

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNOLOGIES DE LILLE

STATION MARINE DE WIMEREUX
UPRES - A 8013 DU CNRS

THESE PRESENTEE PAR

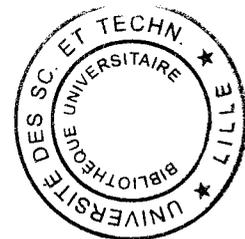
Alain Lefebvre

pour obtenir le titre de

Docteur de l'Université de Lille

en

Environnement et écosystèmes marins et continentaux



REPRODUCTION D'UNE ESPECE BENTHIQUE A PHASE LARVAIRE
PLANCTONIQUE, L'OPHIURE *OPHIOTHRIX FRAGILIS* (ECHINODERME),
DANS UN SYSTEME CÔTIER À FORT HYDRODYNAMISME (DETROIT DU
PAS DE CALAIS) : INTERACTIONS PHYSIQUE-BIOLOGIE ET
IMPLICATIONS DANS LE FONCTIONNEMENT
GLOBAL DE L'ECOSYSTEME.

soutenu le 14 décembre 1999 devant le jury composé de :

Président du Jury	Pr. Jean Claude Dauvin	Université de Lille 1
Rapporteurs	Pr. John Lawrence	Université de Floride du sud
	Pr. Christian Retière	Museum d'Histoire Naturelle
Examineurs	Pr. Dominique Davoult	Université du Littoral Côte d'Opale (Directeur de thèse)
	Dr. Eric Thiébaud	Université de Paris VI

AVANT-PROPOS

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

- Monsieur le Professeur Jean Claude Dauvin, Directeur de la station marine de Wimereux (Université de Lille I),
- Monsieur le Professeur John Lawrence, de l'Université de Floride du sud (Tampa Bay, USA),
- Monsieur le Professeur Christian Retière, du Museum d'Histoire Naturelle de Dinard,
- Monsieur le Docteur Eric Thiébaud, de l'Université de Paris VI,
- Monsieur le Professeur Dominique Davoult, de l'Université du Littoral - Côte d'Opale, à qui je voue toute ma reconnaissance pour m'avoir ouvert les portes de la station marine, pour m'avoir consacré son temps (rare et précieux, que tout le monde m'envie) depuis mon D.E.A. et qui m'a permis de réaliser ce travail dans les meilleures conditions.

Ces années à la station marine ont été l'occasion de nombreuses rencontres, notamment autour du plateau café. Ainsi, j'adresse mes meilleurs sentiments à l'ensemble du personnel de la station marine de Wimereux (présent et passé) et tout particulièrement à :

- Yvan Lagadeuc, pour sa bonne humeur, mais aussi et surtout pour ses précieux conseils,
- Marie Andrée Janquin, qui m'a formé à de nombreuses techniques d'analyses et qui n'a pas hésité à passer de longues soirées d'hiver devant des appareils récalcitrants,
- Dominique Menu, pour avoir toujours réussi à me «bricoler» de petits gadgets indispensables à la bonne réalisation de mes manips., d'où son surnom : Dominique Magic Meniou,
- mais aussi Jean-Marie (mon adjoint préféré), Aline (mon ex-sergent), Valérie, Christophe, Laurent, Fabrice, Nicolas, Pascal, Konstantinos, Thierry, Michel, Daniel, Nicole, Françoise, ... (désolé pour tous ceux que j'oublie de nommer).

Je remercie également les «ex-station marine», devenus les nouveaux résidents de la Maison de la Recherche en Environnement Naturel de l'Université du Littoral Côte d'Opale (ULCO), Jean-Michel, Philippe, Alain, Xavier, Lucie, Marie-laure, Muriel pour leur aide à un moment ou à un autre de la réalisation de ce travail. Un grand merci est réservé à Monsieur Jacques Lemaire qui m'a permis d'accéder à la fonction d'ATER à l'ULCO.

Merci aux différents équipages des navires de l'INSU qui ont participé aux missions BENGRI, notamment à Jean-Claude, Charly et Grég.

Merci à Eric Thiébaud et Céline Ellien du Laboratoire d'Océanologie Biologique de l'université Paris VI pour leur collaboration lors de la réalisation des simulations du chapitre VIII.

Merci à Alain et Ingrid Richard pour m'avoir fait partager leur passion pour le grand bleu et pour m'avoir permis d'acquérir les compétences nécessaires pour nager avec les «grands».

Enfin, je dédie ce travail à mon père, ma mère, ma soeur, qui m'ont supporté et soutenu dans mon choix d'études et à Isabelle, ma femme, pour son amour, sa patience, son aide de tous les instants.

à Isabelle.

SOMMAIRE

Liste des Annexes	9
Liste des Figures	10
Liste des Tableaux	16
INTRODUCTION GENERALE	18

CHAPITRE I PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE : LE DETROIT DU PAS DE CALAIS - MANCHE ORIENTALE
--

I.1. GEOGRAPHIE	26
I.2. HYDRODYNAMISME	26
I.2.1. Caractéristiques générales	26
I.2.2. Approche lagrangienne de la circulation des masses d'eau au large du cap Gris-Nez	31
I.2.2.1. <u>Condition de morte-eau</u>	33
I.2.2.2. <u>Condition de vive-eau</u>	37
I.3. HYDROLOGIE	37
I.4. COMMUNAUTES BENTHIQUES	42
I.5. CHOIX DU SITE ET DE L'ESPECE	43

CHAPITRE II MATERIELS ET METHODES
--

II.1. ECHANTILLONNAGE	45
II.1.1. Localisation des stations de prélèvements	45
II.1.2. Prélèvements en mer, sélection et conservation des organismes au laboratoire	47
II.1.2.1. <u>Adultes</u>	47
II.1.2.1.1. <i>Prélèvements en mer</i>	47
II.1.2.1.2. <i>Sélection des individus</i>	47
II.1.2.1.3. <i>Conservation des ophiures au laboratoire</i>	47
II.1.2.2. <u>Larves</u>	48
II.1.2.2.1. <i>Prélèvements au filet à plancton.</i>	48
II.1.2.2.2. <i>Prélèvements à la pompe</i>	48
II.1.2.3. <u>Juveniles</u>	50
II.1.2.3.1. <i>Prélèvements</i>	50
II.1.2.3.2. <i>Caractérisation biométrique</i>	50

II.1.2.4. <u>Autres groupes zooplanctoniques</u>	50
II.1.3. Variables hydrologiques et physiques	51
II.1.3.1. <u>Profils de sonde CTD</u>	51
II.1.3.2. <u>Profileur de courant ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler)</u>	51
II.1.3.3. <u>Données météorologiques</u>	52
II.1.4. Variables hydrologiques complémentaires	52
II.1.4.1. <u>Biomasse phytoplanctonique</u>	52
II.1.4.2. <u>Analyse élémentaire en carbone et en azote</u>	53
II.1.4.2.1. <i>Préparations des gonades d'Ophiothrix fragilis</i>	53
II.1.4.2.2. <i>Préparations des échantillons de matières en suspension</i>	53
II.2. METHODES D'ANALYSES	54
II.2.1. Rapport Gonado-Somatique (RGS)	54
II.2.2. Dosages biochimiques	54
II.2.2.1. <u>Dosage des Protéines</u>	55
II.2.2.2. <u>Dosage des Glucides</u>	55
II.2.2.3. <u>Dosage des Lipides</u>	55
II.2.2.4. <u>Dosage des Phospholipides</u>	55
II.2.3. Analyse élémentaire en carbone et en azote	56
II.2.4. Méthode de comptage du zooplancton	57
II.2.5. Etudes biométriques des ophioplutei	57
II.3. TRAITEMENT DES DONNEES	58
II.3.1. Analyse de variance (ANOVA)	58
II.3.2. Test de comparaison multiple	58
II.3.3. Régression linéaire	59
II.3.4. Distribution verticale des planctontes	59
II.3.5. Traitement des séries	59
II.3.6. Indice de stratification des masses d'eau	60
II.3.7. Méthode d'interpolation et de représentation graphique	61

<p>CHAPITRE III BIOLOGIE ET ECOLOGIE DE L'ESPECE ETUDIEE : <i>OPHIOTHRIX FRAGILIS</i></p>
--

III.1. PRESENTATION GENERALE	63
III.1.1. Systématique	63
III.1.2. Distribution	63
III.1.3. Morphologie et biométrie	63
III.1.4. Habitat	64
III.1.5. Prédation, commensalisme et parasitisme	64
III.2. ANATOMIE	65
III.3. REPRODUCTION, DEVELOPPEMENT ET CYCLE DE VIE	65

III.4. NUTRITION	69
III.5. RESPIRATION	70
III.6. EXCRETION ET EGESTION	70

CHAPITRE IV MATURATION GONADIQUE CHEZ <i>OPHIOTHRIX FRAGILIS</i> : VARIABILITE SPATIALE ET TEMPORELLE
--

INTRODUCTION	73
--------------	----

IV.1. RESULTATS	75
-----------------	----

→ Lefebvre A., D. Davoult, F. Gentil & M.A. Janquin, 1999. *Spatio-temporal variability in the gonad growth of Ophiothrix fragilis (Echinodermata : Ophiuroidea) in the English Channel and estimation of carbon and nitrogen outputs towards the pelagic system. Hydrobiologia, 414 : 25-34.*

IV.1.1. Structure démographique et cinétique de ponte de la population d' <i>Ophiothrix fragilis</i> dans le détroit du Pas de Calais	87
---	----

IV.1.2. Effet de la taille des individus sur celle des gonades	89
--	----

IV.1.3. Complément au dosage des constituants principaux dans les gonades	91
---	----

IV.1.4. Rôle des facteurs extrinsèques lors de la maturation et de la ponte	91
---	----

IV.1.4.1. <u>Le cycle lunaire</u>	91
-----------------------------------	----

IV.1.4.2. <u>La photopériode et les paramètres associés</u>	95
---	----

IV.1.4.3. <u>Les autres paramètres hydrologiques</u>	95
--	----

IV.1.4.3.1. <i>Détroit du Pas de Calais</i>	95
---	----

IV.1.4.3.2. <i>Roscoff</i>	97
----------------------------	----

IV.2. DISCUSSION	97
------------------	----

CHAPITRE V CYCLE SAISONNIER DE PRESENCE LARVAIRE CHEZ <i>OPHIOTHRIX FRAGILIS</i>

INTRODUCTION	105
--------------	-----

V.1.RESULTATS	106
---------------	-----

V.1.1. Evolution spatio-temporelle de l'abondance des ophioplutei d' <i>Ophiothrix fragilis</i>	106
---	-----

→ *Lefebvre A. & D. Davoult. Larval distribution of Ophiothrix fragilis (Echinodermata: Ophiuroidea) in a macrotidal area, the Dover Strait (eastern English Channel, France). J.mar.Biol.Ass.U.K., in press.*

V.1.1.1. <u>Distribution larvaire</u>	113
V.1.1.2. <u>Facteurs abiotiques</u>	113

V.1.2. Biométrie larvaire	113
----------------------------------	-----

→ *Lefebvre A. & D. Davoult, 1997. Recrutement d'Ophiothrix fragilis (Echinoderme : Ophiuride) en Manche orientale : étude biométrique. J. Rech. Océanogr., 22 (3) : 109-116.*

V.1.3. Biométrie et morphologie des juvéniles	127
--	-----

V.1.4. Cortège zooplanctonique des ophioplutei d'Ophiothrix fragilis	127
---	-----

V.2. DISCUSSION	131
------------------------	-----

CHAPITRE VI DISTRIBUTION VERTICALE DES OPHIOPLUTEI D'OPHIOTHRIX FRAGILIS

INTRODUCTION	139
---------------------	-----

VI.1. RESULTATS	140
------------------------	-----

VI.1.1. Mission I - Marée de vive-eau (23-24/06/97- Coefficients : 96/95 - 93/91)	140
--	-----

VI.1.2. Mission II - Marée moyenne (29-30/06/97- Coefficients : 61 - 61/62)	140
--	-----

→ *Lefebvre A. & D. Davoult, 1998. Vertical distribution of the ophioplutei of Ophiothrix fragilis (Echinodermata: Ophiuroidea) in the Dover Strait (Eastern English Channel). In Echinoderm Research, Candia Carnevalli M.D. & F. Bonasoro (eds), Balkema, Rotterdam, pp. 505-509.*

VI.1.2.1. <u>Caractéristiques courantométriques</u>	147
VI.1.2.2. <u>Evolution des paramètres physico-chimiques</u>	147
VI.1.2.2.1. <u>Caractéristiques du vent</u>	147
VI.1.2.2.2. <u>Structures hydrologiques</u>	147
VI.1.2.3. <u>Répartition verticale des juvéniles</u>	149

