (*cf.* § 6.5). En outre, ces résultats ont une implication directe sur le concept de scalaire passif appliqué à la biomasse phytoplanctonique. En effet, si la biomasse phytoplanctonique peut être considérée comme un scalaire passif sur la base de la similitude existant entre sa distribution statistique et celle de la température ou de la salinité, la prise en compte des événements rares (§ 6.5) nous amène plutôt à regarder la biomasse phytoplanctonique comme un scalaire actif même aux plus petites échelles d'espace et de temps. Ces résultats sont en outre en accord avec des travaux menés sur la structure verticale de la biomasse phytoplanctonique et du cisaillement à micro-échelle dont les distributions présentent clairement des divergences locales associées à des pics d'abondance phytoplanctonique (Yamazaki, *com. pers.*).

Toutefois, si notre perception du couplage physique-biologie relève d'une problématique essentiellement méthodologique et conceptuelle, la prise en compte de l'effet d'une structure inhomogène sur les flux de matières au sein de l'écosystème pélagique représente un enjeu écologique majeur. Ainsi, il semble que la turbulence, considérée en tant qu'énergie auxiliaire, ait un effet direct et indirect sur ces flux de matières. L'effet direct est à associer au rôle de la

structure intermittente de la turbulence dans l'augmentation des flux de sels nutritifs autour des cellules phytoplanctoniques (§ 7.1.1) [A11] comme dans le taux de rencontre entre proies et prédateurs (§ 7.2.2) [A17] ou l'advection de cellules phytoplanctoniques dans la couche euphotique (§ 7.1.3.2) [A6]. Par contre, le rôle de la turbulence sur les flux de matières est indirect dans la mesure où la distribution de paramètres clés dans le fonctionnement de l'écosystème pélagique comme la biomasse phytoplanctonique résulte d'interactions plus ou moins complexes entre processus biologiques et turbulence), peut présenter une structure inhomogène très spécifique et où c'est essentiellement cette structure qui a (ou peut avoir) un rôle sur les flux de matières au sein de l'écosystème pélagique, par exemple en termes de production primaire (*cf.* § 7.1.1 & 7.1.2).

D'autre part, ces considérations peuvent être envisagées comme une généralisation à micro-échelle du concept d'ergocline. En effet, une ergocline correspondant à une zone où il existe des variations spatiales et/ou temporelles du niveau d'énergie auxiliaire (Legendre & Demers, 1985 ; Legendre *et al.*, 1986), l'existence de structures intermittentes physiques comme biologiques à micro-échelle (*cf.* Figs. 47 & 49) impliquent des variations brutales et très localisées de cette énergie auxiliaire, et conduisent donc à l'existence d'ergoclines aux plus petites échelles d'espace et de temps. De plus, il apparaît clairement que le fait qu'une ergocline soit productive ou pas (ou plus ou moins productive) est à mettre en rapport avec la nature de l'inhomogénéité de la variable incriminée (*cf.* § 7.1.2, 7.1.3.1, 7.2.2 & 7.2.3), ce qui généralise les propos de Legendre & Demers (1985) pour qui "*toutes les ergoclines ne sont pas nécessairement productives*". Par exemple, nous avons vu dans les données exposées ci-avant que la prise en compte de la structure inhomogène de la turbulence pouvait conduire à une estimation du taux de rencontre entre un prédateur zooplanctonique et ses proies phytoplanctoniques de 30 à 35% inférieure au résultat attendu en l'absence d'intermittence [A17]. Par contre, dans le cadre d'une adaptation individuelle des prédateurs zooplanctoniques à une ressource inhomogène, la prise en compte de l'inhomogénéité de la biomasse phytoplanctonique peut avoir un effet positif sur l'ingestion pouvant aller jusqu'à 25% (§ 7.2.2). Dans ce cadre, il convient de remarquer que les adaptations des organismes à un environnement et à des ressources structurées de manière inhomogène, conséquences directes et indirectes de l'énergie auxiliaire associée à la turbulence, puissent conduire à une optimisation de leur dépense énergétique (§ 7.2.2), soit une économie d'énergie auxiliaire secondaire (Frontier & Pichod-Viale, 1993)

Il apparaît ainsi clairement que la prise en compte de la structure de la variabilité à petite échelle n'est pas sans conséquence sur l'établissement de bilans à plus grande échelle. Au sein de l'écosystème pélagique, il y a donc non seulement un transfert d'énergie ou de variance des petites vers les grandes échelles (*cf.* Fig. 2), mais ***il y a également transfert d'échelle en terme de flux des petites vers les grandes échelles.*** Ces résultats confirment donc la nécessité d'une approche multi-échelle en écologie. En effet, s'il apparaît que des processus différents sont impliqués à des échelles différentes—en accord avec une hiérarchisation de l'écosystème—dans le cadre du transfert d'échelle, une part de la variabilité à grande échelle est contrôlée par la variabilité à petite échelle, et réciproquement. L'analyse de la structure hiérarchique (ou pas) des écosystèmes est le plus souvent basée sur des mesures de biomasse (O'Neill, 1989) alors que les écosystèmes sont avant tout caractérisés par des flux (Lagadeuc, 1996). Dans ce cadre, Legendre & Le Fèvre (1991) ont proposé une typologie des écosystèmes marins basée à la fois sur des mesures de biomasse mais aussi de flux. Une telle prise en considération des flux, encore relativement rare dans la littérature (Tremblay & Legendre, 1994 ; Pesant *et al.*, 1998) mais indispensable pour comprendre les réseaux d'interactions qui régissent le fonctionnement de l'écosystème pélagique, se traduit alors inévitablement par une confrontation avec le transfert d'échelle. Ainsi, les transferts d'échelle (exprimés en terme de stocks et de flux) associés à la structure inhomogène des sels nutritifs, de la biomasse phytoplanctonique et de la biomasse zooplanctonique—ou de manière plus générale celle des ressources et des consommateurs dans l'océan—pourraient constituer une explication potentielle de la persistance de fortes diversités locales dans des environnements très dissipatifs connue sous l'appellation de "paradoxe du plancton" (Hutchinson, 1961). En effet, une distribution inhomogène peut être considérée comme une source d'agrégation pour les niveaux trophiques supérieurs et inférieurs, telle que la neige marine pour les populations microbiennes (Azam, 1998), et de fait constituer le point de départ de flux de matières qualitativement et quantitativement différents à l'origine de la diversité observée dans la mesure où différentes espèces phyto- et zooplanctoniques ne réagiront pas nécessairement de la même manière à une structure inhomogène donnée.

Cette première approche multi-échelle de la structure d'un écosystème pélagique soumis à un fort hydrodynamisme de marée a permis de mettre en évidence que, contrairement aux idées reçues, un tel système est fondamentalement structuré dans le temps et dans l'espace et que cette hétérogénéité spatio-temporelle pouvait avoir une fonction déterminante dans

l'estimation des flux de matières. La prise en compte des échelles d'observations, par le biais des transferts d'échelle, nous a permis de confirmer et de généraliser dans l'espace et le temps, le bien fondé de la prise en compte des transferts d'échelle dans les études relatives à la structure et au fonctionnement de l'écosystème pélagique (Auger *et al.*, 1992). Dans ce cadre, les concepts fractals et multifractals utilisés et développés ici sont, à notre connaissance, les seuls permettant d'introduire l'échelle d'observation de manière explicite. Toutefois, les concepts associés aux fractals et aux multifractals n'introduisent l'échelle d'observations que pour paramétrer et modéliser des processus se reproduisant identiquement d'une échelle à l'autre, alors que le problème est peut être plutôt l'interaction entre phénomènes distincts à des échelles distinctes (*e.g.* l'effet de l'inhomogénéité de la turbulence à micro-échelle sur le bilan alimentaire d'un prédateur zooplanctonique). Il semble donc que l'avenir de la compréhension de la structure et du fonctionnement de l'écosystème pélagique passe par la mise en place d'approches nouvelles comme les modèles multi-agents ou les modèles d'agrégation de variables basés sur la prise en compte de dynamiques lentes et rapides (Auger & Poggiale, 1996 ; Poggiale, 1998a, b) qui, sur la base de simulation multifractale de la distribution d'une ressource donnée, autorisent l'émergence de propriétés nouvelles dans le cadre de transferts des petites vers les grandes échelles d'espace et de temps.

Enfin, à l'issue de ce travail, deux limitations peuvent être mises en évidence dans les approches réalisées. En premier lieu, nous avons montré que l'inhomogénéité de la distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique pouvait avoir un effet très important sur les estimations de production primaire [A19]. Toutefois, dans la mesure où la phénoménologie physique ou biologique à l'origine de cette structure est encore inconnue, il nous est à l'heure actuelle encore impossible de prévoir les profondeurs auxquelles se produisent les pics d'abondance phytoplanctoniques et donc de fournir des estimations fiables de la production primaire associée à cette structure. Dans ce cadre, la méthode du "*random midpoint displacement*" basée comme son nom l'indique sur une routine d'incrémentation aléatoire a montré ses limites (*cf.* § 7.1.3.1) [A19], et même si elle permet de simuler des distributions statistiquement très proches de la réalité (*cf.* Fig. 46) nécessiterait d'être complétée par un algorithme plus phénoménologique.

En second lieu, les simulations multifractales d'un champ de phytoplancton inhomogène introduites dans la modélisation multi-agent, si elles rendent compte avec une extrême précision de la distribution des cellules phytoplanctoniques à un instant donné, ne fournissent

par contre aucune information sur la persistance de ces structures phytoplanctoniques et sur leur dynamique, alors qu'intrinsèquement de telles structures sont caractérisées par leur comportement transitoire (Yamazaki, *com. pers.*). Dans ce cadre, compte tenu de l'extrême similitude existant entre nos distributions multifractales et les distributions de cellules phytoplanctoniques obtenues dans le cadre de simulations numériques directes des équations de Naviers-Stokes, *i.e.* Direct Numerical Simulation (Squires & Yamazaki, 1995 ; Yamazaki, *com. pers.*), l'utilisation et la confrontation de ces techniques devraient nous permettre d'une part d'estimer la persistance de ces structures inhomogènes et d'autre part de tester si ces structures se maintiennent suffisamment longtemps pour que le zooplancton puisse effectivement en profiter.