VI.1.3. Mission III - Marée de grande vive-eau (19-20/08/97- Coefficients : 108/111 - 113/113)	149
---	-----

VI.1.3.1. <u>Caractéristiques courantométriques</u>	148
VI.1.3.2. <u>Evolution des paramètres physico-chimiques</u>	151
VI.1.3.2.1. <u>Caractéristiques du vent</u>	151
VI.1.3.2.2. <u>Structures hydrologiques</u>	151
VI.1.3.2.3. <u>Chlorophylle a</u>	155
VI.1.3.3. <u>Evolution de l'abondance et de la distribution verticale des ophioplutei</u>	155
VI.1.3.3.1. <u>Composition de la population larvaire</u>	155

VI.1.3.3.2. Répartition verticale et migration	155
VI.1.4. Mission IV - Marée de grande morte-eau (31/08-01/09/98- Coefficients 34/34 - 36)	161
VI.1.4.1. <u>Caractéristiques courantométriques</u>	161
VI.1.4.2. <u>Evolution des paramètres physico-chimiques</u>	163
VI.1.4.2.1. <u>Caractéristiques du vent.</u>	163
VI.1.4.2.2. <u>Structures hydrologiques</u>	163
VI.1.4.2.3. <u>Chlorophylle a et fluorescence in vivo</u>	167
VI.1.4.3. <u>Evolution de l'abondance et de la distribution verticale des ophioplutei</u>	167
VI.1.4.3.1. <u>Composition de la population larvaire</u>	167
VI.1.4.3.2. <u>Répartition verticale et migration</u>	173
VI.2. DISCUSSION	173

CHAPITRE VII TRANSPORT HORIZONTAL DES OPHIOPLUTEI D'OPHIOTHRIX FRAGILIS
--

INTRODUCTION	179
VII.1. RESULTATS	179
VII.1.1. Mission I - Marée de vive-eau (24-25/06/97 - Coefficients : 93/91 - 87/84)	179
VII.1.2. Mission II - Marée moyenne (30/06-01/07/97 - Coefficients : 61/62 - 64/67)	181
VII.1.2.1. <u>Evolution des paramètres physico-chimiques</u>	181
VI.1.2.1.1. <u>Direction et vitesse du vent</u>	181
VI.1.2.1.2. <u>Conditions hydrologiques</u>	181
VII.1.2.2. <u>Evolution des paramètres biologiques</u>	189
VI.1.2.2.1. <u>Composition et transport de la population larvaire</u>	189
VI.1.2.2.2. <u>Evolution de la biomasse phytoplanctonique</u>	189
VI.1.2.2.3. <u>Cortège zooplanctonique des prélèvements</u>	191
VII.1.3. Mission III - marée de grande vive-eau (20-21/08/97 - Coefficients : 113/113 - 112/109)	191
VII.1.3.1. <u>Evolution des paramètres physico-chimiques</u>	191
VI.1.3.1.1. <u>Direction et vitesse du vent</u>	191
VI.1.3.1.2. <u>Conditions hydrologiques</u>	191
VII.1.3.2. <u>Evolution des paramètres biologiques</u>	199
VI.1.3.2.1. <u>Composition et transport de la population larvaire</u>	199
VI.1.3.2.2. <u>Evolution de la biomasse phytoplanctonique</u>	201
VI.1.3.2.3. <u>Cortège zooplanctonique des prélèvements</u>	201
VII.2. DISCUSSION	201

CHAPITRE VIII MODELISATION DU TRANSPORT LARVAIRE D'<i>OPHIOTHRIX FRAGILIS</i> EN MANCHE ET CONSEQUENCES SUR LE RECRUTEMENT

INTRODUCTION	207
VIII.1. MATERIEL ET METHODES	209
VIII.1.1. Le modèle numérique	209
VIII.1.2. Les paramètres de simulations	211
VIII.2. RESULTATS	213
VIII.2.1. Simulation de la dispersion larvaire sur 26 jours et influence du secteur de vent dominant	213
VIII.2.1.1. <u>Plymouth</u>	215
VIII.2.1.2. <u>Roscoff</u>	215
VIII.2.1.3. <u>Le golfe Normanno-Breton</u>	219
VIII.2.1.4. <u>La Baie de Seine occidentale</u>	223
VIII.2.1.5. <u>La Baie de Seine orientale</u>	227
VIII.2.1.6. <u>Le Pays de Caux</u>	229
VIII.2.1.7. <u>Le détroit du Pas de Calais</u>	231
VIII.2.2. Effet de la durée de vie larvaire sur la dispersion	232
VIII.2.2.1. <u>Plymouth</u>	233
VIII.2.2.2. <u>Roscoff</u>	233
VIII.2.2.3. <u>Le golfe Normanno-Breton</u>	233
VIII.2.2.4. <u>La Baie de Seine occidentale</u>	235
VIII.2.2.5. <u>La Baie de Seine orientale</u>	235
VIII.2.2.6. <u>Le Pays de Caux</u>	235
VIII.2.2.7. <u>Le détroit du Pas de Calais</u>	236
VIII.3. DISCUSSION	236

DISCUSSION GENERALE – CONCLUSIONS - PERSPECTIVES

243 - 256

BIBLIOGRAPHIE

257 - 281

ANNEXES

282 - 303

LISTE DES ANNEXES

Annexe 1 : Suivi lagrangien de bouée : fréquence des relevés, situation horaire par rapport à la pleine mer, direction (degrés) et vitesse (m.s^{-1}) du courant (S.H.O.M., 1988) et de la bouée.

Annexe 2 : Calendrier des missions BENGRI (BENThos GRIs-Nez) : dates, jours juliens, coefficients de marée, type d'étude et station(s) échantillonnée(s).

Annexe 3 : Procédures de dosage des protéines, des carbohydrates, des lipides et des phospholipides.

Annexe 4 : Evolution temporelle de la quantité de matière en suspension (MES en mg.l^{-1}), de la concentration en chlorophylle *a* (Chl *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$), du rapport entre le carbone et l'azote organique particulaire (COP/NOP) et du rapport entre le carbone organique particulaire et la concentration en chlorophylle *a* (COP/Chl *a*) dans le détroit du Pas de Calais entre avril et décembre 1996 et au large de Roscoff entre mai et octobre 1996.

Annexe 5 : Abondance (ind.m^{-2}) et proportion (%) des différents stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* échantillonnés lors des missions le long de la radiale BENGRI du 29 juin au 1^{er} juillet 1997 et du 20 au 21 août 1997.

Annexe 6 : Température ($^{\circ}\text{C}$), salinité (p.s.u.) et sigma-t (kg.m^{-3}) des masses d'eaux échantillonnées le long de la radiale BENGRI du 30 juin au 1^{er} juillet 1997 et du 20 au 21 août 1997.

LISTE DES FIGURES

INTRODUCTION GENERALE

Figure 1 : Cycle de vie théorique d'une espèce benthique à phase larvaire pélagique (d'après Eckman, 1990).

CHAPITRE I :

Figure 2 : Localisation de la zone d'étude : la Manche orientale et le détroit du Pas de Calais.

Figure 3 : Carte de distribution des sédiments en Manche (d'après Larsonneur *et al.*, 1982).

Figure 4 : Alternance flot/jusant en Manche orientale (Anonyme, 1968).

Figure 5 : Structure théorique du système eaux côtières/eaux du large dans le secteur sud du Pas de Calais (d'après Brylinski *et al.*, 1991).

Figure 6 : Vitesse de courant ($m.s^{-1}$) au large du cap Gris-Nez, en sub-surface et à proximité du fond (d'après Davoult, 1988).

Figure 7 : Représentation schématique de la bouée dérivante utilisée lors du suivi lagrangien.

Figure 8 : Localisation de la radiale BENGRI (trait rouge) - Trajet de la bouée dérivante lors des missions du 29/09/98 (morte-eau) (trait bleu) et du 17/06/99 (vive-eau) (trait vert).

Figure 9 : Vitesse ($m.s^{-1}$) et direction (degrés) de la bouée dérivante, du courant (Anonyme, 1988) et du vent lors du suivi lagrangien du 29/09/98 (condition de morte-eau).

Figure 10 : Evolution de la température ($^{\circ}C$), de la salinité (p.s.u.) et du sigma-t ($kg.m^{-3}$) intégrés sur la colonne d'eau (moyenne \pm écart type) lors des suivis lagrangiens de bouée au large du cap Gris-Nez le 29/09/98.

Figure 11 : Evolution de la concentration en chlorophylle *a* ($\mu g.l^{-1}$) lors des suivis lagrangiens de bouée au large du cap Gris-Nez le 29/09/98.

Figure 12 : Vitesse ($m.s^{-1}$) et direction (degrés) de la bouée dérivante, du courant (Anonyme, 1988) et du vent lors du suivi lagrangien du 17/06/99 (condition de vive-eau).

Figure 13 : Evolution de la température ($^{\circ}C$), de la salinité (p.s.u.) et du sigma-t ($kg.m^{-3}$) intégrés sur la colonne d'eau (moyenne \pm écart type) lors des suivis lagrangiens de bouée au large du cap Gris-Nez le 17/06/99.

Figure 14 : Evolution de la concentration en chlorophylle *a* ($\mu g.l^{-1}$) lors des suivis lagrangiens de bouée au large du cap Gris-Nez le 17/06/99.

Figure 15 : Evolution de la quantité de matière en suspension ($mg.l^{-1}$) lors du suivi lagrangien de bouée au large du cap Gris-Nez le 17/06/99.

CHAPITRE II :

Figure 16 : Localisation des zones d'étude :
 - Large du cap Gris-Nez (Détroit du Pas de Calais)
 - Large de Roscoff (Finistère).

CHAPITRE III :

Figure 17 : L'ophiure, *Ophiothrix fragilis*. (A) Surface orale du disque et des bras. (B) Organisation interne visible après section sagittale du disque. A droite, coupe transversale d'un bras dans la région d'un corps vertébral.

Figure 18 : Vue ventrale d'ophioplutei lors des stades caractéristiques du développement pélagique larvaire (d'après McBride, 1907) : (A) stade à 2 bras, 55^{ème} heure. (B) stade à 4 bras, 3^{ème} jour. (C) stade à 8 bras, 8^{ème} jour. (D) développement avancé.

CHAPITRE IV :

Figure 19 : Récapitulatif de l'échantillonnage, de la méthode de sélection des ophiures et des analyses effectuées lors de l'étude de la variabilité de la croissance gonadique chez *Ophiothrix fragilis*.

Figure 20 : Histogramme de distribution des fréquences de taille (diamètre du disque) chez *Ophiothrix fragilis* entre fin août et fin octobre 1996 (N : Nombre total d'individus observés).

Figure 21 : Evolution temporelle de la proportion d'individus non sexuellement différenciables ou mûres sans signe de ponte ou présentant des signes caractéristiques d'une émission de gamètes pour les classes de taille de [0, 1[à [12, 13[mm chez *Ophiothrix fragilis*.

Figure 22 : Evolution de la proportion d'individus non sexuellement différenciables ou mûres sans signe de ponte ou présentant des signes caractéristiques d'une émission de gamètes pour l'ensemble des classes de taille de [0, 1[à [12, 13[mm chez *Ophiothrix fragilis*.

Figure 23 : Evolution temporelle du rapport gonado-somatique (%) pour les classes de taille [5, 6[, [7, 8[, [9, 10[et [11, 12[mm chez *Ophiothrix fragilis*.

Figure 24 : Evolution temporelle des fractions lipidiques neutres et polaires (% des lipides totaux) dans les gonades des mâles et des femelles chez *Ophiothrix fragilis*.

Figure 25 : Changement de phase de la lune et évolution temporelle de l'indice gonadique des populations d'*Ophiothrix fragilis* du détroit du Pas de Calais en 1995 et en 1996 et de Roscoff en 1996 (f : femelles ; m : mâles ; R : Roscoff).

Figure 26 : Evolution temporelle de la durée du jour (minutes) dans le détroit du Pas de Calais (cap Gris-Nez) en 1995 et en 1996 et au large de Roscoff en 1996.

Figure 27 : Evolution temporelle de la température (°C) intégrée sur la colonne d'eau dans le détroit du Pas de Calais en 1995 et en 1996 et au large de Roscoff en 1996.

Figure 28 : Evolution temporelle (A) de la concentration en chlorophylle *a* (Chl *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$), (B), de la quantité de matière en suspension (MES en mg.l^{-1}), (C) du rapport entre le carbone et l'azote organique particulaire (COP/NOP) et (D) du rapport entre le carbone organique particulaire et la concentration en chlorophylle *a* (COP/Chl *a*) dans le détroit du Pas de Calais entre avril et décembre 1996.