Dans ce cadre, il apparaît nécessaire de mettre en place des recherches suivant trois axes principaux²⁰ :

- une évaluation précise de la structure verticale de la colonne d'eau en termes de biomasse phytoplanctonique comme de turbulence (paramètre faisant cruellement défaut dans le travail de thèse). De plus, des informations essentielles relatives à la persistance de ces structures et aux mécanismes qui les génèrent devraient pouvoir être obtenues sur la base de données de turbulence et d'abondance phytoplanctonique enregistrées simultanément à très haute fréquence (256 Hz) grâce à un profileur qui vient juste d'être mis au point (Department of Ocean Sciences, Tokyo University of Fisheries, Japon). En particulier, ces données pourront être traitées à l'aide de la technique présentée en Encadré 5 de manière à estimer avec précision la nature de la relation existant entre cisaillement turbulent et biomasse phytoplanctonique. Dans ce cadre, cette paramétrisation du couplage physique-biologie devrait nous permettre de calibrer de manière plus fine et réaliste les modèles d'agrégations Lagrangiens préexistants (Yamazaki & Haury, 1993 ; Yamazaki & Okubo, 1995) afin de lever la dualité et l'ambiguïté existant entre les estimations de production primaire basées sur une approche Lagrangienne [A6] et sur l'inhomogénéité verticale de la biomasse phytoplanctonique [A19] (*cf.* § 7.1.3). Au contraire, ces deux approches pourraient devenir ici complémentaires en identifiant la phénoménologie physique et biologique à l'origine des structures observées.
- une reformulation des résultats obtenus par Squires & Yamazaki (1995) sur des particules de flottabilité nulle en fonction de différents paramètres relatifs aux cellules

²⁰ La thématique de recherche présentée ici fera l'objet d'un séjour postdoctoral dans le laboratoire du Professeur Hidekatsu Yamazaki (Tokyo University of Fisheries, Japon).

phytoplanctoniques tels que taille, vitesse de sédimentation et adhésivité. De telles simulations devraient nous permettre d'atteindre deux objectifs majeurs :

- déterminer les statistiques temporelles des différentes distributions spatiales de phytoplancton et les comparer avec les observations conduites *in situ*. Une telle approche devrait fournir les informations nécessaires à calibrer les simulations numériques directes en termes de paramètres biologiques, mais aussi pour la première fois un modèle phénoménologique spatio-temporel générant des structures inhomogènes similaires à celles rencontrées dans le milieu ;
- estimer la persistance d'une distribution donnée en fonction des propriétés des cellules phytoplanctoniques considérées. En pratique, cela peut être obtenu en regardant comment et dans quelles proportions les distances entre les cellules varient (Yamazaki, *com. pers.*) ;
- enfin, compte tenu des estimations de la persistance des structures phytoplanctoniques inhomogènes, il devient possible de tester l'effet de ces distributions sur la trophodynamique d'un copépode d'un point de vue Lagrangien. La perspective Lagrangienne nous apparaît essentielle ici car elle nous permet de considérer directement le comportement d'un individu et donc de modéliser les processus significatifs aux échelles d'espace et de temps de l'individu. De telles approches ont déjà été testées avec succès par Keiyu *et al.* (1994) et dans le cadre de ce travail de thèse. Dans le premier cas, elles ont conduit à un comportement natatoire très similaire aux observations conduites *in vivo*, comme dans le second qui, plus orienté sur la trophodynamique, a en outre démontré l'avantage potentiel représenté par l'exploitation d'un environnement inhomogène [A9, A14, A18]. L'idée nouvelle est ici de modéliser le comportement d'un copépode soumis à la fois à des conditions de cisaillements turbulents et à des distributions inhomogènes de phytoplancton.

Enfin, il est possible de penser que la mise en oeuvre de ces différentes approches représente un réel challenge pour la modélisation future des écosystèmes marins. En effet, elles permettent d'envisager pour la première fois un moyen de prendre en compte simultanément de manière extrêmement réaliste la structure de la turbulence et de la biomasse phytoplanctonique à micro-échelle, mais aussi le comportement individuel de prédateurs zooplanctoniques soumis à de tels environnements. Dans ce cadre, nous espérons que ce travail contribuera à changer la manière de voir et de penser les écosystèmes et conduira à des estimations les plus proches possibles de la réalité des stocks et des flux dans l'océan.

Références bibliographiques

9. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abbott, M.R. & Chelton, D.B. (1991) Advances in passive remote sensing of the ocean. *U. S. Natl. Union Geod. Geophys.*, **29**, 571-589.
- Abbott, M.R., Powell, T.M. & Richerson, P.J. (1982) The relationship of environmental variability to the spatial patterns of phytoplankton biomass in Lake Tahoe. *J. Plankton Res.*, **4**, 927-941.
- Abraham, E.R. (1998) The generation of plankton patchiness by turbulent stirring. *Nature*, **391**, 577-560.
- Allen, T.F.H. & Starr, T.B. (1982) *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press, Chicago.
- Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. (1992) *Toward a unified ecology*. Columbia University Press, New York.
- Anonyme (1988) *Courants de Marée dans le Déroit du Pas-de-Calais*. Service Hydrographique de la Marine, Paris.
- Armi, L. & Flament, P. (1985) Cautionary remark on the spectral interpretation of turbulent flows. *J. Geophys. Res.*, **99**, 11779-11782.
- Aksnes, D.L. & Egge, J.K. (1991) A theoretical model for nutrient uptake in phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **70**, 65-72.
- Auger, P. & Poggiale, J.C. (1996) Emergence of population growth models: fast migration and low growth. *J. Theor. Biol.*, **182**, 99-108.
- Auger, P., Baudry, J. & Fournier, F. (1992) *Hiérarchies et échelles en écologie*. Naturalia, Paris.
- Azam, F. (1998) Microbial control of oceanic carbon flux: the plot thickens. *Science*, **280**, 694-696.
- Baker, M.A. & Gibson, C.H. (1987) Sampling turbulence in the stratified ocean: statistical consequences of strong intermittency. *J. Phys. Oceanogr.*, **17**, 1817-1836.
- Barale, V. & Trees, C.C. (1987) Spatial variability of the ocean color field in CZCS imagery. *Adv. Space Res.*, **7**, 95-100.
- Baudry, J. (1992) Dépendance d'échelle d'espace et de temps dans la perception des changements d'utilisation des terres. In Auger, P., Baudry, J. & Fournier, F. (eds.), *Hiérarchies et échelles en écologie*. Naturalia, Paris, pp. 101-113.
- Bautista, B., Harris, R.P., Tranter, P.R.G. & Harbour, D. (1992) *In situ* copepod feeding and grazing rates during a spring bloom dominated by *Phaeocystis* sp. in the English Channel. *J. Plankton Res.*, **14**, 691-703.

- Bennett,A. & Denman,K.L. (1985) Phytoplankton patchiness: inferences from particle statistics. *J. Mar. Res.*, **43**, 307-335.
- Berry,M.V. & Lewis,Z.V. (1980) On the Weierstarss-Mandelbrot fractal function. *Proc. Roy. Soc. London Ser. A*, **370**, 459-484.
- Blackburn,N., Fenchel,T. & Mitchell,J. (1998) Microscale nutrient patches in planktonic habitats shown by chemotactic bacteria. *Science*, **282**, 2254-2256.
- Bohle-Carbonel,M. (1992) Pitfalls in sampling, comments on reliability and suggestions for simulation. *Cont. Shelf Res.*, **12**, 3-24.
- Brunet,C. (1994) Analyse des pigments photosynthétiques par HPLC : communautés phytoplanctoniques et productivité primaire en Manche Orientale. *Thèse de Doctorat, Univ. Paris VI*.
- Brylinski,J.M. & Lagadeuc,Y. (1988) Influence du coefficient de marée sur la répartition côte/large d'une espèce planctonique à affinités côtières: *Temora longicornis* (Crustacés, Copépode). *C. R. Acad. Sci. Paris Sér. 3*, **307**, 183-187.
- Brylinski,J.M., Dupont,J. & Bentley,D. (1984) Conditions hydrologiques au large du cap Griz-Nez (France): premiers résultats. *Oceanol. Acta*, **7**, 315-322.
- Brylinski,J.M., Lagadeuc,Y., Gentilhomme,V., Dupont,J.P., Lafite,R., Dupeuple,P.A., Huault,M.F., Auger,Y., Puskaric,E., Wartel,M. & Cabioch,L. (1991) Le 'fleuve côtier': un phénomène hydrologique important en Manche orientale. Exemple du Pas-de-Calais. *Oceanol. Acta*, **11**, 197-203.
- Bundy,M.H., Gross,T.F., Coughlin,D.J. & Strickler,J.R. (1993) Quantifying copepod searching efficiency using swimming pattern and perceptive ability. *Bull. Mar. Sci.*, **53**, 15-28.
- Burgert,R. & Hsieh,W.W. (1989) Spectral analysis of the AVHRR sea surface temperature variability off the west coast of Vancouver Island. *Atmos. Ocean*, **27**, 577-587.
- Caparroy,P. & Carlotti,F. (1996) A model for *Acartia tonsa*: the effect of turbulence and consequences for the related physiological processes. *J. Plankton Res.*, **18**, 2139-2177.
- Cantor,G. (1872) Uber die Ausdehnung eines Satzes aus der Theorie der Trigonometrischen Reihen. *Math. Annalen*, **5**, 123-132.
- Cassie,R.M. (1963) Microdistribution in the plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **1**, 223-252.

- Claustre,H., Poulet,S.A., Willaims,R., Marty,J.C., Ben Mlih,F., Hapette,A.M. & Martin-Jezequel,V. (1990) A biochemical investigation of a *Phaeocystis* sp. bloom in the Irish Sea. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **70**, 197-207.
- Collos,Y. (1983) Transient situations in nitrate assimilation by marine diatoms. 4. Non-linear phenomena and the estimation of the maximum uptake rate. *J. Plankton Res.*, **5**, 677-691.
- Collos,Y. (1986) Time-lag algal growth dynamics: biological constraints on primary production in aquatic environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **33**, 193-206.
- Corrsin,S. (1951) On the spectrum of isotropic temperature in an isotropic turbulence. *J. Appl. Phys.*, **22**, 469.
- Corrsin,S. (1961) The reactant concentration spectrum in turbulent mixing with a first-order reaction. *J. Fluid Mech.*, **11**, 407-416.
- Coughlin,D.J., Strickler,J.R. & Sanderson,B. (1992) Swimming and search behaviour in clownfish, *Amphiprion perideraion*, larvae. *Anim. Behav.*, **44**, 427-440.
- Currie,D.J. (1984a) Microscale nutrient patches: do they matter to the phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 211-214.
- Currie,D.J. (1984b) Phytoplankton growth and the microscale nutrient patch hypothesis. *J. Plankton Res.*, **6**, 591-599.
- Daly,K.L. & Smith,W.O. (1993) Physical-biological interactions influencing marine plankton production. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **24**, 555-585.
- Davidson,K. & Cunningham,A. (1996) Accounting for nutrient processing time in mathematical models of phytoplankton growth. *Limnol. Oceanogr.*, **41**, 779-783.
- Davis,C.S., Flierl,G.R., Wiebe,P.H. & Franks,P.J.S. (1991) Micropatchiness, turbulence and recruitment in plankton. *J. Mar. Res.*, **49**, 109-151.
- Delcourt,H.R., Delcourt,P.A. & Webb,T. (1983) Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Q. Sci. Rev.*, **1**, 153-175.
- Delignières,M., Hitier,B., Olivesi,R., Delesmont,R., Morel,M. & Loquet,N. (1996) *Suivi régional des nutriments sur le littoral nord/Pas-de-Calais/Picardie. Bilan de l'année 1995*. IFREMER, Boulogne-sur-Mer.
- Demers,S., Lafleur,P.E., Legendre,L. & Trump,C.L. (1979) Short-term covariability of chlorophyll and temperature in the St. Lawrence estuary. *J. Fish. Res. Board Can.*, **36**, 568-573.
- Denman,K.L. & Abbott,M.A. (1988) Time evolution of surface chlorophyll patterns from cross-spectrum analysis of satellite color images. *J. Geophys. Res.*, **93**, 6789-6798.

- Denman, K.L. & Abbott, M.A. (1994) Time scales of pattern evolution from cross-spectrum analysis of advanced very high resolution radiometer and coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.*, **99**, 7433-7442.
- Denman, K.L. & Gargett, A.E. (1995) Biological-physical interactions in the upper ocean: the role of vertical and small-scale transport processes. *Annu. Rev. Fluid Mech.*, **27**, 225-255.
- Denman, K.L. & Platt, T. (1976) The variance spectrum of phytoplankton in a turbulent ocean. *J. Mar. Res.*, **34**, 593-601.
- Denman, K.L. and Powell, T.M. (1984) Effects of physical processes on planktonic ecosystems in the coastal ocean. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **22**, 125-168.
- Denman, K.L., Okubo, A. & Platt, T. (1977) The chlorophyll fluctuation spectrum in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 1033-1038.
- Deschamps, P.Y., Frouin, R. & Wald, L. (1981) Satellite determinations of the mesoscale variability of the sea surface temperature. *J. Phys. Oceanogr.*, **11**, 864-870.
- Dower, J.F., Miller, T.J. & Leggett, W.C. (1997) The role of microscale turbulence in the feeding ecology of larval fish. *Adv. Mar. Biol.*, **31**, 169-220.
- Droop, M.R. (1968) Vitamin B₁₂ and marine ecology IV. The kinetics of uptake growth and inhibition in *Monochrysis lutheri*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **48**, 689-733.
- Dugdale, R.C. (1977) Modelling. In Glodberg, E.D. (ed.), *The sea: ideas and observations on progress in the study of the seas*. Wiley, pp. 789-806.
- Dupont, J.P., Lafite, R., Huault, M.F., Lamboy, M., Brylinski, J.M. & Guéguéniat, P. (1991) La dynamique des masses d'eau et matière en suspension en Manche orientale. *Oceanol. Acta*, **11**, 177-186.
- Estrada, M. & Berdalet, E. (1997) Phytoplankton in a turbulent world. *Sci. Mar.*, **61**, 125-140.
- Evertsz, C.J.G. & Mandelbrot, B.B. (1992) Multifractal measures. In Peitgen, H.O., Hartmut, J. & Saupe, D. (eds.), *Chaos and Fractals. New Frontiers of Science*. Springer-Verlag, New York, pp. 922-954.
- Fasham, M.J.R. (1978) The statistical and mathematical analysis of plankton patchiness. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **16**, 43-79.
- Fasham, M.J.R. & Pugh, P.R. (1976) Observations on the horizontal coherence of chlorophyll a and temperature. *Deep-Sea Res.*, **23**, 527-538.
- Feller, W. (1971) *An Introduction to Probability Theory and its Applications*. Wiley & Sons, New York.

- Ferran,A. & Dixon,A.F.G. (1993) Foraging behaviour of ladybird larvae (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.*, **90**, 383-402.
- Flinkman,J. Aro,E., Vuorinen,I. & Viitasalo,M. (1998) Changes in northern Baltic zooplankton and herring nutrition from 1980s to 1990s: top-down and bottom-up processes at work. *J. Plankton Res.*, **165**, 127-136.
- Flynn,K.J. (1998) Estimates of kinetic parameters for the transport of nitrate and ammonium into marine phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **169**, 13-28.
- Flynn,K.J., Fasham,M.J.R & Hipkin,C.R. (1997) Modelling the interactions between ammonium and nitrate uptake in marine phytoplankton. *Philos. Trans. R. Soc. London B*, **352**, 1625-1645.
- Frish,U. (1995) *Turbulence*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frish,U., Sulem,P.L. & Nelkin,M. (1978) A simple dynamical model of intermittent fully developed turbulence. *J. Fluid Mech.*, **87**, 719-724.
- Frontier,S. (1983) *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Masson, Paris.
- Frontier,S. (1986) *Evaluation et optimisation des plans d'échantillonnage en écologie littorale*. PIREN ATP 9.82.65.
- Frontier,S. (1987) Application of fractal theory to ecology. In Legendre,P. & Legendre,L. (eds.), *Developments in Numerical Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 335-378.
- Frontier,S. & Pichod-Viale,D. (1993) *Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution*. Masson, Paris.
- Frontier,S. Le Fèvre,J. & Pichod-Viale,D. (1992) Hiérarchie, dépendance d'échelles et transfert d'échelle en océanologie. In Auger,P., Baudry,J. & Fournier,F. (eds.), *Hiérarchies et échelles en écologie*. Naturalia Publications, pp. 187-223.
- Gasol,J.M., del Giorgio,P.A. & Duarte,C.M. (1997) Biomass distribution in marine planktonic communities. *Limnol. Oceanogr.*, **42**, 1353-1363.
- Gerritsen,J. & Strickler,J.R. (1977) Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model. *J. Fish. Res. Board Can.*, **34**, 73-82.
- Godlman,J.C. & Glibert,P.M. (1982) Comparative rapid ammonium uptake by four species of marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **27**, 814-827.
- Gower,J.F.R, Denman,K.L. & Holyer,R.J. (1980) Phytoplankton patchiness indicates the fluctuation spectrum of mesoscale oceanic structure. *Nature*, **288**, 157-159.

- Halsey, T.C., Jensen, M.H., Kadanoff, L.P., Procaccia, I. & Shraiman, B.I. (1986) Fractal measures and their singularities: the characterization of strange sets. *Phys. Rev. A*, **33**, 443-453.
- Haney, J.D. & Jackson, G.A. (1996) Modeling phytoplankton growth rates. *J. Plankton Res.*, **18**, 63-85.
- Hansen, B., Tande, K.S. & Berggreen, U.C. (1990) On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetii*. III. Functional responses in grazing demonstrated on juvenile stages of *Calanus finmarchicus* (Copepoda) fed diatoms and *Phaeocystis*. *J. Plankton Res.*, **12**, 1173-1187.
- Hansen, J., Fung, I., Lacy, A., Rind, D., Lebedeff, S., Ruedy, R., Russel, G. & Stone, P. (1988) Global climate changes as forecast by the Goddard Institute for Space Studies three dimensional model. *J. Geophys. Res.*, **93**, 9341-9364.
- Hardy, L.R. & Gunther, E.R. (1935) The plankton of the South Georgia whaling ground and adjacent waters, 1926-1927. *Discovery Rep.*, **11**, 1-456.
- Haury, L.R., McGowan, J.A. & Wiebe, P.H. (1978) Patterns and processes in the space-time scales of plankton distributions. In Steele, J.H. (ed.), *Spatial Pattern in Plankton Communities*. Plenum, New York, pp. 277-327.
- Hausdorff, F. (1919) Dimension und usseres Mass. *Math. Annalen*, **79**, 157-179.
- Healey, F.P. (1980) Slope of the Monod equation as an indicator of advantage in nutrient competition. *Microb. Ecol.*, **5**, 282-286.
- Hoch, T. (1995) Modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant la production biologique en Manche (N, P, Si). *Thèse de Doctorat, Univ. Paris VII, Biomathématiques*.
- Horwood, J.W. (1978) Observations on spatial heterogeneity of surface chlorophyll in one and two dimensions. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **58**, 487-502.
- Howarth, R.W., Butler, T., Lunde, K., Swaney, D. & Chu, C.R. (1993) Turbulence and planktonic nitrogen fixation : a mesocosm experiment. *Limnol. Oceanogr.*, **38**, 1696-1711.
- Hunter, M.L. & Price, P.W. (1992) Playing chutes and ladder: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, **73**, 724-732.
- Hutchinson, G.E. (1953) The concept of pattern in ecology. *Proc. Natl Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, **105**, 1-12.
- Hutchinson, G.E. (1961) The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, **95**, 137-146.
- Ibanez, F. (1973) Méthode d'analyse spatio-temporelle du processus d'échantillonnage en planctonologie. *Ann. Inst. Océanogr.*, **49**, 83-111.