Figure 29 : Evolution temporelle (A) de la concentration en chlorophylle *a* (Chl *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$), (B) de la quantité de matière en suspension (MES en mg.l^{-1}), (C) du rapport entre le carbone et l'azote organique particulaire (COP/NOP) et (D) du rapport entre le carbone organique particulaire et la concentration en chlorophylle *a* (COP/Chl *a*) au large de Roscoff entre mai et octobre 1996.

CHAPITRE V :

Figure 30 : Conditions de vent lors de la période de présence larvaire d'*Ophiothrix fragilis* en 1995. (A) Vitesse journalière moyenne (m.s^{-1}). (B) Direction journalière moyenne (degrés).

Figure 31 : Conditions de vent lors de la période de présence larvaire d'*Ophiothrix fragilis* en 1996. (A) Vitesse journalière moyenne (m.s^{-1}). (B) Direction journalière moyenne (degrés).

Figure 32 : Nombre de jours de conditions anticycloniques (vent de secteur nord-est) en 1995 et en 1996 lors de la période de présence larvaire d'*Ophiothrix fragilis*.

Figure 33 : Relation entre la longueur du corps (mm) et le rapport de la longueur du bras sur la longueur du corps (B/C) pour le stade larvaire à 4 bras d'*Ophiothrix fragilis*.

Figure 34 : Relation entre la longueur du corps (mm) et le rapport de la longueur du bras sur la longueur du corps (B/C) pour le stade larvaire à 8 bras et les individus en métamorphose chez *Ophiothrix fragilis*.

Figure 35 : Proportion des zooplanctontes dans les échantillons du 26/04, du 20/05 prélevés à la station 6 au large du cap Gris-Nez.

Figure 36 : Proportion des zooplanctontes dans les échantillons du 18/06 et du 23/10/96 prélevés à la station 6 au large du cap Gris-Nez.

CHAPITRE VI :

Figure 37 : Evolution temporelle de la vitesse du courant (m.s^{-1}) à 2,5m de profondeur lors de la mission en point fixe du 29 au 30 juin 1997 (F : flot, J : jusant).

Figure 38 : Evolution temporelle de l'énergie potentielle du système (J.m^{-3}) lors de la mission en point fixe du 29 au 30 juin 1997.

Figure 39 : Autocorrélation de l'énergie potentielle du système lors de la mission en point fixe du 29 au 30 juin 1997 (IC : intervalle de confiance à 95 %).

Figure 40 : Evolution temporelle de la vitesse du courant (m.s^{-1}) à 2,5m de profondeur lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (F : flot, J : jusant).

Figure 41 : Direction (degrés) et vitesse (m.s^{-1}) du vent lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997.

Figure 42 : Evolution temporelle des paramètres hydrologiques au cours du point fixe du 19 au 20 août 1997. (A) Température en °C. (B) Salinité en p.s.u.. (C) Sigma-t en kg.m^{-3} (Abscisse : heure locale et temps (min.) depuis le début de l'échantillonnage).

Figure 43 : Evolution temporelle de l'énergie potentielle du système (J.m^{-3}) lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997.

Figure 44 : Autocorrélation de l'énergie potentielle du système lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (IC : intervalle de confiance à 95 %).

Figure 45 : Evolution temporelle de la concentration en chlorophylle *a* ($\mu\text{g.l}^{-1}$) en sub-surface et au fond lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997.

Figure 46 : Autocorrélation de la concentration en chlorophylle *a* (A) en sub-surface et (B) au fond lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (IC : intervalle de confiance à 95 %).

- Figure 47 : Evolution temporelle de l'abondance totale des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* de stade à 6 et 8 bras lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (A) ind.m⁻³. (B) ind.m⁻².
- Figure 48 : Evolution spatio-temporelle de l'abondance des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* de stade à 6 et 8 bras (ind.m⁻³) lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (Abscisse : heure locale et temps (min.) depuis le début de l'échantillonnage).
- Figure 49 : Autocorrélation (A) de l'abondance des ophioplutei de stade à 6 bras, (B) de l'abondance des ophioplutei de stade à 8 bras et (C) de l'abondance totale des ophioplutei, lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (IC : intervalle de confiance à 95 %).
- Figure 50 : Corrélacion avec retard entre le stade larvaire à 6 bras et le stade larvaire à 8 bras lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (IC : intervalle de confiance à 95 %).
- Figure 51 : Corrélacion avec retard entre l'abondance larvaire totale et la concentration en chlorophylle *a* (A) en sub-surface et (B) au fond lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (IC : intervalle de confiance à 95 %).
- Figure 52 : Distribution verticale des ophioplutei de stades à 6 et à 8 bras : (A) Barycentre de distribution (ZCM). (B) Degré d'agrégation (CV) lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997.
- Figure 53 : Evolution temporelle de la vitesse du courant à 2,5m lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998 (F : flot, J : jusant).
- Figure 54 : Direction (degrés) et vitesse (m.s⁻¹) du vent lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998.
- Figure 55 : Evolution temporelle des paramètres hydrologiques au cours du point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998. (A) Température en °C. (B) Salinité en p.s.u.. (C) Sigma-t en kg.m⁻³. (D) Fluorescence en unité arbitraire (Abscisse : heure locale et temps (min.) depuis le début de l'échantillonnage).
- Figure 56 : Evolution temporelle de l'énergie potentielle du système (J.m⁻³) lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998.
- Figure 57 : Autocorrélacion de l'énergie potentielle du système lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998 (IC : intervalle de confiance à 95 %).
- Figure 58 : Evolution temporelle de la concentration en chlorophylle *a* (µg.l⁻¹) au fond et en sub-surface lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998.
- Figure 59 : Evolution temporelle de l'abondance totale des ophioplutei lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998. (A) ind.m⁻³. (B) ind.m⁻².
- Figure 60 : Evolution temporelle de l'abondance des ophioplutei de stades à 2, 4, 6 et 8 bras lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998.
- Figure 61 : Proportion des différents stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998.
- Figure 62 : Evolution spatio-temporelle de l'abondance des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* de stades à 2, 4, 6 et 8 bras (ind.m⁻³) lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998.

CHAPITRE VII :

Figure 63 : Direction (degrés) et vitesse (m.s^{-1}) du vent lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997.

Figure 64 : Evolution des paramètres hydrologiques lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997. (A) Température en °C. (B) Salinité en p.s.u.. (C) Sigma-t en kg.m^{-3} . (D) Fluorescence en unité arbitraire (Abscisse : N° station et temps (min.) depuis le début de l'échantillonnage $T_0 = 11\text{h}20$).

Figure 65 : Evolution de l'énergie potentielle du système (J.m^{-3}) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997. (R : N° de radiale).

Figure 66 : Evolution spatiale de la quantité de matière en suspension (mg.l^{-1}) en sub-surface et au fond lors de la radiale n° 3 échantillonnée le 30 juin 1997.

Figure 67 : Evolution spatiale de la quantité de carbone totale et organique ($\mu\text{g.l}^{-1}$) en sub-surface et au fond lors de la radiale n° 3 échantillonnée le 30 juin 1997.

Figure 68 : Evolution spatio-temporelle de l'abondance des ophioplutei de stades à 6 et à 8 bras (ind.m^{-2}) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997.

Figure 69 : Evolution spatio-temporelle de la concentration en chlorophylle *a* ($\mu\text{g.l}^{-1}$) en sub-surface et au fond lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997.

Figure 70 : Direction (degrés) et vitesse (m.s^{-1}) du vent lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 20 et le 21 août 1997.

Figure 71 : Evolution des paramètres hydrologiques lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 20 et le 21 août 1997. (A) Température en °C. (B) Salinité en p.s.u..(C) Sigma-t en kg.m^{-3} . (Abscisse : N° station et temps (min.) depuis le début d'échantillonnage $T_0 = 15\text{h}30$).

Figure 72 : Evolution de l'énergie potentielle du système (J.m^{-3}) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 20 et le 21 août 1997. (R : N° de radiale).

Figure 73 : Evolution spatio-temporelle de l'abondance totale des ophioplutei des différents stades (ind.m^{-2}) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 20 et le 21 août 1997.

Figure 74 : Evolution spatio-temporelle de la concentration en chlorophylle *a* ($\mu\text{g.l}^{-1}$) en sub-surface et au fond lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 20 et le 21 août 1997.

CHAPITRE VIII :

Figure 75 : Schéma conceptuel du modèle lagrangien 2D de circulation des masses d'eau en Manche (d'après Breton & Salomon, 1995).

Figure 76 : Localisation des sites d'injection larvaire et des sédiments favorables à la sédentarisation des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* en Manche.

Figure 77 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m^{-3}) émis au large de Plymouth en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s^{-1}) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures 1 ind.m^{-2} sont indiquées sur les sites favorables.

Figure 78 : Pourcentage de rétention des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* en fonction de la durée de vie larvaire (jours) et sous différentes conditions de vent.

Figure 79 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m⁻³) émis au large de Roscoff en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s⁻¹) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures 1 ind.m⁻² sont indiquées sur les sites favorables.

Figure 80 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m⁻³) émis dans le golfe Normanno-Breton en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s⁻¹) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures 1 ind.m⁻² sont indiquées sur les sites favorables.

Figure 81 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m⁻³) émis en Baie de Seine occidentale en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s⁻¹) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures 1 ind.m⁻² sont indiquées sur les sites favorables.

Figure 82 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m⁻³) émis en Baie de Seine orientale en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s⁻¹) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures 1 ind.m⁻² sont indiquées sur les sites favorables.

Figure 83 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m⁻³) émis au large du Pays de Caux en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s⁻¹) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures 1 ind.m⁻² sont indiquées sur les sites favorables.

Figure 84 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m⁻³) émis dans le détroit du Pas de Calais en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s⁻¹) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures 1 ind.m⁻² sont indiquées sur les sites favorables.

Figure 85 : Effets des modifications de la durée de vie larvaire sur le pourcentage de rétention des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* au niveau des zones sédimentaires favorables à la sédentarisation, sous différentes conditions de vent.

Figure 86 : Schéma conceptuel du recrutement de l'ophiure *Ophiothrix fragilis*, espèce à cycle benthopélagique.

Figure 87 : Bilan de la modélisation du transport larvaire d'*Ophiothrix fragilis* en Manche.

LISTE DES PLANCHES

Planche I : Observation au microscope électronique à balayage d'un juvénile d'*Ophiothrix fragilis* (face orale).

Planche II : Observation au microscope électronique à balayage d'un juvénile immédiatement post-métamorphique d'*Ophiothrix fragilis*. (A) face aborale. (B) détail d'un bras avec un piquant différencié en crochet.

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE I :

Tableau 1 : Fréquence des relevés de position de la bouée dérivante, coordonnées géographiques, sonde réelle et corrigée lors des suivis du 29/09/98 et du 17/06/99.

CHAPITRE II :

Tableau 2 : Dates et conditions de prélèvement lors des missions en Point Fixe au large du cap Gris-Nez.

Tableau 3 : Planctontes observés dans les échantillons des missions en Point Fixe toutes dates confondues.

CHAPITRE IV :

Tableau 4 : Evolution de la proportion d'ophiures mâles et femelles de la classe de taille [9, 10[mm présentant des signes de ponte.

CHAPITRE V :

Tableau 5 : Distribution et proportions des juvéniles sur les adultes d'*Ophiothrix fragilis*.

CHAPITRE VII :

Tableau 6 : Horaires théoriques et réels des étales de flot et de jusant lors de la mission II en condition de marée moyenne.

Tableau 7 : Horaires théoriques et réels des étales de flot et de jusant lors de la mission III en condition de grande vive-eau.

Tableau 8 : Horaires théoriques et réels des étales de flot et de jusant lors de la mission IV en condition de grande morte-eau.

Tableau 9 : Abondance (ind.m⁻³ et ind.m⁻²) et proportion (%) des différents stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* entre le 31 août et le 1^{er} septembre 1998.

CHAPITRE VIII :

Tableau 10 : Présentation générale des 7 sites sources retenus pour les simulations.

Tableau 11 : Caractéristiques des populations sources en terme de densité, de nombre de femelles susceptibles de pondre et de concentration larvaire initiale suite à la ponte.

Tableau 12 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire au large de Plymouth.

Tableau 13 : Modélisation du transport larvaire d'*Ophiothrix fragilis* en Manche : possibilités de rétention des ophioplutei au niveau des zones d'émission et possibilités de colonisation de sites favorables en conditions de vent nul en fonction de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours).