- Isawa, Y., Andreasen, V. & Levin, S.A. (1987) Aggregation in model ecosystems. I. Perfect aggregation. *Ecol. Model.*, **37**, 287-302.
- Isawa, Y., Levin, S.A. & Andreasen, V. (1989) Aggregation in model ecosystems. II. Approximate aggregation. *J. Math. Appl. Med. Biol.*, **6**, 1-23.
- Jarvis, P.G. (1995) Scaling processes and problems. *Plant Cell. Environ.*, **18**, 1079-1089.
- Jimenez, J. (1997) Oceanic turbulence at the millimeter scales. *Sci. Mar.*, **61**, 47-56.
- Jou, D. (1997) Intermittent turbulence: a short introduction. *Sci. Mar.*, **61**, 57-62.
- Karp-Boss, L., Boss, E. & Jumars, P.A. (1996) Nutrient fluxes to planktonic osmotrophs in the presence of fluid motion. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **34**, 71-107.
- Keiyu, A.Y., Yamazaki, H. & Strickler, J.R. (1994) A new modelling approach for zooplankton behaviour. *Deep-Sea Res. II*, **41**, 171-184.
- Kierstead, H. & Slobodkin, L.B. (1953) The size of water masses containing plankton blooms. *J. Mar. Res.*, **12**, 141-147.
- Kjørboe, T. (1997) Small-scale turbulence, marine snow formation, and planktivorous feeding. *Sci. Mar.*, **61**, 141-158.
- Kjørboe, T. & Saiz, E. (1995) Planktivorous feeding in calm and turbulent environment, with emphasis on copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **122**, 135-145.
- Kjørboe, T., Andersen, K.P. & Dam, H. (1990) Coagulation efficiency and aggregate formation in marine phytoplankton. *Mar. Biol.*, **107**, 235-245.
- Kjørboe, T., Lunsgaard, C., Olesen, M. & Hansen, J.L.S. (1994) Aggregation and sedimentation processes during a spring phytoplankton bloom: a field experiment to test coagulation theory. *J. Mar. Res.*, **52**, 297-323.
- Kjørboe, T., Tiselius, P., Mitchell-Innes, B., Hansen, J.L.S., Wisser, A.W. & Mari, X. (1998) Intensive aggregate formation with low vertical flux during an upwelling-induced diatom bloom. *Limnol. Oceanogr.*, **43**, 104-116.
- Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (1991) *Ecological Heterogeneity*. Springer-Verlag, Berlin.
- Kolasa, J. & Rollo, C.D. (1991) Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary. In Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (eds.), *Ecological Heterogeneity*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 1-23.
- Kolmogorov, A.N. (1941) The local structure of turbulence in incompressible viscous fluid for very large Reynolds numbers. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, **30**, 299-303.
- Kostylev, V. (1996) Spatial heterogeneity and habitat complexity affecting marine littoral fauna. PhD thesis, Göteborg University, Strömstad, Suède.

- Kraichnan,R.H. (1967) Inertial subrange in two-dimensional turbulence. *Phys. Fluids*, **9**, 1937-1943.
- Lagadeuc,Y. (1996) Contribution à l'étude du couplage Physique-Biologie au sein de l'écosystème pélagique. *Habilitation à diriger des recherches, Univ. Lille I*.
- Lagadeuc,Y., Boulé,M & Dodson,J.J. (1997) Effect of vertical mixing on the vertical distribution of copepods in coastal waters. *J. Plankton Res.*, **19**, 1183-1204.
- Lazier,J.R.N. & Mann,K.H. (1989) Turbulence and diffusive layers around small organisms. *Deep-Sea Res.*, **36**, 1721-1733.
- Le Fèvre,J. & Frontier,S. (1988) Influence of temporal characteristic of physical phenomena on plankton dynamics, as shown by North-West European marine ecosystems. In Rothschild,B.J.R. (ed.), *Towards a theory of Biological-Physical interactions in the World Ocean*. Kluwer, Boston, pp. 245-272.
- Legendre,L. & Demers,S. (1984) Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **41**, 2-19.
- Legendre,L. & Demers,S. (1985) Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production. *Nat. Can.*, **112**, 5-14.
- Legendre,L. & Le Fèvre,J. (1991) From individual plankton cells to pelagic ecosystems and to global geochemical cycles. In Demers,S. (ed.), *Particle Analysis in Oceanography*. Springer-Verlag, New York, pp. 261-300.
- Legendre,L., Demers,S. & Lefaivre,D. (1986) Biological production at marine ergoclines. In Nihoul,J.C.J. (ed.), *Marine Interface Ecohydrodynamics*. Elsevier, Amsterdam, pp. 1-29.
- Lehman,J.T. & Scavia,D (1982a) Microscale patchiness of nutrients in plankton communities. *Science*, **216**, 729-730.
- Lehman,J.T. & Scavia,D (1982b) Microscale nutrient patches produced by zooplankton. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **79**, 5001-5005.
- Lekan,J.F. & Wilson,R.E. (1978) Spatial variability of phytoplankton biomass in surface waters of Long Island. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **6**, 239-251.
- Levin,S.A. (1994) Patchiness in marine and terrestrial systems: from individuals to populations. *Phil. Trans. R. Soc. London. B*, **343**, 99-103.
- Lesieurs,M. & Sadourny,R. (1981) Satellite-sensed turbulent ocean structure. *Nature*, **294**, 673.

- Lizon,F. (1997) Photoadaptation et évaluation de la production photosynthétique du phytoplancton en relation avec les caractéristiques hydrodynamiques de la Manche Orientale. *Thèse de Doctorat, Univ. Paris VI.*
- Lizon ,F. & Lagadeuc,Y. (1998) Comparisons of primary production values estimated from different incubation times in a coastal sea. *J. Plankton Res.*, **20**, 371-381.
- Lizon ,F., Lagadeuc,Y., Brunet,C., Aelbrecht,D. & Bentley,D. (1995) Primary production and photoadaptation of phytoplankton in relation with tidal mixing in coastal waters. *J. Plankton Res.*, **17**, 1039-1055.
- MacKenzie,B.R. & Leggett,W.C. (1991) Quantifying the contribution of small-scale turbulence to the encounter rates between larval fish and their zooplankton prey : effects of wind and tide. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **73**, 149-160.
- MacKenzie,B.R. & Leggett,W.C. (1993) Wind-based models for estimating the dissipation rates of turbulence energy in aquatic environments : empirical comparisons. *Mar. Ecol. Prog Ser.*, **94**, 207-216.
- MacKenzie,B.R., Miller,T.J., Cyr,S. & Leggett,W.C. (1994) Evidence of a dome-shaped relationship between turbulence and larval fish ingestion rates. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 1790-1799.
- Mackas,D.L. & Boyd,C.M. (1979) Spectral analysis of zooplankton spatial heterogeneity. *Science*, **204**, 62-64.
- Mackas,D.L., Denman,K.L. & Abbott,M.R. (1985) Plankton patchiness: biology in the physical vernacular. *Bull. Mar. Sci.*, **37**, 652-674.
- Mandelbrot,B. (1977) *Fractals. Form, Chance and Dimension*. Freeman, London.
- Mandelbrot,B. (1983) *The Fractal Geometry of Nature*. Freeman, New York.
- Mann,K.H. & Lazier,J.R.N. (1991) *Dynamics of marine ecosystems. Biological-physical interactions in the oceans*. Blackwell, Boston.
- Margalef,R. (1967) Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **5**, 257-289.
- Margalef,R. (1968) *Perspectives in ecological theory*. University of Chicago Press.
- Margalef,R. (1978) What is an upwelling ecosystem? In Boje,R. and Tomczak,M. (eds.), *Upwelling Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 12-14.
- Margalef,R. (1979) The organization of space. *Oikos*, **33**, 152-159.
- Margalef,R. (1997) Turbulence and marine life. *Sci. Mar.*, **61**, 109-123.

- Marquet,P.A., Fortin,J.M., Pineda,J., Wallin,D.O., Clark,J., Wu,Y., Bollens,J., Jacobi,C.M. & Holt,R.D. (1993) Ecological and evolutionaru consequences of patchiness: a marine terrestrial perspective. In Levin,S.A., Powell,T.M. and Steele,J.H. (eds.), *Patch Dynamics*. Springer-Verlag, New York, pp. 277-304.
- Marrasé,C., Saiz,E. & Redondo,J.M. (1997) Lectures on plankton and turbulence. *Sci. Mar.*, **61**, sup. 1.
- McCarthy,J.J. & Goldman,J.C. (1979) Nitrogenous nutrition of marine phytoplankton in nutrient-depleted waters. *Science*, **203**, 670-672.
- Meneveau,C., Sreenivasan,K.R. & Kailasnath,P. (1989) Joint multifracatal measures: theory and applcations to turbulence. *Phys. Rev. A*, **40**, 894-913.
- Monin,A. & Ozmidov,R. (1985) *Turbulence in the ocean*. Reidel, Boston.
- Nihoul,J.C.J & Djenidi,S. (1991) Hierarchy and scales in marine ecohydrodynamics. *Earth-Science Rev.*, **31**, 255-277.
- Nozdrin,Y. (1974) Influence of buoyant forces on the spectra of turbulent processes in the ocean. *Oceanology*, **14**, 647-651.
- Obukhov,A.M. (1941) Spectral energy distribution in a turbulent flow. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, **32**, 22-24.
- Obukhov,A.M. (1949) Structure of the temperature field in a turbulent flow. *Izv. Akad. Nauk. SSSR Geogr. I Geofiz.*, **13**, 55.
- Okubo,A. (1978) Horizontal dispersion and critical scales for phytoplankton patches. In Steele,J.H. (ed.), *Statial pattern in plankton communities*. Plenum Press, New York.
- Okubo,A. (1980) *Diffusion and ecological problems: Mathematical models*. Springer-Verlag, Berlin.
- O'Neill,R.V. (1989) Perspectives in hierarcgy and scale. In Roughgarden,J., May,R.M. & Levin,S.A. (eds.), *Perspectives in ecological theory*. Princeton University Press, pp. 140-156.
- O'Neill,R.V., De Angelis,D.L., Waide,J.B. & Allen,T.F.H. (1989) *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton University Press.
- Pascual,M., Ascioti,F.A. & Caswell,H. (1995) Intermittency in the plankton: a multifractal analysis of zooplankton biomass variability. *J. Plankton Res.*, **17**, 1209-1232.
- Pesant,S., Legendre,L., Gosselin,M., Ashjian,C., Booth,B., Daly,K., Fortier,L., Hirche,H.-J., Michaud,J., Smith,R.E.H., Smith,S.S. & Smith,W.O.Jr. (1998) Pathways of carbon cycling