Tableau 14 : Modélisation du transport larvaire d'*Ophiothrix fragilis* en Manche : possibilités de rétention des ophioplutei au niveau des zones d'émission et possibilités de colonisation de sites favorables en conditions de vent dominant de secteur sud-ouest en fonction de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours).

Tableau 15 : Modélisation du transport larvaire d'*Ophiothrix fragilis* en Manche : possibilités de rétention des ophioplutei au niveau des zones d'émission et possibilités de colonisation de sites favorables en conditions de vent dominant de secteur nord-est en fonction de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours).

Tableau 16 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire au large de Roscoff.

Tableau 17 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire dans le golfe Normanno-Breton.

Tableau 18 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire en Baie de Seine occidentale.

Tableau 19 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire en baie de Seine orientale.

Tableau 20 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire au large du Pays de Caux.

Tableau 21 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire dans le détroit du Pas de Calais.

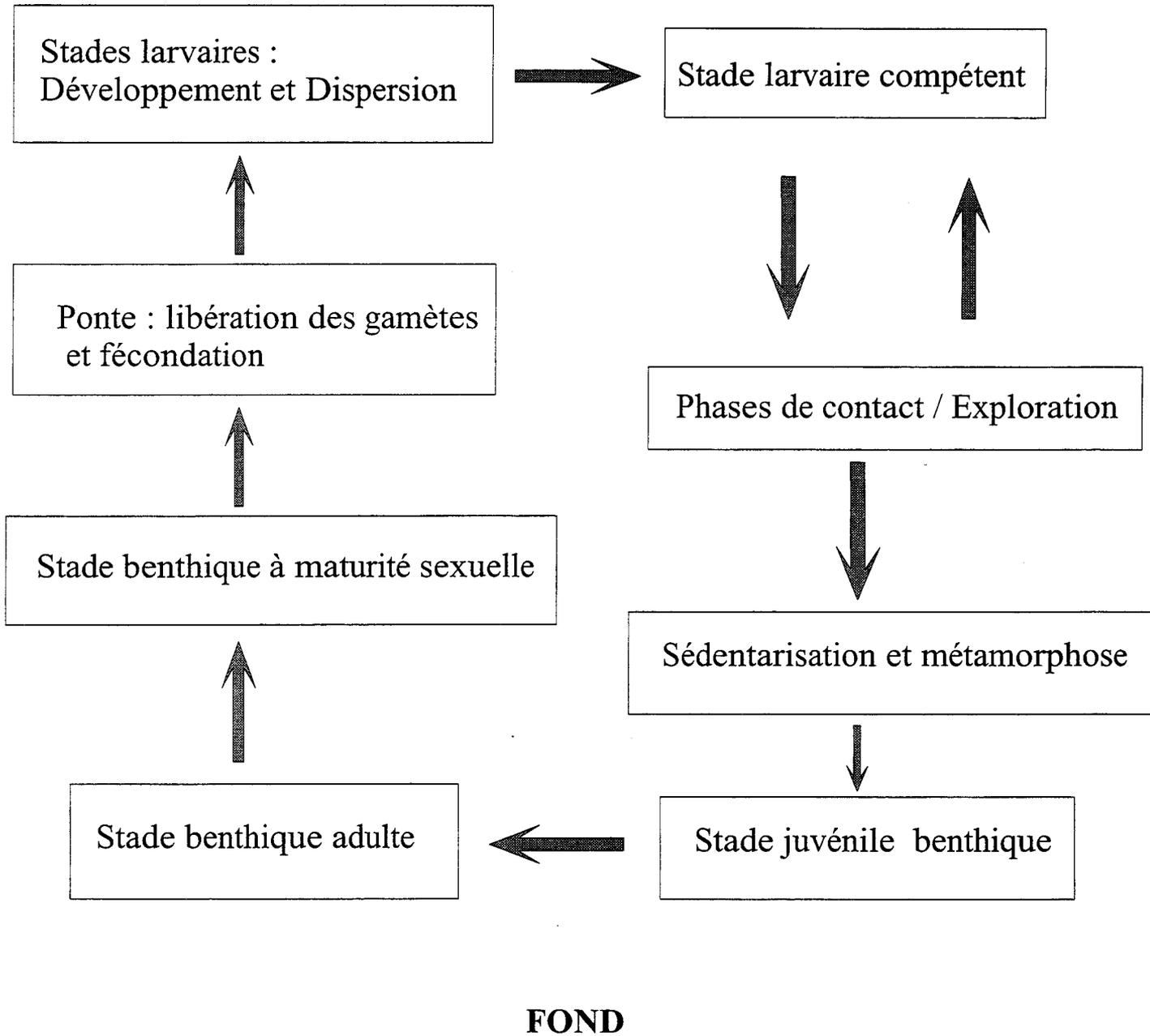
INTRODUCTION

INTRODUCTION GENERALE

La structure des communautés benthiques côtières est sous la double dépendance des facteurs naturels et des perturbations anthropiques. Ainsi, aux fluctuations saisonnières, régulières, liées aux cycles de vie des espèces et aux facteurs climatiques, se surimposent des variations ayant pour origine des pollutions accidentelles et des modifications à long terme en réponse à l'évolution du climat à l'échelle de la planète (Eagle, 1975 ; Glémarec, 1969 ; Buchanan & Moore, 1986 ; Dauvin & Ibanez, 1986 ; Dewarumez *et al.*, 1986 ; Ibanez & Dauvin, 1988 ; Davoult *et al.*, 1993). Au sein de l'écosystème côtier, le compartiment benthique, de par la sédentarité des espèces qui le composent, constitue un très bon indicateur et un intégrateur de toutes ces fluctuations environnementales. La difficulté pour comprendre et par là-même pour prévoir les fluctuations d'abondances est souvent liée au fait que seuls les adultes ont été étudiés dans les communautés alors que, comme le rappelle Bachelet (1987) : "la dynamique des communautés benthiques est essentiellement la résultante de deux processus antagonistes, le flux larvaire d'une part, la mortalité sous toutes ses formes d'autre part ...". Cette étude de la dynamique des communautés benthiques passe par l'étude du recrutement, terme d'abord utilisé en halieutique où il représente le passage d'une cohorte (individus qualifiés de pré-recrues) dans la phase exploitée. Par extension, il traduit le passage d'un stade de développement à un autre. En écologie benthique, il revêt généralement deux sens : soit il correspond aux individus retenus sur une maille de tamis de taille définie par l'observateur, soit il se rapporte au passage d'un stade larvaire pélagique à un stade juvénile benthique. C'est cette deuxième définition qui sera retenue dans le cadre du présent travail. Dans ce cas, le recrutement implique (1) une dispersion préalable des larves, (2) une sédentarisation au niveau de l'aire des adultes, (3) éventuellement quelques déplacements vers les adultes et (4) la survie des recrues permettant leur détection par l'observateur (Cameron & Schroeder, 1980 ; Harold *et al.*, 1991). Le recrutement défini comme la passage de la vie pélagique à la vie benthique, inclut ainsi les processus de sédentarisation et de métamorphose.

La plupart des organismes benthiques a un cycle de vie complexe dans lequel les premiers stades correspondent à une forme de vie pélagique. Ce mode de développement correspond à l'un des deux types majeurs communément distingués chez les invertébrés benthiques marins (Thorson, 1950 ; Mileikovsky, 1971). Le développement larvaire se déroule totalement ou partiellement dans la colonne d'eau ; les larves sont soit lécitotrophes, se nourrissant des réserves contenues dans l'oeuf, soit planctotrophes, se nourrissant de plancton ; ce cycle de développement, dit benthopélagique, se rencontre chez 70 à 80 % des invertébrés benthiques. Il se distingue du développement holobenthique qui s'effectue au niveau du sédiment, soit au sein de l'individu parental (ovoviviparité), soit à l'intérieur de pontes protectrices (développement direct).

COLONNE D'EAU



(d'après Eckman, 1990)

Figure 1 : Cycle de vie théorique d'une espèce benthique à phase larvaire pélagique.

Lors des différentes phases du développement benthopélagique, la plupart des études s'accorde sur l'implication de différents mécanismes (Figure 1) : (i) la libération des gamètes et la fécondation, (ii) la dispersion des larves sous l'effet conjugué de leur comportement et de l'hydrodynamisme, (iii) l'apport de larves compétentes, c'est à dire aptes à se sédentariser et à se métamorphoser, (iv) le dépôt des larves sur le fond, qui correspond au "settlement" des anglo-saxons et qui met en jeu des réponses comportementales d'individus envers leur environnement, (v) la redistribution des post-larves par dépôt-remise en suspension dans la colonne d'eau, (vi) les relations inter-individuelles (intra- et inter-spécifiques) intervenant dans la régulation des populations de recrues.

Les larves méroplanctoniques sont soumises, au cours de leur passage dans l'écosystème pélagique, à des facteurs écologiques différents et indépendants de ceux du domaine benthique sous-jacent. Ainsi, les larves sont dispersées dans la masse d'eau par advection et diffusion turbulente en raison de leur faible possibilité de mouvements actifs (Thorson, 1950 ; Mileikovsky, 1971 et 1973 ; Chia *et al.*, 1984 ; Scheltema, 1986 ; Butman *et al.*, 1988). Cette dispersion est dépendante de l'intensité, de la direction et de la variabilité de l'hydrodynamisme local, mais aussi des caractéristiques biologiques de l'espèce (période de ponte, durée de vie larvaire, possibilités de migrations). Les interactions entre les processus physiques et biologiques peuvent permettre, soit un maintien des larves à proximité des populations génitrices, permettant alors l'auto-recrutement (Cronin, 1982 ; Tremblay & Sinclair, 1988), soit au contraire, favoriser leur exportation à des distances considérables, avec des effets positifs, en rendant possible la colonisation de sites géographiquement éloignés (Scheltema, 1986 ; Lagadeuc & Brylinski, 1987), ou négatifs en transportant les larves au dessus de sites impropres à leur recrutement (Rothlesberg & Miller, 1983 ; White *et al.*, 1988).

A la fin de leur développement, les larves deviennent compétentes, c'est à dire physiologiquement aptes à se métamorphoser. Pendant cette métamorphose, l'organisme va subir un certain nombre de changements physiologiques et anatomiques qui préfigurent un nouveau mode de vie (Scheltema, 1974). Selon Butman (1987), la métamorphose peut précéder, coïncider ou suivre la sédentarisation, qui est "the termination of a pelagic, larval existence and the assumption of a sessile or nonsessile sedentary life" (Scheltema, 1974). La métamorphose peut être brutale ou graduelle (Cameron, 1986).

A l'issue de la phase larvaire pélagique, la sédentarisation des post-larves est une étape cruciale de la structuration des populations. Elle dépend à la fois de facteurs biologiques (réponse comportementale sous contrôle nerveux ; Scheltema, 1974) et des conditions hydrodynamiques locales (structures de rétention, processus en couche limite de fond) (Butman, 1987 ; Eckman, 1990). La définition de la sédentarisation selon Scheltema (1974) doit être corrigée dans la mesure où de nombreux processus de dépôt-remise en suspension des post-larves dans la colonne d'eau ont pu être observés chez certaines espèces (Lagadeuc, 1990 ; Thiébaud, 1994 ; Olivier, 1997). Après sédentarisation, les effectifs des jeunes recrues peuvent être soumis à de fortes variations par migration, prédation, inhibition adultes-recrues et

interactions avec d'autres espèces (Highsmith, 1982 ; Young & Chia, 1987 ; Osman & Whitlatch, 1995 ; Tamburri & Zimmer-Faust, 1996 ; David *et al.*, 1997 ; Gosselin & Qian, 1997).

Le présent travail s'intègre dans le cadre du programme GLOBEC - France PNDR (Programme National sur le Déterminisme du Recrutement) devenu une opération du PNEC (Programme National Environnement Côtier) ART 2 : dynamique des populations, dont le but est de comprendre et de prédire la variabilité spatiale et temporelle de l'abondance et de la distribution d'invertébrés à cycle de vie benthopélagique dans un environnement macrotidal en passant par l'étude intégrée du cycle de vie visant à décrire et quantifier les processus physiques et biologiques qui contrôlent les flux d'individus entre les différentes écophases et assurent ainsi la pérennité des stocks adultes.

La Manche, mer épicontinentale à régime mégatidal, se caractérise par d'intenses contraintes hydrodynamiques associées aux courants de marée qui engendrent des conditions particulières qui retentissent sur le fonctionnement des composantes du milieu marin à diverses échelles spatiales et temporelles et représente ainsi un champ d'investigation privilégié pour l'étude des processus de recrutement et de transport larvaire. Le régime mégatidal en Manche engendrent des courants importants, alternatifs et parallèles à la côte (Anonyme, 1968). A cause des courants de marée et des vents dominants de secteur sud-ouest, la circulation résiduelle porte vers le nord-est, de la Manche vers la Mer du Nord (Anonyme, 1968 ; Pingree & Maddock, 1977). La diffusion transversale est dix fois moins importante que la diffusion longitudinale (Pingree *et al.*, 1975), conditionnant la présence, le long des côtes françaises, d'une masse d'eau côtière permanente de trois à cinq milles de large (Brylinski, 1986), dont l'individualité (dessalure, turbidité, richesse en phytoplancton, teneur en polluants) (Brylinski *et al.*, 1984 ; Quisthoudt, 1987 ; Dupont *et al.*, 1991) est sans cesse entretenue par les apports fluviaux qui s'échelonnent de la baie de Seine au Pas de Calais. Dans le détroit, la transition avec les eaux du large correspond à une zone frontale (Brylinski & Lagadeuc, 1990). Le détroit du Pas de Calais forme un étranglement entre la Manche orientale et la Mer du Nord, provoquant une amplification de la vitesse du courant au large du cap Gris-Nez et un gradient d'affaiblissement du courant de marée à l'entrée de la Mer du Nord. Ce gradient d'atténuation des courants de marée a imprimé sa marque sur la localisation des différents peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord (Prygiel *et al.*, 1988). Alors que les sédiments fins sont cantonnés dans les zones de faibles courants instantanés de marée ($< 0,5 \text{ m.s}^{-1}$), comme les baies et les estuaires, les sédiments grossiers occupent d'importantes zones du large à forts courants de marée (vitesse $> 1 \text{ m.s}^{-1}$). Dans le détroit, l'hydrodynamisme, en terme d'intensité des courants de marée, conditionne la présence d'un sédiment caillouteux et crée un gradient du sud-ouest vers le nord-est dans le peuplement des cailloutis (Davoult, 1990). L'ophiure *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) (Echinoderme : ophiuride) est une espèce caractéristique et dominante de ce peuplement des cailloutis à épibiose sessile. Sa densité est de

1500 à 2000 ind.m⁻² dans le détroit (Davoult, 1990) et elle représente approximativement 63 % de la biomasse totale du peuplement qui est de 281 gPSLC.m⁻² (Migné & Davoult, 1997a). De par sa densité et son mode de nutrition suspensivore, l'espèce réalise un couplage très important entre le système benthique et le système pélagique : les zones de concentrations d'ophiures fonctionnent comme des sources de carbone dans les échanges globaux et peuvent jouer un rôle de régulateur de l'eutrophisation de l'écosystème côtier (Migné, 1992). Cette importance écologique des bancs denses d'ophiures a déjà été signalée par d'autres auteurs (O'Connor *et al.*, 1983 ; Aronson, 1989 ; Skold *et al.*, 1994).

Les caractéristiques bio-écologiques d'*Ophiothrix fragilis* sont d'autant plus intéressantes qu'elles sont complémentaires de celles de l'annélide polychète *Pectinaria koreni* qui constitue un modèle d'invertébré à cycle de vie benthopélagique des zones de faible courant de marée, particulièrement étudiée en Baie de Seine depuis 1986 et faisant l'objet de nombreux travaux (par exemple, Lagadeuc, 1990 ; Lambert, 1991 ; Thiébaud *et al.*, 1992 ; Thiébaud *et al.*, 1996). L'intérêt d'une telle comparaison réside dans la différence de durée de vie larvaire (2 semaines pour *P. koreni* et presque 4 semaines pour *O. fragilis*), de répartition de ces espèces (zone côtière de type baie ou estuaire pour *P. koreni* et zone du large pour *O. fragilis*) et de l'influence de la circulation résiduelle de la marée : de faible intensité en zone côtière, elle favorise la rétention et l'autorecrutement alors que, d'intensité supérieure au large, elle est reconnue comme favorable à des échanges entre populations et comme pouvant découpler en partie la production locale et le recrutement.

La compréhension de la structure et de la dynamique du peuplement des cailloutis à épibiose sessile passe inévitablement par l'étude de la phase de reproduction de son espèce principale initiée par Davoult dès 1988. Le suivi démographique a mis en évidence l'existence de quatre recrutements annuels, un principal correspondant à une sédentarisation en septembre et trois secondaires correspondant à des sédentarisation en février, avril et juin. La production a pu être estimée en poids sec libre de cendre puis en terme de carbone et d'azote (Davoult *et al.*, 1992 ; Davoult *et al.*, 1998). L'étude a permis de déterminer le sex-ratio de la population, le cycle de développement gonadique ainsi que la croissance ovocytaire. Malgré ces résultats nouveaux sur la dynamique de l'espèce, un certain nombre de points restait à préciser : (i) comment peut-on observer des recrutements secondaires alors qu'aucune larve n'est échantillonnée dans la masse d'eau ? (ii) Quelle est l'origine des larves qui sont présentes en milieu pélagique pendant presque quatre semaines (McBride, 1907) dans ce contexte hydrodynamique de forts courants de marée ? (iii) Comment expliquer la stabilité relative de la population en terme de recrutement et d'abondance dans ce contexte hydrodynamique, ceci allant à l'encontre des changements d'abondances et des permutations de dominances observées dans d'autres communautés (Dewarumez *et al.*, 1986 ; Dauvin *et al.*, 1993) ?

Avant de répondre à ces questions, les caractéristiques de la zone d'étude sont rappelées dans le premier chapitre, puis les matériels et les méthodes employés sont présentés et expliqués

dans un second chapitre. Le chapitre III concerne la biologie et l'écologie d'*Ophiothrix fragilis*. Puis l'étude a été centrée sur la phase pélagique du cycle de vie d'*O. fragilis* en y intégrant une étude de la maturation gonadique afin de vérifier son importance dans la stabilité spatio-temporelle de la population et pour estimer la production en carbone et en azote exportée vers le système pélagique lors de la ponte (Chapitre IV). La variabilité spatiale a été appréciée par comparaison entre la population du détroit du Pas de Calais et celle du large de Roscoff et les variations observées ont été considérées comme pouvant être liées à des différences environnementales modifiant le schéma global de la maturation et du cycle de reproduction, favorisant certaines phases et en inhibant d'autres (Chapitre IV). Le cycle d'abondance saisonnière des ophioplutei a été étudié en 1995 et 1996 (Chapitre V). Les étapes du développement larvaire ont été caractérisées grâce à une étude biométrique (Chapitre V). A une autre échelle de temps, celle du cycle de la marée, la distribution verticale et horizontale des ophioplutei a été étudiée en tant que processus éventuel de régulation des modalités de transport des larves (Chapitres VI et VII). Finalement, à l'échelle de la Manche et de la durée de vie larvaire, l'utilisation d'un modèle numérique de circulation des masses d'eau a permis de quantifier l'importance relative des principaux processus hydrodynamiques et biologiques impliqués dans le transport larvaire et d'obtenir des schémas de distribution des larves pour une large gamme de conditions géographiques, hydrodynamiques et météorologiques (Chapitre VIII).

CHAPITRE I

**PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE :
LE DETROIT DU PAS DE CALAIS - MANCHE ORIENTALE.**

CHAPITRE I

PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE :

LE DETROIT DU PAS DE CALAIS - MANCHE ORIENTALE.

I.1. GEOGRAPHIE

La Manche, mer épicontinentale du nord-ouest de l'Europe constituant une zone de transit des masses d'eau entre l'Océan Atlantique et la Mer du Nord (Figure 2), est caractérisée par l'intensité de son régime hydrodynamique induit par les courants de marée (régime mégatidal ou macrotidal ; section I.2.). Cet hydrodynamisme intense conditionne la nature, la distribution et la dynamique des sédiments (Figure 3) ainsi que la structure, la répartition, la dynamique, le fonctionnement et la production des peuplements (Souplet *et al.*, 1980 ; Dewarumez *et al.*, 1988 ; Prygiel *et al.*, 1988 ; Davoult, 1989 ; Dupont *et al.*, 1991 ; Sanvicente-Anorve *et al.*, 1996). La turbidité des eaux limite la pénétration de la lumière et la quasi-totalité de la plaine profonde de la Manche appartient à l'étage circa-littoral, l'étage infra-littoral ne s'étendant que sur une bordure généralement étroite.

Le site de référence de l'étude (50°55'5 N ; 1°34'7 E) est localisé dans le détroit du Pas de Calais, lieu d'échanges entre la Manche orientale et la Mer du Nord, au large du cap Gris-Nez (5 milles au nord-est du cap).

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

Les apports fluviaux sont restreints dans cette zone (Anonyme, 1981), quelques petits fleuves débouchent sur le littoral avec une incidence plus ou moins marquée en terme de dessalure, turbidité, enrichissement en matières organiques (Brylinski *et al.*, 1984 ; Bentley, 1985 ; Quitshoudt, 1987 ; Dupont *et al.*, 1991 ; Brylinski *et al.*, 1991) et polluants divers (Skiker *et al.*, 1988).

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

I.2. HYDRODYNAMISME

I.2.1. Caractéristiques générales

La zone d'étude est caractérisée par un régime marégraphique mégatidal de type semi-diurne. Le marnage dans le Pas de Calais est parmi les plus importants au monde : en vive-eau moyenne (coefficient 95), le marnage est d'environ 7,5 m à Boulogne sur Mer et 6 m à Calais et en morte-eau coefficient 45), il est d'environ 5 m à Boulogne sur Mer et 4 m à Calais.

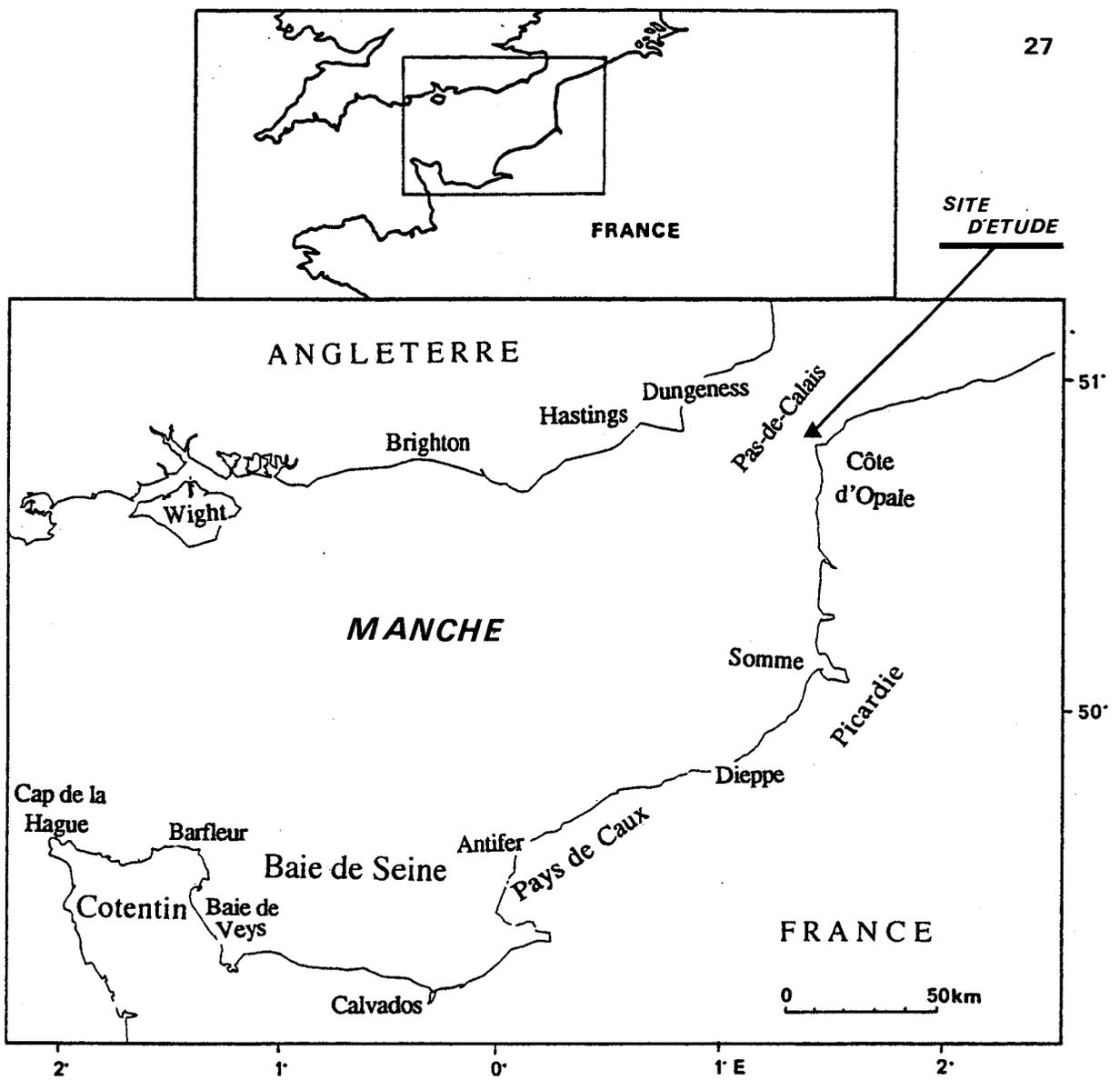


Figure 2 : Localisation de la zone d'étude : La Manche orientale et le détroit du Pas de Calais.