- in the euphotic zone: the fate of large-sized phytoplankton in the Northeast Water Polynya. *J. Plankton Res.*, **20**, 1267-1291.
- Peano, G. (1890) Sur une courbe qui remplit une aire plane. *Math. Annalen*, **36**, p. 157-160.
- Perrin, J. (1906) La discontinuité de la matière. *Revue du mois*, **1**, 323-344.
- Peta, O., Hitier, B., Olivesi, R., Delesmont, R., Morel, M. & Loquet, N. (1998) *Suivi régional des nutriments sur le littoral nord/Pas-de-Calais/Picardie. Bilan de l'année 1997*. IFREMER, Boulogne-sur-Mer.
- Peters, F. & Redondo, J.M. (1997) Turbulence generation and measurement: application to studies on plankton. *Sci. Mar.*, **61**, 205-228.
- Peters, F., Marrasé, C., Gasol, J., Montserrat Sala, M. & Arin, L. (1998) Effects of turbulence on bacterial growth mediated through food web interactions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **172**, 293-303.
- Piontkovski, S.A., Williams, R., Peterson, W.T., Yunev, O.A., Minkina, N.A., Vladimirov, V.L. & Blonkov, V. (1997) Spatial heterogeneity of the planktonic fields in the upper mixed layer of the open ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **148**, 145-154.
- Platt, T. (1972) Local phytoplankton abundance and turbulence. *Deep-Sea Res.*, **19**, 183-187.
- Platt, T. & Denman, K.L. (1975) Spectral analysis in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **6**, 189-210.
- Platt, T., Harrison, W.G., Lewis, M.R., Li, W.K.W., Sathyendranath, S., Smith, R.E. & Vezina, A.F. (1989) Biological production of the oceans: the case for a consensus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **52**, 77-88.
- Poggiale, J.C. (1998a) From behavioural to populational level: growth and competition. *Math. Comp. Model.*, **27**, 41-49.
- Poggiale, J.C. (1998b) Predator-prey models in heterogeneous environments: emergence of functional response. *Math. Comp. Model.*, **27**, 63-71.
- Popper, K. (1999) *Les deux problèmes fondamentaux de la théorie de la connaissance*. Hermann, Paris.
- Powell, T.M. & Okubo, A. (1994) Turbulence, diffusion and patchiness in the sea. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **343**, 11-18.
- Powell, T.M., Richerson, P.J., Dillon, T.M., Agee, B.A., Dozier, B.J., Godden, D.A. & Myrup, L.O. (1975) Spatial scales of current speed and phytoplankton biomass fluctuations in Lake Tahoe. *Science*, **189**, 1088-1089.

- Psenner, R. & Sommaruga, R. (1992) Are rapid changes in bacterial biomass caused by shifts from top-down to bottom-up control? *Limnol. Oceanogr.*, **37**, 1092-1100.
- Raimbault, P. & Gentilhomme, V. (1990) Short- and long-term responses of the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* to spike additions of nitrate at nanomolar levels. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **135**, 161-176.
- Riebesell, U. (1991a) Particle aggregation during diatom bloom. I. Physical aspects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **69**, 273-280.
- Riebesell, U. (1991b) Particle aggregation during diatom bloom. II. Biological aspects. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **69**, 281-291.
- Rothschild, B.J. (1991) Food-signal theory: population regulation and the functional response. *J. Plankton Res.*, **13**, 1123-1135.
- Rothschild, B.J. & Osborn, T.R. (1988) Small-scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.*, **10**, 465-474.
- Rousseau, V., Vaulot, D., Casotti, R., Cariou, V., Lenz, J., Gunkel, J. & Baumann, M. (1994) The life cycle of *Phaeocystis* (Prymnesiophyceae) evidence and hypotheses. *J. Mar. Syst.*, **5**, 23-39.
- Salomon, J.C. & Breton, M. (1993) An atlas of long-term currents in the Channel. *Oceanol. Acta*, **16**, 439-448.
- Scheffer, M. (1991) Should we expect strange attractors behind plankton dynamics-and if so, should we bother? *J. Plankton Res.*, **13**, 1291-1305.
- Schertzer, D. & Lovejoy, S. (1983) The dimension and intermittency of atmospheric dynamics. In Launder, B. (ed.), *Turbulent Shear Flows 4*. Springer-Verlag, Karlsruhe, pp. 7-33.
- Scheuring, I. & Riedi, R.H. (1994) Application of multifractals to the analysis of vegetation pattern. *J. Vegetation Soil*, **5**, 489-496.
- Schmitt, F., Schertzer, D., Lovejoy, S. & Brunet, Y. (1996) Multifractal temperature and flux of temperature in fully developed turbulence. *Europhys. Lett.*, **34**, 195-200.
- Sciandra, A. (1991) Coupling and uncoupling between nitrate and growth rate in *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) under different frequencies of pulsed nitrate supply. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **72**, 261-269.
- Smith, R.C., Zhang, X. & Michaelsen, J. (1988) Variability of pigment biomass in the California current system as determined by satellite imagery. 1. Spatial variability. *J. Geophys. Res.*, **93**, 10863-10882.

- Solé,R.V., Manrubia,S.C. & Luque,B. (1994) Multifractality and complexity in rainforest dynamics. *Proc. Copenhagen Symposium on Computer Simulation in Biology, Ecology and Medecine*, **1**, 117-121
- Squires,K. & Yamazaki,H. (1995) Preferential concentration of marine particles in isotropic turbulence. *Deep-Sea Res. I*, **42**, 1989-2004.
- Star,J.L. & Cullen,J.J. (1981) Spectral analysis: a caveat. *Deep-Sea Res.*, **28**, 93-97.
- Steele,J.H. (1978) *Spatial pattern in plankton communities*. Plenum Press, New York.
- Steele,J.H. (1991) Can ecological theory cross the land-sea boundary. *J. Theor. Biol.*, **153**, 425-436.
- Steele,J.H. & Henderson,E.W. (1992) A simple model for plankton patchiness. *J. Plankton Res.*, **14**, 1397-1403.
- Steele,J.H. & Henderson,E.W. (1994) Coupling between physical and biological scales. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **343**, 5-9.
- Stommel,H. (1963) Varieties of oceanographic experience. *Science*, **139**, 572-576.
- Strong,D.R. (1992) Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*, **73**, 747-754.
- Strutton,P.G., Mitchell,J.G., Parslow,J.S. & Greene,R.M. (1997) Phytoplankton patchiness: quantifying the biological contribution using Fast Repetition Rate Fluorometry. *J. Plankton Res.*, **19**, 1265-1274.
- Sugihara,G. & May,R.M. (1990) Applications of fractals in ecology. *Trends Ecol. Evol.*, **5**, 79-86.
- Sundby,S. & Fossum,P. (1990) Feeding conditions of Arcto-norwegian cod larvae compared with the Rothschild-Osborn theory on small-scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.*, **12**, 1153-1162.
- Taylor,G.I. (1938) The spectrum of turbulence. *Proc. R. Soc. London Ser. A*, **164**, 476-490.
- Thomas,W.H. & Gibson,C.H. (1990) Effects of small-scale turbulence on microalgae. *J. Appl. Phycol.*, **2**, 71-77.
- Thorpe,S.A. (1985) Small-scale processes in the upper ocean boundary layer. *Nature*, **318**, 519-522.
- Tiselius,P. & Jonsson,P.R. (1990) Foraging behavior of six calanoid copepods: observations and hydrodynamic analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **66**, 23-33.
- Travers,M. (1971) Ecologie du microplankton du Golf de Marseille. *Mar. Biol.*, **8**, 308-343.

- Tremblay, J.E. & Legendre, L. (1994) A model for the size-fractionated biomass and production of marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **39**, 2004-2014.
- Truffier, S., Hitier, B., Olivesi, R., Delesmont, R., Morel, M. & Loquet, N. (1997) *Suivi régional des nutriments sur le littoral nord/Pas-de-Calais/Picardie. Bilan de l'année 1996*. IFREMER, Boulogne-sur-Mer.
- Tsuda, A. (1995) Fractal distribution of an oceanic copepod *Neocalanus cristatus* in the subarctic Pacific. *J. Oceanogr.*, **51**, 261-266.
- Tsuda, A., Sugisaki, H., Ishimaru, T., Saino, T., & Sato, T. (1993) White-noise-like distribution of the oceanic copepod *Neocalanus cristatus* in the subarctic North Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **97**, 39-46.
- Turpin, D.H. & Harrison, P.J. (1979) Limiting nutrient patchiness and its role in phytoplankton ecology. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **39**, 151-166.
- Turpin, D.H., Parslow, J.S. & Harrison, P.J. (1981) On limiting nutrient patchiness and phytoplankton growth: a conceptual approach. *J. Plankton Res.*, **3**, 421-431.
- van Duren, L.A. & Videler, J.J. (1995) Swimming behaviour of development stages of the calanoid copepod *Temora longicornis* at different food concentrations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **126**, 153-161.
- Verity, P.G. & Smayda, T.J. (1989) Nutritional value of *Phaeocystis pouchetii* (Prymnesiophyceae) and other phytoplankton for *Acartia* spp. (Copepoda) : ingestion, egg production and growth of nauplii. *Mar. Biol.*, **100**, 161-171.
- Weber, L.H., El-Shayed, S.Z. & Hampton, I. (1986) The variance spectra of phytoplankton, krill and water temperature in the Antarctic Ocean south of Africa. *Deep-Sea Res.*, **33**, 1327-1343.
- Wiegand, R.C. & Pond, S. (1979) Fluctuations of chlorophyll and related physical parameters in British Columbia coastal waters. *J. Fish. Res. Board Can.*, **36**, 113-121.
- Wiens, J.A. (1989) Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.*, **3**, 385-397.
- Yamazaki, H. (1993) Lagrangian study of planktonic organisms : perspectives. *Bull. Mar. Sci.*, **53**, 265-278.
- Yamazaki, H. & Haury, L.R. (1993) A new lagrangian model to study animal aggregation. *Ecol. Model.*, **69**, 99-111.
- Yamazaki, H. & Okubo, A. (1995) A simulation of grouping: an aggregative random walk. *Ecol. Model.*, **79**, 159-165.
- Zar, J. (1996) *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall International, Englewood Cliffs.

Annexe 1 :
descriptif des campagnes à la mer

ANNEXE 1 : DESCRIPTIF DES CAMPAGNES A LA MER**Campagnes : PROTUR****PROTUR 1**

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu			Source
				Fréquence	Données	Profondeur	
Large	ME	30/04/93 - 01/05/93	36	-	-	-	LIZON F.