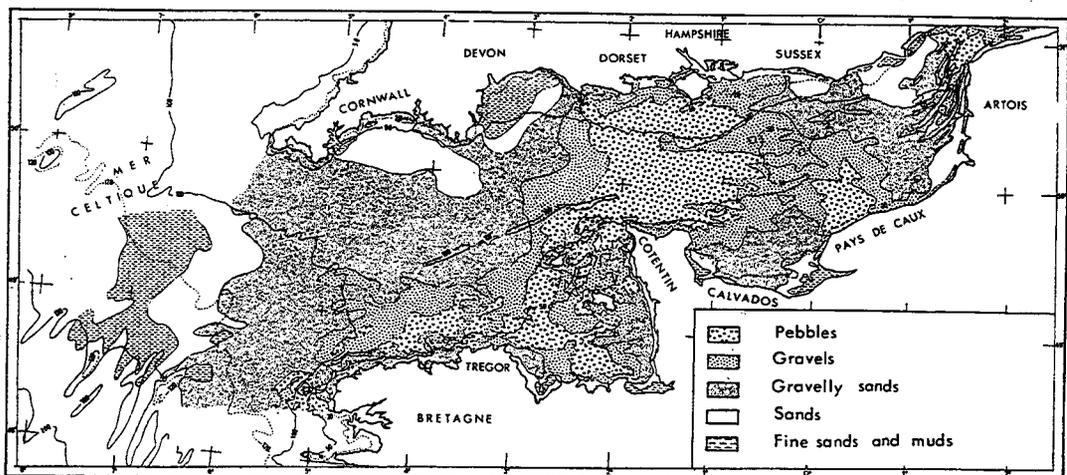


Figure 3 : Carte de distribution des sédiments en Manche (d'après Larsonneur *et al.*, 1982).

Le phénomène de marée implique donc des déplacements de volumes d'eau (et de plancton associé) considérables avec des courants de marée engendrés alternatifs et parallèles à la côte (courant de flot portant vers le nord-est et courant de jusant vers le sud-ouest). Le détroit du Pas de Calais forme un étranglement entre la Manche orientale et la Mer du Nord, ce qui induit une augmentation importante de l'intensité des courants de marée à ce niveau (vitesse du courant de 3,7 noeuds, en surface, par vive-eau (coeff. 95) ; Anonyme, 1988) (Figure 4), puis un gradient d'affaiblissement de ces courants en Mer du Nord. La durée du courant de flot est moins longue que celle du courant de jusant, mais son intensité plus grande provoque un courant résiduel portant au nord-est, d'environ 2,7 milles par jour en moyenne (Pingree & Maddock, 1977). Le flux annuel moyen est donc orienté de la Manche vers la Mer du Nord en raison de la résiduelle de marée (Pingree & Maddock, 1977), mais également en raison de la différence au niveau de la mer entre les deux bassins maritimes (Prandle, 1978) et enfin en raison des vents dominants de sud-ouest (Pingree & Griffith, 1980 ; Salomon & Breton, 1991). A une autre échelle temporelle, le flux moyen au cours d'une marée peut être inversé en période anticyclonique, lorsque les vents soufflent de nord-est (Belgrano *et al.*, 1990). Si les déplacements principaux, orientés dans l'axe de la Manche orientale et grossièrement parallèles à la côte, sont intéressants en raison des flux induits, ils le sont également parce qu'ils sont le reflet d'une anisotropie de la diffusion turbulente en Manche. Les coefficients de mélanges longitudinaux sont dix fois supérieurs aux coefficients de mélanges transversaux, d'où l'existence de structures parallèles à la côte (Pingree *et al.*, 1975). Dans le détroit du Pas de Calais, entre 3 et 5 milles de la côte française, la transition avec les eaux du large peut prendre l'aspect d'une véritable zone frontale dont la dynamique est directement contrôlée par la marée (Brylinski & Lagadeuc, 1990). Des missions à plus vaste échelle géographique ont montré que ces zones frontales n'étaient pas uniquement localisées au Pas de Calais mais étaient présentes de façon assez générale depuis le débouché nord-est de la baie de Seine (Sournia *et al.*, 1990 ; Brylinski *et al.*, 1991 ; Dupont *et al.*, 1991). Le long de la côte française, le régime marégraphique favorise donc la création d'une masse d'eau côtière permanente bien individualisée. Délimitée ainsi sur sa "rive gauche" par la zone frontale et sur sa "rive droite" par le littoral, cette bande d'eau côtière de 3 à 5 milles de large ("le Fleuve côtier" d'après Brylinski *et al.*, 1988) dérive lentement vers le détroit du Pas de Calais. Cette dérive a pu être estimée entre 1,6 et 3,3 km par jour grâce à un marqueur biologique (larve de l'Annélide *Polydora ciliata* ; Lagadeuc & Brylinski, 1987). Ces valeurs sont confirmées par simulation numérique (Salomon, 1990).

Le front est très instable et modelé dans le temps et dans l'espace par la marée (Brylinski & Lagadeuc, 1990) (Figure 5) : en période de vive-eau, le front est sensiblement vertical, les systèmes côtier et du large sont "clos", les échanges transversaux sont limités. En période de morte-eau, le front est oblique, ascendant vers le large. L'interface entre les eaux côtière et du large voit sa surface multipliée par 150, voire 10^3 (Lafite, 1990), les échanges sont donc

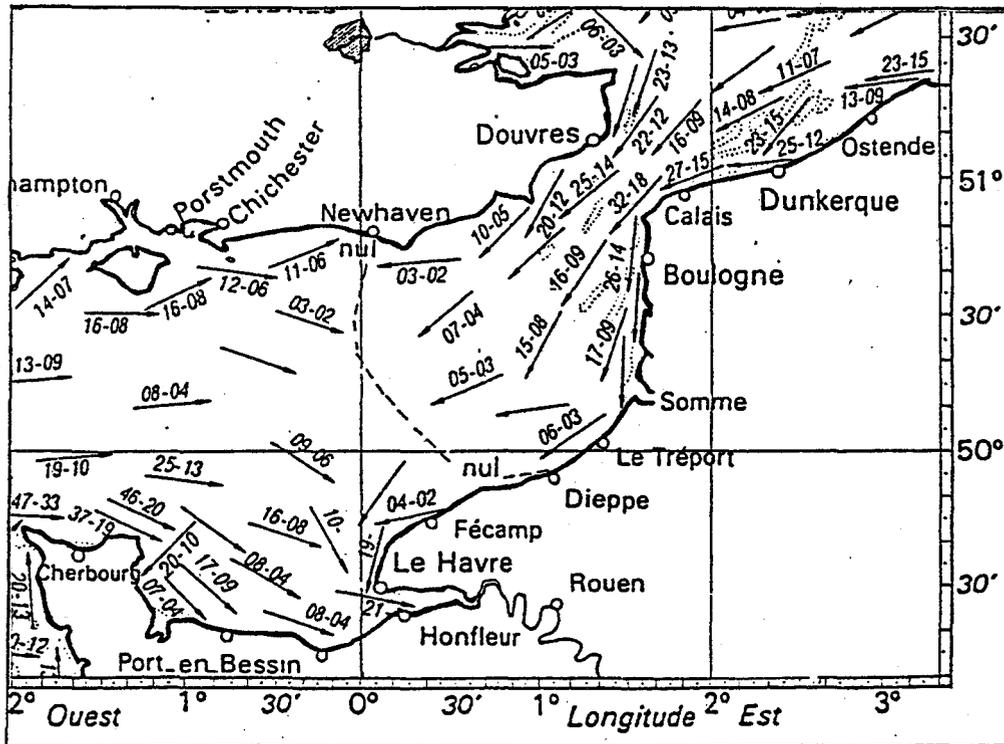
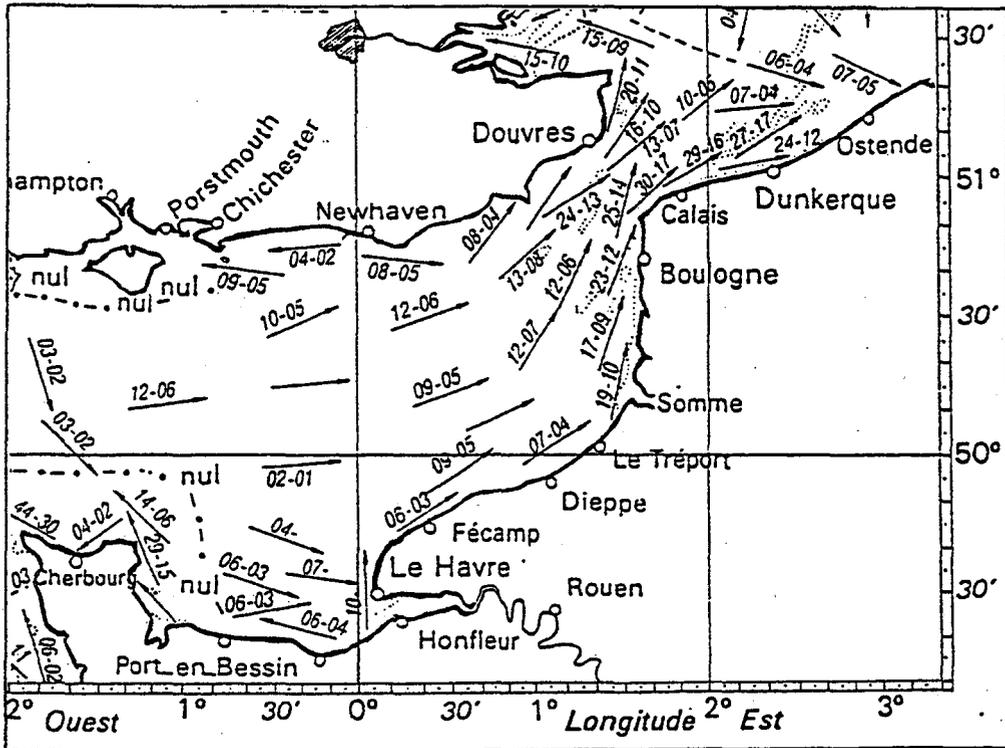


Figure 4 : Alternance flot/jusant en Manche orientale (Anonyme, 1968).

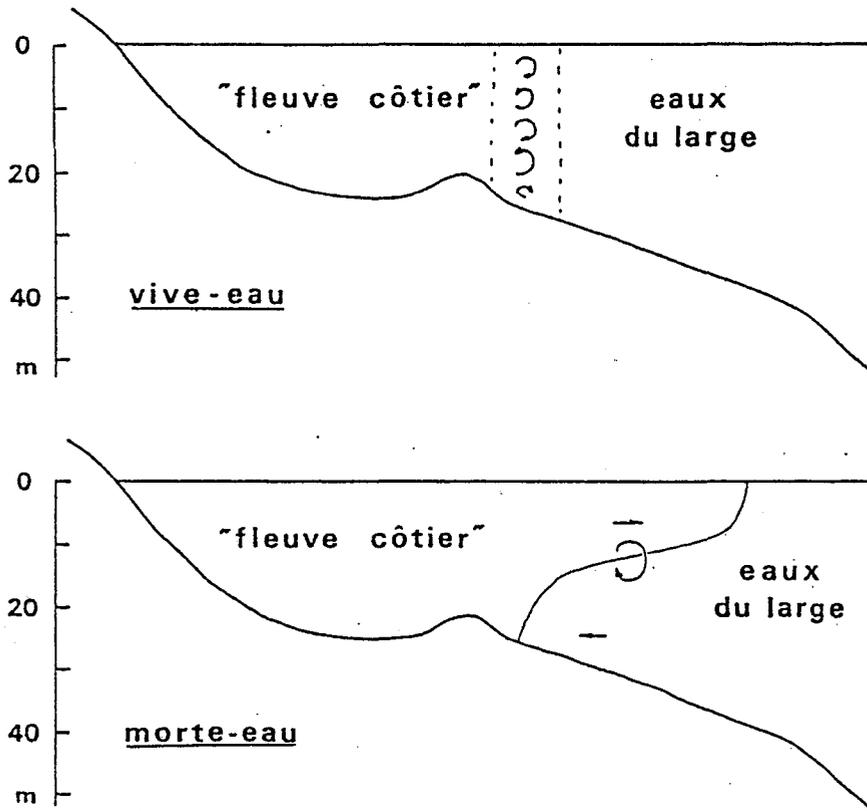


Figure 5 : Structure théorique du système eaux côtières/eaux du large dans le secteur sud du Pas de Calais (d'après Brylinski *et al.*, 1991).