PROTUR 2

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu			Source
				Fréquence	Données	Profondeur	
Côte	ME	20/03/94 - 21/03/94	36	-	-	-	LIZON F.

PROTUR 3

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu			Source
				Fréquence	Données	Profondeur	
Côte	VE	07/09/94 - 08/09/94	24	-	-	-	LIZON F.

Campagnes : RENORA (Baie Sud de la Mer du Nord)**RENORA 1**

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu		Source
				Fréquence	Données	
Côte	ME	17/06/1991	-	2 Hz	31572	LUCZAK C.

RENORA 2

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu		Source
				Fréquence	Données	
Côte	ME	21/06/1991	6	2 Hz	82976	LUCZAK C.

RENORA 3

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu		Source
				Fréquence	Données	
Côte	ME	08/06/1991	-	2 Hz	40156	LUCZAK C.

RENORA 4

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu		Source
				Fréquence	Données	
Côte	VE	24/06/1991	-	2 Hz	36365	LUCZAK C.

Campagnes : FRACTUR (Manche Orientale)

FRACTUR 1

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu		Série Nitrites	Source	
				Fréquence	Données			
Côte	VE	02/04/96 - 04/04/96	47	2 Hz	169262	10 m	11	SEURONT L.

FRACTUR 2

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu		Série Nitrites	Source	
				Fréquence	Données			
Côte	VE	01/04/97 - 03/04/97	-	1 Hz	26689	10 m	15	SEURONT L.

FRACTUR 2_c

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu		Série Nitrites	Source	
				Fréquence	Données			
Côte	VE	06/04/1997	15	1 Hz	57305	15 m	-	SEURONT L.

FRACTUR 2_l

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu		Série Nitrites	Source	
				Fréquence	Données			
Large	VE	07/04/1997	13	1 Hz	45810	15 m	-	SEURONT L.

FRACTUR 3

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu		Série Nitrites	Source	
				Fréquence	Données			
Côte	ME	23/09/1997	-	2 Hz	28590	10 m	-	SEURONT L.
Large	ME	25/09/1997	-	2 Hz	28777	10 m	-	SEURONT L.

FRACTUR 4

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu		Série Nitrites	Source	
				Fréquence	Données			
Côte	VE	28/03/98 - 30/03/98	-	2 Hz	93918	5 m	8	SEURONT L.

FRACTUR 5

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu			Série Nitrites	Source
				Fréquence	Données	Profondeur		
Côte	VE	20/06/1998	24	-	-	-	-	SEURONT L.
Côte	VE	21/06/1998	8	-	-	-	-	SEURONT L.

FRACTUR 6

Station	Marée	Date	Profils CTD	CTD continu			Série Nitrites	Source
				Fréquence	Données	Profondeur		
Radiale	ME	18/05/1998	4	-	-	-	-	SEURONT L.
	ME	19/05/1998	4	-	-	-	-	SEURONT L.
	ME	20/05/1998	4	-	-	-	-	SEURONT L.
	ME	21/05/1998	4	-	-	-	-	SEURONT L.
	VE	23/05/1998	4	-	-	-	-	SEURONT L.
	VE	24/05/1998	4	-	-	-	-	SEURONT L.
	VE	25/05/1998	4	-	-	-	-	SEURONT L.
	VE	26/05/1998	4	-	-	-	-	SEURONT L.
	VE	28/05/1998	4	-	-	-	-	SEURONT L.
	VE	29/05/1998	4	-	-	-	-	SEURONT L.
	VE	30/05/1998	4	-	-	-	-	SEURONT L.

Annexe 2 :
liste des figures et tableaux

ANNEXE 2 : LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX

Liste des figures

Figure 1. Echelles spatio-temporelles des processus biotiques et abiotiques pour les écosystèmes terrestres (A) et marins (B) (adapté de Steele & Henderson, 1994).

p. 7

Figure 2. Représentation schématique du spectre de variance d'une cascade d'énergie turbulente, où $E(k)$ est la densité spectrale (unité de variance/ k^2) et k est indifféremment un nombre d'onde ou une fréquence selon que la turbulence est considérée d'un point de vue spatial ou temporel. L'énergie cinétique générée à grande échelle cascade à travers une hiérarchie de tourbillons de taille décroissante jusqu'à l'échelle de la viscosité où elle est dissipée en chaleur. Les nombres d'ondes k_{\min} et k_{\max} correspondent respectivement aux échelles de création de la turbulence et aux échelles de dissipation visqueuse (d'après A4, A7).

p. 9

Figure 3. Représentation schématique tridimensionnelle d'un espace d'échantillonnage potentiel défini par les résolutions spatiale et temporelle de l'échantillonnage et la précision de la mesure. Compte tenu des limitations intrinsèques à tout échantillonnage, l'effort d'échantillonnage total doit être reparti entre différentes stratégies représentées par différents points à l'intérieur du cube de manière à optimiser les différents critères d'optimisation.

p. 11

Figure 4. Illustration schématique du spectre de variance théorique proposé par Denman & Platt (1976) pour décrire les interactions entre turbulence et populations phytoplanctoniques.

p. 18

Figure 5. Illustration schématique du spectre de variance théorique proposé par Denman et al. (1977) à partir d'une approche dérivée des équations de réaction-diffusion (Corrsin, 1961).

p. 18

Figure 6. Echantillons de la distribution temporelle du taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente ε (A), estimée à partir de données de vitesse enregistrées à l'aide d'un vélocimètre à fil chaud derrière une turbulence de grille, et de la distribution temporelle de flux de variance φ estimés à partir de données de fluorescence *in vivo* (B) et de température (C) enregistrées simultanément en Manche Orientale (d'après A7).

p. 25

Figure 7. Processus de cascades isotropes. (A) un processus de cascade non-intermittente : d'une échelle donnée à une échelle deux fois plus petites, les tourbillons emplissent tout l'espace disponible de manière uniforme ; (B) un processus de cascade inhomogène monofractale : d'une échelle donnée à une échelle deux fois plus petites, un tourbillon conduit à trois tourbillons deux fois plus petits et à un tourbillon "mort". Dans ce cas, la cascade est caractérisée par une dimension fractale unique $D = 1,58$ (cf. A8) ; (C) un processus de cascade inhomogène multifractale reposant sur une généralisation du cas monofractal par introduction de tourbillons présentant une multiplicité de degrés d'intensité différents, chaque intensité étant caractérisée par une dimension fractale D_i (adapté de A4 et A7).

p. 27

Figure 8. Illustration schématique des concepts d'homogénéité, d'inhomogénéité et d'hétérogénéité basée sur des spectres de variance théoriques $E(\Phi)$ [$E(\Phi)$ est la densité spectrale associée aux échelles spatiales ou temporelles Φ]. En premier lieu, un descripteur peut être inhomogène (A) ou non-inhomogène (B). Un descripteur inhomogène peut être homogène (A) ou hétérogène, en fonction des échelles spatiales ou temporelles considérées (C). Enfin, un descripteur inhomogène peut être hétérogène dans le temps ou dans l'espace, selon que ses propriétés inhomogènes varient dans l'espace S_i (D) ou dans le temps T_i (E).

p. 29

Figure 9. Zone d'étude et position des stations échantillonnées (i) sur une radiale réalisée dans le détroit du Pas-de-Calais (cercles noirs), (ii) sur une radiale en Manche Orientale dans le cadre de la campagne FRACTUR 6 (carrés noirs), (iii) à la côte et au large dans le cadre des campagnes FRACTUR 1 à 5 et PROTUR 1 à 3 (étoiles), et (iv) à la côte dans la Baie Sud de la Mer du Nord dans le cadre des campagnes RENORA 1 à 4 (croix).

p. 31

Figure 10. Les dimensions fractales D , estimées pour la température, la salinité et la fluorescence *in vivo*, à partir de la pente m des semivariogrammes empiriques en coordonnées logarithmiques (A) comme $D = (4 - m) / 2$ (cf. A3, A5, A19) ne présentent pas de tendance pour la température et la salinité alors qu'elles présentent clairement une tendance à l'augmentation de la côte vers le large pour la fluorescence, ici pour le transect 3 (B). Ces résultats sont généralisés à l'échelle de l'ensemble de notre échantillonnage (*i.e.* 4 transects, soient 60 profils par paramètres) par une Analyse Spatio-Temporelle (C), *i.e.* une analyse en composantes principales dont les variables principales sont les coordonnées spatio-temporelles de notre échantillonnage (carrés noirs; cf. texte) et les variables supplémentaires les moyennes (carrés blancs), écart-types (cercles blancs) et dimensions fractales (cercles noirs) calculés à partir des profils verticaux de la température, la salinité et la fluorescence. Ces variables sont positionnées dans le plan principal en fonction de leur corrélation avec les axes principaux. La carré central correspond au seuil de significativité à 5% (adapté d'après A5).

p. 33-34

Figure 11. Analyse Spatio-Temporelle réalisée à partir des moyennes (carrés blancs), écart-types (cercles blancs) et dimensions fractales (cercles noirs) des distributions verticales des données de température, salinité et fluorescence *in vivo* de la mission FRACTUR 6. La transmission ne présente pas de comportement inhomogène, et n'a donc pu être caractérisée en termes de dimension fractale. Les coordonnées spatio-temporelles de l'échantillonnage sont identifiées par des carrés noirs.

p. 36

Figure 12. Evolution de la dimension fractale D de la fluorescence *in vivo* (cercles) en fonction de la vitesse (cm.s^{-1}) et de la direction (degré) du courant de marée, à la côte (A) comme au large (B). La surface colorée représente la meilleure interpolation du nuage de points pour des vitesses de courant allant de 0 à 150 cm.s^{-1} (à la côte) et 0 à 150 cm.s^{-1} (au large) et des directions allant de 0 à 360 degrés.

p. 37

Figure 13. Corrélation entre les dimensions fractales de la fluorescence *in vivo* et la concentration en chlorophylle a , moyennées sur la durée totale de l'échantillonnage pour les campagnes d'échantillonnage à la côte (cercles noirs) et au large (cercles blancs).

p. 38

Figure 14. Semivariogrammes empiriques des données de fluorescence *in vivo*, de la température et de la salinité enregistrées simultanément dans le cadre de la campagne FRACTUR 1, en coordonnées logarithmiques. La gamme d'échelle sur laquelle les paramètres physiques et biologiques sont invariants d'échelle (*i.e.* inhomogènes) est constante de la surface au fond (*i.e.* de haut en bas : 2, 5, 8, 11, 14 et 17 m).

p. 40

Figure 15. Dimensions fractales D_F de la fluorescence représentées en fonction de la fluorescence *in vivo* (considérée ici comme un estimateur de la biomasse phytoplanctonique) pour les campagnes FRACTUR 1 (A) et 5 (B), et PROTUR 2 (C) et 3 (D).

p. 40

Figure 16. Boîtes de dispersion (médiane au centre de la boîte, limitée par le premier et le troisième quartile ; les barres verticales font référence aux valeurs maximale et minimale de la distribution) des dimensions fractales de la température, de la salinité et de la fluorescence *in vivo* pour les campagnes FRACTUR 1 (A) et 5 (B), et PROTUR 2 (C) et 3 (D).

p. 42

Figure 17. Régression linéaire entre les valeurs moyennes des dimensions fractales D_F de la fluorescence et les valeurs moyennes de la fluorescence pour les campagnes FRACTUR 1 (A) et 5 (B), et PROTUR 2 (C) et 3 (D) (les barres verticales et horizontales représentent, pour chaque distribution, les valeurs moyennes majorées et minorées par leurs écart-types).

p. 42

Figure 18. Valeurs moyennes des dimensions fractales de la température (carrés), la salinité (triangles) et la fluorescence *in vivo* (cercles) caractérisant la structure horizontale et verticale de la masse d'eau lors des campagnes FRACTUR 1 (bleu) et 5 (rose), et PROTUR 2 (vert) et 3 (rouge). La ligne en pointillés représente la première bissectrice.

p. 44

Figure 19A. Semivariogrammes empiriques des données de fluorescence *in vivo* (losanges), de la température (carrés) et de la salinité (triangles) enregistrées à l'intérieur de la Baie des Chaleurs, en coordonnées logarithmiques. La gamme d'échelle sur laquelle les paramètres physiques et biologiques sont invariants d'échelle (*i.e.* inhomogènes) décroît avec la profondeur (d'après A3).

p. 45

Figure 19B. Semivariogrammes empiriques des données de fluorescence *in vivo* (losanges), de la température (carrés) et de la salinité (triangles) enregistrées à l'embouchure de la Baie des Chaleurs, en coordonnées logarithmiques. La gamme d'échelle sur laquelle les paramètres physiques et biologiques sont invariants d'échelle (*i.e.* inhomogènes) décroît avec la profondeur (d'après A3).

p. 46

Figure 20. Distribution verticale des dimensions fractales de la température (carrés), de la salinité (triangles) et de la fluorescence *in vivo* (losanges) et du nombre de Richardson Ri , à Caplan (A) et à Grande-Rivière (B) (d'après A3).

p. 48

Figure 21. Comparaisons entre les semivariogrammes empiriques (coordonnées logarithmiques) obtenus avant (cercles blancs) et après (cercles noirs) une destratification de la colonne d'eau suite à un fort coup de vent (d'après A3).

p. 48

Figure 22. Spectre de variance $E(f)$ (f est une fréquence, Hz) de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) en coordonnées logarithmiques pour les campagnes FRACTUR 2 (A) et 3 (B), à la côte et au large. La température et la salinité sont invariantes d'échelle (*i.e.* inhomogènes) sur toute la gamme d'échelles considérée.

p. 49

Figure 23. Hétérogénéité de la structure inhomogène de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) mise en évidence dans les eaux côtières pour la campagne FRACTUR 1 à partir d'une analyse spectrale (A) comme de sa généralisation statistique par les fonctions de structure (B). La rupture entre les inhomogénéités observées aux petites échelles (PE) et aux grandes échelles (GE) se produit pour une échelle temporelle de 1000 secondes, soit 540 mètres (*cf.* texte). Les comportements multifractals [*i.e.* non-linéarité des exposants $\zeta(q)$; *cf.* Encadré 1] de la température et de la salinité sont très proches pour les petites échelles (C), mais divergent clairement pour les grandes échelles (D). Les courbes multifractales sont comparées aux droites théoriques (C, D, en pointillés) attendues dans le cas monofractal où $\zeta(q) = qH$ (d'après A7).

p. 50

Figure 24. Comparaison de la structure de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) à la côte et au large, en terme de comportements spectraux (A, B) et multifractals (C, D) pour les campagnes FRACTUR 2_c et 2_i. Les droites en pointillés (C, D) correspondent au cas théorique monofractal.

p. 52

Figure 25. Comparaison de la structure de la fluorescence *in vivo* (en vert) à celle de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) en terme de comportements spectraux (A, B) et multifractals (C, D) dans les eaux du large pour la campagne FRACTUR 3. Les droites en pointillés (C, D) correspondent au cas théorique monofractal.

p. 55

Figure 26. Comparaison de la structure de la fluorescence *in vivo* (en vert) à celle de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) en termes de comportements spectraux (A, B) et multifractals (C-F) à la côte pour les campagnes RENORA 2 et FRACTUR 4 respectivement aux échelles inférieures et supérieures à 100 secondes (30 mètres) et 25 secondes (19 mètres). Les droites en pointillés (C-E) correspondent au cas théorique monofractal.

p. 57

Figure 27. Comparaison de la structure de la fluorescence *in vivo* (en vert) à celle de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) en termes de comportements spectraux (A) et multifractals (B-D) à la côte pour la campagne FRACTUR 1 aux échelles inférieures à 20 secondes (A, B), aux échelles comprises entre 20 et 1000 secondes (A, C) et supérieures à 1000 secondes (A, C). Les droites en pointillés (B, D) correspondent au cas théorique monofractal (d'après A7).

p. 58

Figure 28. Comparaison de la structure de la fluorescence *in vivo* (en vert) à celle de la température (en rouge) et de la salinité (en bleu) en termes de comportements spectraux (A) et multifractals (B, C) à la côte pour la campagne FRACTUR 2 aux échelles inférieures à 180 secondes (A, B), et supérieures à 180 secondes (A, C). Les droites en pointillés (C) correspondent au cas théorique monofractal.

p. 59

Figure 29. Comparaisons de la structure spectrale (A) de la fluorescence *in vivo* (en vert) à celle de la température (en rouge), de la salinité (en bleu) et de l'abondance du copépode calanoïde *Temora longicornis* (en noir) pour la campagne FRACTUR 2, et de la structure multifractale $K(q)$ [$K(q) = C_1(q^\alpha - q) / (\alpha - 1)$, cf. Encadré 1, A7] du phytoplancton aux échelles inférieures à 180 secondes à celle de l'abondance de *T. longicornis* (B).

p. 68

Figure 30. Espace de corrélations entre les paramètres multifractals universels H , C_1 et α et la vitesse et la direction du courant de marée. Les paramètres multifractals universels H (cercles), C_1 (triangles) et α (carrés) estimés pour la température (en rouge), la salinité (en bleu), la fluorescence *in vivo* (en vert) et les nitrites NO_2^- (en rose) dans le cadre des campagnes FRACTUR 1 (A) et FRACTUR 2 (B) sont positionnés en fonction de leur corrélation avec la vitesse du courant (représentée par l'axe I) et la direction du courant (représentée par l'axe II). Le carré central indique le seuil de significativité à 5%.

p. 71

Figure 31. Représentation schématique de l'effet des conditions hydrodynamiques sur l'aspect des agrégats de matières organiques et/ou de cellules phytoplanctoniques à l'origine des distributions observées pour la fluorescence *in vivo* et les nitrites. Plus les conditions hydrodynamiques sont faibles, plus les particules peuvent s'agréger, conduisant ainsi à une distribution plus inhomogène que lorsque les conditions hydrodynamiques sont fortes.

p. 72

Figure 32. Illustration schématique de l'évolution des échelles de temps (τ_{Phyto}) et d'espace (l_{Phyto}) caractéristiques de la transition physique-biologie avec les conditions hydrodynamiques dans le cadre de FRACTUR 4.

p. 73

Figure 33. Illustration schématique de l'évolution des échelles de temps (τ_{Zoo}) et d'espace (l_{Zoo}) caractéristiques de la transition biologie-physique avec les conditions hydrodynamiques dans le cadre de FRACTUR 2.

p. 73

Figure 34. Espace de corrélations entre les paramètres multifractals universels H , C_1 et α et la vitesse et la direction du courant de marée. Les paramètres multifractals universels H (cercles), C_1 (triangles) et α (carrés) estimés pour la température (en rouge), la salinité (en bleu), la fluorescence *in vivo* (en vert) et les nitrites NO_2^- (en rose) dans le cadre de la campagne FRACTUR 4 sont positionnés en fonction de leur corrélation avec la vitesse du courant (représentée par l'axe I) et la direction du courant (représentée par l'axe II). Le carré central indique le seuil de significativité à 5%.

p. 75

Figure 35. Structures inhomogène Eulerienne et Lagrangienne de la température pour la série S22 (cf. A16). Le spectre de variance (A) et les fonctions de structure (B) de la température présentent deux comportements invariants d'échelle bien distincts et caractéristiques de la turbulence Eulerienne et Lagrangienne (cf. texte). Ces comportements conduisent à des distributions multifractales Euleriennes (C) et Lagrangienne (D) très spécifiques. Les droites en pointillés (C, D) correspondent au cas théorique monofractal (d'après A16).

p. 77

Figure 36. Structures inhomogène Eulerienne et Lagrangienne de la température (A), de la salinité (B), de la fluorescence *in vivo* (C) et de la transmission (D), exprimées en termes de fonctions de structure pour la série S22. La rupture d'échelle entre les petites échelles Euleriennes et les grandes échelles Lagrangiennes se retrouve pour ces quatre paramètres (d'après A16).

p. 79

Figure 37. Régression linéaire entre les échelles de transition estimées en espace de Fourier à partir des spectres de variance et les échelles de transition estimées en espace physique à partir des fonctions de structure.

p. 79

Figure 38A. Analyse Spatio-Temporelle de la structure Eulerienne. Après avoir réalisé une analyse en composantes principales sur les coordonnées spatio-temporelles (carrés noirs) des 22 séries temporelles de notre échantillonnage, nous avons considéré en tant que variables supplémentaires les valeurs moyennes (carrées), les sommes spectrales (*i.e.* une expression de la variabilité présente dans la série considérée ; cercles), et les exposants spectraux β (losanges) estimés pour la température (en rouge), la salinité (en bleu), la fluorescence *in vivo* (en vert) et la transmission (en rose). Ces variables sont positionnées dans les plans principaux en fonction de leur corrélation avec les axes principaux. Le carré central correspond au seuil de significativité de 5%.