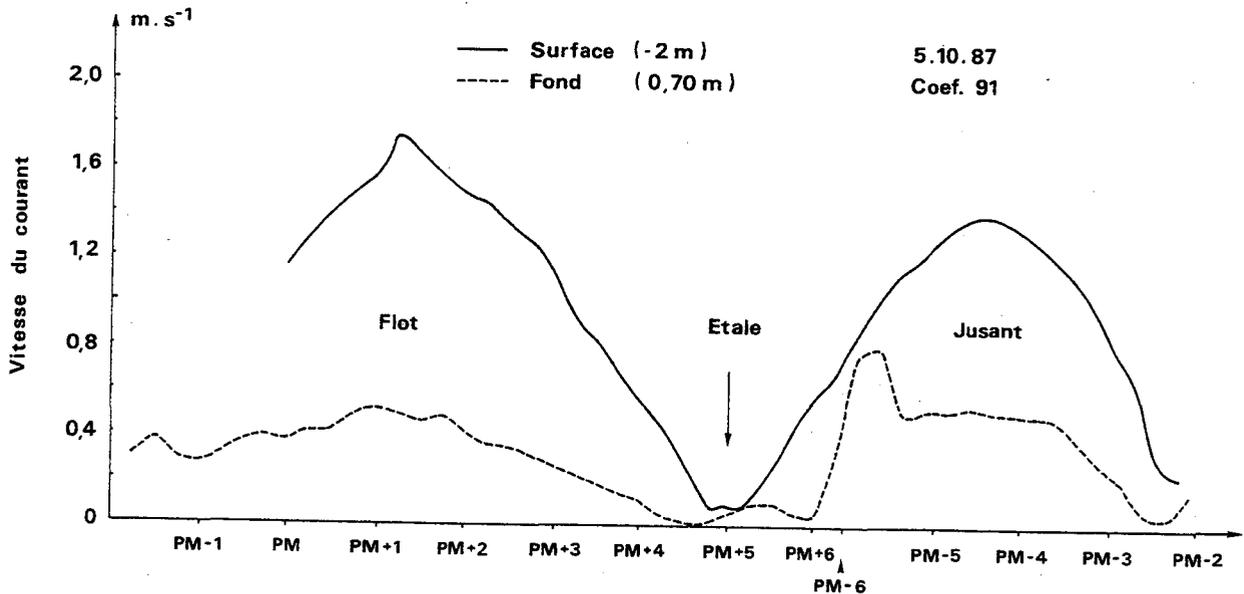


Figure 6 : Vitesse de courant ($m.s^{-1}$) au large du cap Gris-Nez, en sub-surface et à proximité du fond (d'après Davoult, 1988).

facilités. Les transferts vers le large sont localement facilités au niveau du cap Gris-Nez par "l'effet de cap" (Brylinski *et al.*, 1984 ; Brylinski, 1986).

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

Des mesures de vitesse de courant réalisées à proximité de la zone d'étude (1 mille au nord de la station de référence ; Davoult, 1988) en subsurface et à 1 m du fond mettent en évidence deux profils nettement dissociés (Figure 6). Le courant de flot paraît environ 3 fois plus important en surface, le décalage est plus atténué en ce qui concerne le courant de jusant. La reprise de jusant au fond semble se faire plus tardivement mais plus brutalement qu'en surface. Les renverses de courant ont lieu plus précocement à la côte.

1.2.2. Approche lagrangienne de la circulation des masses d'eau au large du cap Gris-Nez

Les missions de suivi lagrangien d'une bouée dérivante ont eu lieu le 29 septembre 1998 en condition de morte-eau (coefficient de marée : 35-34 ; Pleine Mer à 4h43 et 17h19 ; Basse Mer à 11h44) et le 17 juin 1999 en condition de vive-eau (coefficient de marée : 92-87 ; Pleine Mer à 3h06 et 15h37 ; Basse Mer à 10h38). La bouée dérivante est constituée d'un flotteur équipé d'un déflecteur radar auquel est relié une structure constituée de deux formes losangiques de 0,5 m de haut disposées perpendiculairement l'une à l'autre pour former un croisillon et située à 2 mètres sous la surface (Figure 7). Cette drogue a été larguée (To) dans la baie de Wissant à PM+3h12 le 29 septembre et à PM+4h24 le 17 juin, c'est à dire proche de l'étalement de flot théorique (étalement réel observé sur la zone de largage) et lors du début de jusant, respectivement. Ce choix de largage en début de jusant a été conditionné par la volonté d'observer le phénomène de vidange de la baie de Wissant. Du point de vue méthodologique, l'utilisation d'une seule bouée s'avère suffisante pour caractériser la circulation sur le site dans la mesure où, hors étalement et après le début de jusant, les courants présentent une même direction dans toutes les couches d'eau de la surface au fond (Bourgain, 1985). Par contre, la vitesse est différente, les couches d'eau superficielles étant plus rapides que les couches d'eau intermédiaires et profondes. La position géographique de la bouée a été relevée toutes les heures. Lors de chaque relevé, un profil de sonde CTD (Seabird Electronics SBE 25) a été réalisé afin de caractériser la colonne d'eau du point de vue de la température, de la salinité et de sa densité (utilisation du σ_t en $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$). Des échantillons d'eau de mer ont été prélevés au fond et en sub-surface afin de déterminer la quantité de matière en suspension (MES) et de déterminer la biomasse phytoplanctonique par l'intermédiaire du dosage de la chlorophylle *a*. Les données météorologiques (direction et vitesse du vent) sont issues des relevés tri-horaires de Météo France (sémaphore de Boulogne sur Mer). Les données courantologiques théoriques sont fournies par l'annuaire des courants de marée du S.H.O.M. (Anonyme, 1988).

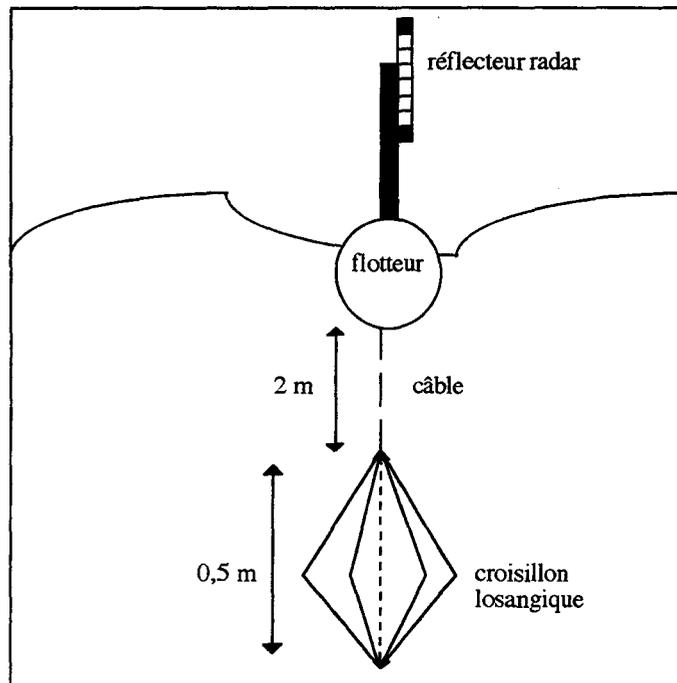


Figure 7 : Représentation schématique de la bouée dérivante utilisée lors du suivi lagrangien.

29/09/98

Relevés	Temps (minutes)	Coordonnées		Sonde (m)	Sonde corrigée (m)
		Latitude	Longitude		
8h05	0	1°35'934	50°52'766	9	3,9
9h05	60	1°34'747	50°53'070	19	14,7
10h05	120	1°34'000	50°53'694	26	22,4
11h05	180	1°33'325	50°54'186	32	28,7
12h05	240	1°32'640	50°54'236	34	30,9
13h05	300	1°31'572	50°53'529	35	31,5
14h05	360	1°30'331	50°52'736	42	37,6
15h05	420	1°29'500	50°52'096	43	37,5
16h05	480	1°29'159	50°52'293	46	39,6
17h05	540	1°29'370	50°53'390	55	48,3
18h05	600	1°30'428	50°55'245	45	38,3

17/06/99

Relevés	Temps (minutes)	Coordonnées		Sonde (m)	Sonde corrigée (m)
		Latitude	Longitude		
7h30	0	1°35'080	50°52'747	14	10,1
8h30	60	1°34'027	50°51'354	17	14,7
9h30	120	1°34'413	50°49'908	16	14,5
10h30	180	1°34'720	50°48'395	14	13,1
11h30	240	1°34'923	50°47'195	13	11,8
12h30	300	1°34'829	50°46'277	10	7,1
13h30	360	1°35'159	50°46'373	10	4,2
14h30	420	1°35'644	50°47'779	11	2,7
15h30	480	1°35'278	50°49'192	9	0,2
16h30	540	1°34'778	50°50'792	10	1,8

Tableau 1 : Fréquence des relevés de position de la bouée dérivante, coordonnées géographiques, sonde réelle et corrigée lors des suivis du 29/09/98 et du 17/06/99.

Les horaires de prélèvements, les caractéristiques courantologiques théoriques (Anonyme, 1988) lors de chaque mission sont résumés en annexe 1. Les coordonnées géographiques de la bouée au cours de sa dérive ainsi que les sondes réelles et corrigées sont figurées dans le tableau 1.

I.2.2.1. Condition de morte-eau

Le mois de septembre 1998 a été dominé par des vents de secteur sud-ouest et par des épisodes de vent fort ($> 16 \text{ m.s}^{-1}$) lors des deux premières décades. Des vents de secteurs nord-est prévalent du 20 au 23 septembre, puis passent au secteur sud-est (24 au 26) pour revenir au sud-ouest dès le 27 et jusqu'à la mission. Le 29 septembre, un vent variable de secteur sud-ouest à sud-est domine avec une vitesse faible (moyenne journalière de $3,4 \text{ m.s}^{-1}$).

Lors du jusant, la bouée sort de la baie de Wissant qui se vidange et se dirige vers le nord-ouest sous l'effet de la présence du cap Gris-Nez jusqu'à PM-5h14, c'est à dire approximativement jusqu'au moment de la basse mer, lorsque la vitesse maximale du courant et la profondeur minimale font que la bouée est reprise dans la circulation générale, orientée vers le sud-ouest en jusant (Figure 8). La dérive de la bouée à la sortie de la baie est probablement également sous influence du vent de secteur sud-ouest de vitesse croissante ($3 \text{ à } 5 \text{ m.s}^{-1}$). Après la basse mer, la bouée se dirige vers le sud-ouest jusqu'au moment de la renverse (entre PM-3h14 et PM-2h14). Lors de ce trajet, la vitesse de dérive de la bouée reste faible sous l'action du vent qui souffle en direction contraire (Figure 9) : sa vitesse est alors inférieure à $0,6 \text{ m.s}^{-1}$, alors que la vitesse du courant peut atteindre théoriquement une vitesse de $1,9 \text{ m.s}^{-1}$ dans ces conditions de marée (Anonyme, 1988). Lors du flot, la bouée dérive vers le nord-est (selon le schéma générale de circulation) avec une vitesse croissante, mais inférieure aux prévisions du S.H.O.M. (Anonyme, 1988), malgré la présence de vent apparemment favorable. Le retour de la masse d'eau qui est sortie de la baie de Wissant lors du jusant se fait alors par le large du site à ophiures. Bourgain (1985) a observé qu'une bouée larguée après l'étale de jusant aux environs de Boulogne sur Mer au niveau de l'isobathe des 20 m (coefficient 74 ; vent de secteur est, de force 3 à 4 sur l'échelle de Beaufort) présentait une trajectoire rectiligne, parallèle à la côte jusqu'au niveau du cap Gris-Nez, puis au delà, continuait sa dérive vers le nord/nord-est jusqu'au moment de l'étale de flot, favorisé certainement par la présence du cap. Ainsi, sur une certaine distance en aval du cap, les masses d'eau ne semblent plus suivre les isobathes vers le nord-est mais présente une trajectoire orientée vers le nord. L'évolution de la température, de la salinité et de la densité marque le passage de la bouée par des eaux à caractéristiques très côtières puis par des eaux à caractéristiques intermédiaires entre eaux côtières et eaux du large (Figure 10). L'évolution de la concentration en chlorophylle *a* dans la masse d'eau lors de la dérive est caractéristique de l'éloignement par rapport à la côte et d'une dilution des eaux côtières dans des eaux à caractéristiques du large (Figure 11). La concentration en chlorophylle *a* diminue brutalement entre 2 et 3 milles des côtes au fond et en surface marquant l'intégration des eaux de