p. 82

Figure 38B. Analyse Spatio-Temporelle de la structure Eulerienne. Même légende que Fig. 38A, mais ici, les variables supplémentaires sont les paramètres multifractals universels H (cercles), C_1 (losanges ouverts) et α (triangles) estimés pour la température (en rouge), la salinité (en bleu), la fluorescence *in vivo* (en vert) et la transmission (en rose). Le carré central représente correspond à un seuil de significativité de 5%.

p. 83

Figure 39A. Analyse Spatio-Temporelle de la structure Lagrangienne. Après avoir réalisé une analyse en composantes principales sur les coordonnées spatio-temporelles (carrés noirs) des 13 séries temporelles prises en compte aux échelles Lagrangiennes, nous avons considéré en tant que variables supplémentaires les valeurs moyennes (carrées), les sommes spectrales (*i.e.* une expression de la variabilité présente dans la série considérée ; cercles), et les exposants spectraux β (losanges) estimés pour la température (en rouge), la salinité (en bleu), la fluorescence *in vivo* (en vert) et la transmission (en rose) qui sont positionnées dans les plans principaux en fonction de leur corrélation avec les axes principaux. Le carré central correspond au seuil de significativité de 5%.

p. 85

Figure 39B. Analyse Spatio-Temporelle de la structure Lagrangienne. Même légende que Fig. 39A, mais ici, les variables supplémentaires sont les paramètres multifractals universels H (cercles), C_1 (losanges ouverts) et α (triangles) estimés pour la température (en rouge), la salinité (en bleu), la fluorescence *in vivo* (en vert) et la transmission (en rose). Le carré central représente correspond au seuil de significativité de 5%.

p. 86

Figure 40. Fonctions de structure pour la variable "mixte" ($T_i S_i$) pour des moments d'ordre $q = 1, 2$ et 3 (de bas en haut), en coordonnées logarithmiques pour la série S3 (cf. A16). Deux régimes invariants d'échelle sont identifiables aux échelles inférieures et supérieures à 10,5 secondes, soit respectivement un régime inhomogène Eulerien et un régime inhomogène Lagrangien.

p. 90

Figure 41. Comparaison entre les exposants invariants d'échelle $\zeta_{TS}(q)$ caractérisant la variable "mixte" ($T_i S_i$) et la somme [$\zeta_T(q) + \zeta_S(q)$] des exposants $\zeta_T(q)$ et $\zeta_S(q)$ caractérisant les structures inhomogènes de la température et de la salinité aux échelles Euleriennes (A) et Lagrangiennes (B) pour la série S3 (cf. A16).

p. 90

Figure 42. Comparaison entre les exposants invariants d'échelle $\zeta_{TF}(q)$ caractérisant la variable "mixte" ($T_i F_i$) et la somme [$\zeta_T(q) + \zeta_F(q)$] des exposants $\zeta_T(q)$ et $\zeta_F(q)$ caractérisant les structures inhomogènes de la température et de la fluorescence *in vivo* pour les campagnes RENORA 4 (A), FRACTUR 2 (B) et FRACTUR 4 (C), et entre les exposants invariants d'échelle $\zeta_{SF}(q)$ caractérisant la variable "mixte" ($S_i F_i$) et la somme [$\zeta_S(q) + \zeta_F(q)$] des exposants $\zeta_S(q)$ et $\zeta_F(q)$ caractérisant les structures inhomogènes de la température et de la fluorescence *in vivo* pour les campagnes RENORA 4 (D), FRACTUR 2 (E) et FRACTUR 4 (F).

p. 91

Figure 43. Echantillons de la distribution temporelle du taux de dissipation de l'énergie cinétique ε (A), estimé à partir de données de vitesse enregistrées à l'aide d'un vélocimètre à fil chaud derrière une turbulence de grille, de la distribution temporelle du nombre de Sherwood Sh (B) et du paramètre adimensionnel U (C) proposés respectivement par Karp-Boss *et al.* (1996), et Lazier & Mann (1989) pour décrire l'augmentation du flux de sels nutritifs autour d'une cellule phytoplanctonique par la turbulence (d'après A11).

p. 95

Figure 44. Fréquence temporelle de l'augmentation des flux de sels nutritifs autour d'une cellule phytoplanctonique par la turbulence estimés suivant Lazier & Mann (1989) et Karp-Boss *et al.* (1996) pour différentes tailles de cellules et intensités de la turbulence (d'après A11).

p. 96

Figure 45. Bilans de production primaire, estimés comme le pourcentage d'augmentation entre les estimations de production primaire obtenues en considérant une distribution verticale de la biomasse phytoplanctonique uniforme (P_{Homo}) ou inhomogène (P_D) en flot (FT) et en jusant (ET) au large (A) et à la côte (B) (d'après A19).

p. 100

Figure 46. Comparaisons des semivariogrammes calculés à partir d'un profil vertical de fluorescence *in vivo* enregistré à la côte en flot et caractérisé par une dimension fractale $D = 1,35$ (i.e. $m = 1,30$; cercles blancs) et un profil vertical simulé en introduisant la dimension $D = 1,35$ dans l'algorithme du "random midpoint displacement" (i.e. $m = 1,28$, soit $D = 1,36$; cercles noirs) (d'après A19).

p. 101

Figure 47. Comparaisons entre la distribution des valeurs instantanées du taux de dissipation de l'énergie cinétique ε obtenues par intégration fractionnaire des données de vitesse recueillies à l'aide d'un vélocimètre à fil chaud derrière une turbulence de grille et le taux de dissipation moyen ε_0 obtenu par analyse spectrale (d'après E20).

p. 106

Figure 48. Modèle en boîte du processus d'ingestion (d'après Caparroy & Carlotti, 1996).

p. 107

Figure 49. Simulation d'un champ de phytoplancton à partir des paramètres multifractals H , C_1 et α obtenues à micro-échelle dans le cadre de la campagne FRACTUR 1 [A7]. Les unités sont arbitraires.

p. 109

Figure 50. Illustration schématique du principe de fonctionnement d'un agent réactif (d'après A18).

p. 109

Figure 51. Illustration de la manière dont nous avons représenté l'aire de perception et le comportement natatoire d'un copépode. La perception de l'environnement est basée sur la perception de 3 ou 5 cases. Le comportement est purement aléatoire : la probabilité qu'à le copépode de se déplacer vers une des cases perçues est indépendante de sa concentration en nourriture (A, B), ou orienté : la probabilité qu'à le copépode de se déplacer vers une case perçue est directement proportionnelle à sa concentration en nourriture (C, D).

p. 111

Figure 52. Spectres de variance $E(f)$ (f est une fréquence, Hz) réalisés sur les composantes x et y de la trajectoire du copépode lorsque la distribution des proies est uniforme, pour une aire de perception à 3 cases (A) et à 5 cases (B) et un comportement purement aléatoire ou un comportement orienté.

p. 112

Figure 53. Représentation de la trajectoire et du spectre de variance $E(f)$ de la trajectoire suivie par un copépoede dans un champ de phytoplancton inhomogène lorsqu'il présente une aire de perception à 5 cases et un comportement natatoire aléatoire (A, B), ou un comportement orienté (C, D).

p. 114

Figure 54. Représentation de la dimension fractale D de la trajectoire d'un copépoede en fonction de la concentration en phytoplancton (échelle logarithmique) et de la valeur du paramètre multifractal universel C_1 .

p. 115

Figure 55. Quantité de nourriture (en pg d'azote) ingérée par un copépoede présentant un comportement aléatoire ou orienté dans un champ de phytoplancton inhomogène, et dans un champ uniforme (la quantité de nourriture ingérée dans un champ uniforme est la même quel que soit le type de comportement natatoire considéré) (d'après A18).

p. 116

Figure 56. Bilan d'ingestion d'un copépoede évoluant sur des champs de phytoplancton inhomogènes, estimé en fonction de la concentration en phytoplancton (échelle logarithmique) et valeur du paramètre multifractal universel C_1 comme le rapport entre les estimations de l'ingestion en considérant une distribution uniforme (I_U) ou inhomogène (I_{MF}) de la biomasse phytoplanctonique.

p. 117

Liste des tableaux

Table 1. Exposants spectraux β , et paramètres multifractals universels H , C_1 et α estimés pour la température, la salinité et la fluorescence *in vivo* dans le cadre des campagnes RENORA et FRACTUR.

p. 53-54

Table 2. Valeurs moyennes et écart-types des exposants spectraux β , et des paramètres multifractals universels H , C_1 et α caractérisants les structures inhomogènes locales de la température, la salinité, la fluorescence *in vivo* et les nitrites NO_2^- des campagnes FRACTUR 1, 2 et 4.

p. 70

Table 3. Echelles temporelles et spatiales de transition entre les régimes de turbulence Eulerienne et Lagrangienne obtenues à partir de l'analyse spectrale et des fonctions de structure. Les conversion entre échelles temporelles et échelles spatiales s'est faite *via* la "théorie de la turbulence gelée de Taylor". Toutes les séries ont été échantillonnées à bord du NO 'Sepia II (longueur : 12,5 m) sauf la série S22 à bord du NO 'Côte de la Manche' (longueur : 24,9 m) (d'après A16).

p. 80

Table 4. Valeurs moyennes et écart-types des exposants spectraux β , et des paramètres multifractals universels H , C_1 et α caractérisants les structures inhomogènes de la température, la salinité, la fluorescence *in vivo* et la transmission pour les 22 séries temporelles considérées dans le cadre Eulerien et pour les 13 séries temporelles considérées dans le cadre Lagrangien (d'après A16).

p. 80

Liste des encadrés

Encadré 1. Fractals, multifractals et multifractals universels.	p. 23
Encadré 2. Formation d'agrégats phytoplanctoniques, de la reproduction à la coagulation.	p. 62
Encadré 3. Turbulence et phytoplancton, du scalaire passif au scalaire actif.	p. 63
Encadré 4. Rôle du zooplancton sur la distribution du phytoplancton à petite échelle, une nouvelle hypothèse.	p. 66
Encadré 5. Multifractals, corrélation simple, corrélation multiple et indépendance.	p. 88