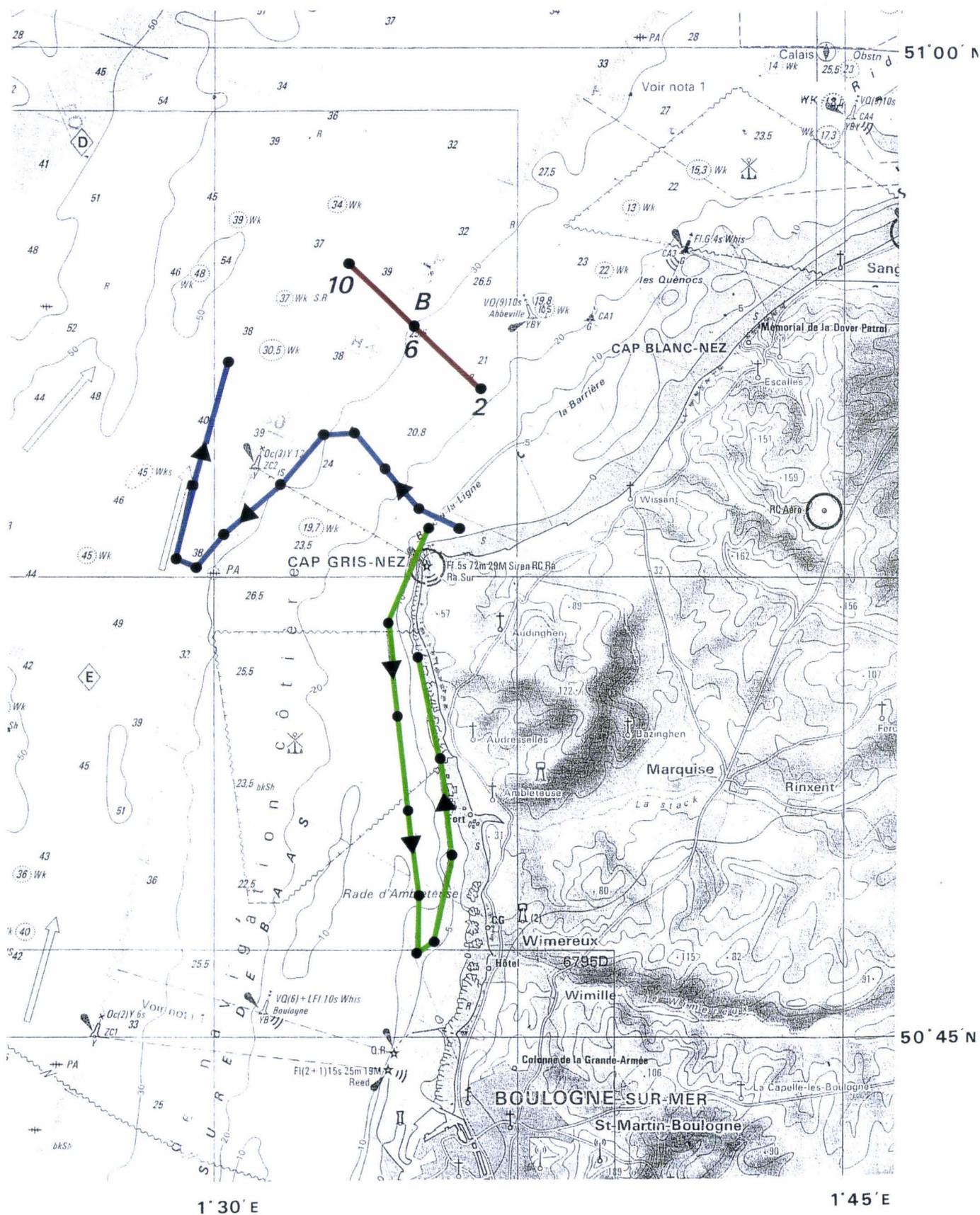


Figure 8 : Localisation de la radiale BENGRI (trait rouge) - Trajet de la bouée dérivante lors des missions du 29/09/98 (morte-eau) (trait bleu) et du 17/06/99 (vive-eau) (trait vert).

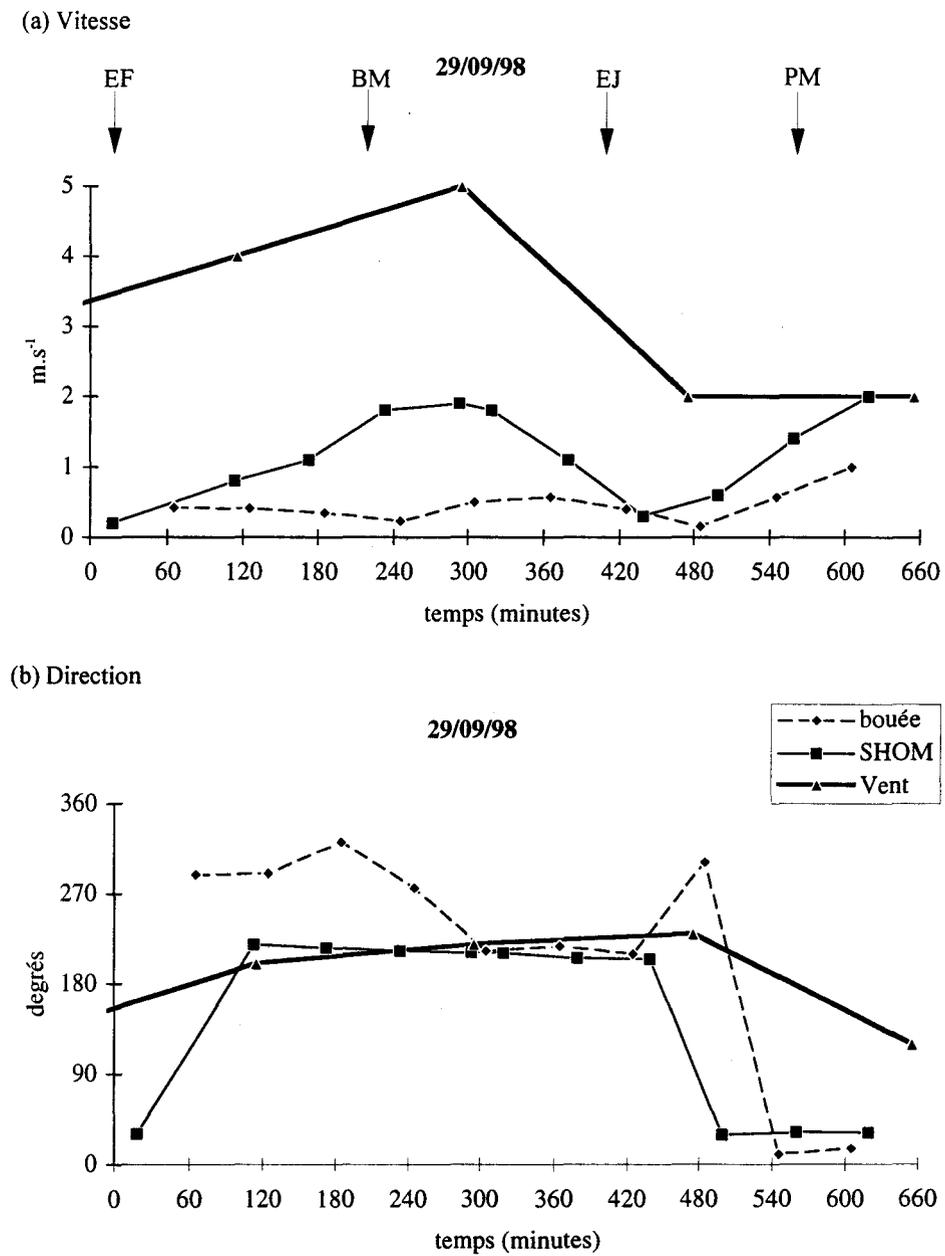


Figure 9 : Vitesse (m.s⁻¹) et direction (degrés) de la bouée dérivante, du courant (Anonyme, 1988) et du vent lors du suivi lagrangien du 29/09/98 (condition de morte eau).

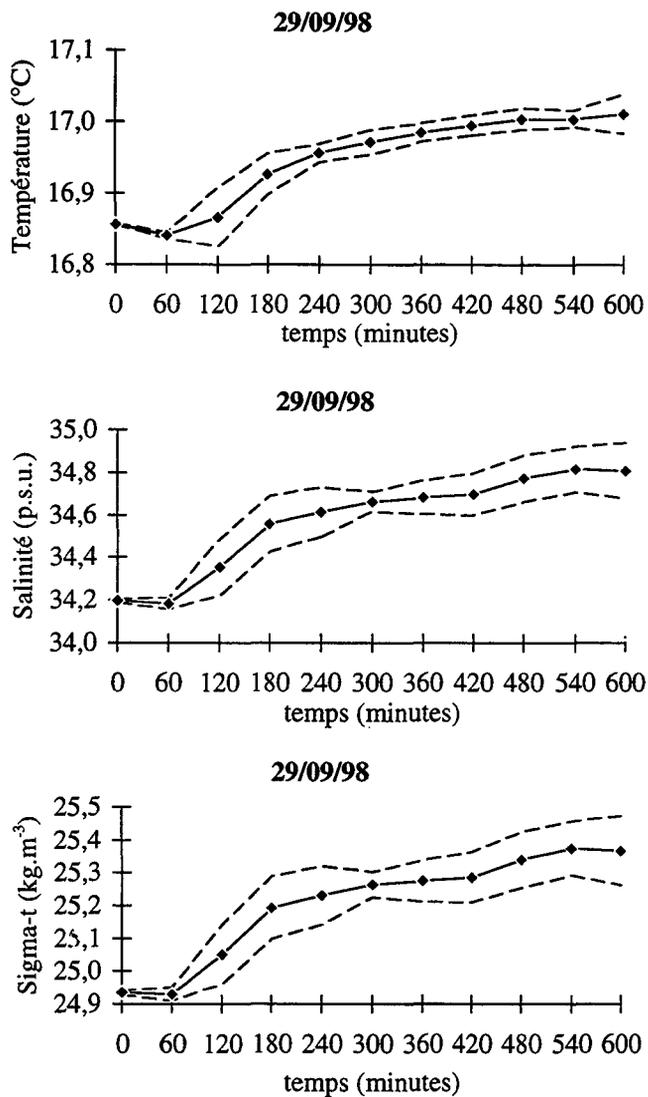


Figure 10 : Evolution de la température (°C), de la salinité (p.s.u.) et du sigma-t (kg.m⁻³) intégrés sur la colonne d'eau (moyenne ± écart type) lors du suivi lagrangiens de bouée au large du cap Gris-Nez le 29/08/98.

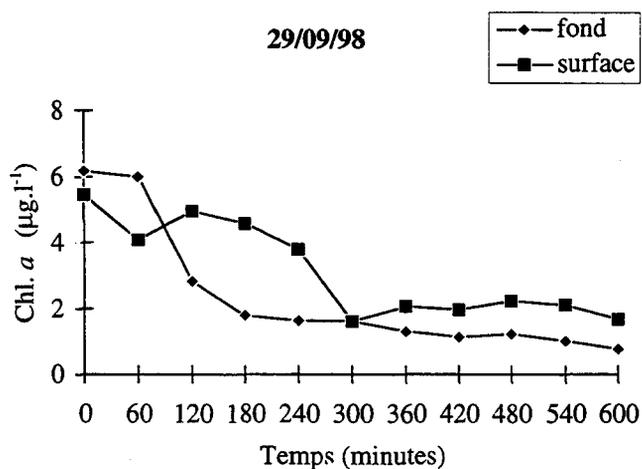


Figure 11 : Evolution de la concentration en Chlorophylle a (µg.l⁻¹) lors du suivi lagrangien de bouée au large du cap Gris-Nez le 29/08/98.

la baie aux eaux côtières et intermédiaires du détroit du Pas de Calais. La couche d'eau superficielle venant de la baie de Wissant (environ 10 mètres d'épaisseur) plus riche en phytoplancton conserve ses caractéristiques jusqu'au moment de la basse mer lorsque la colonne d'eau sera homogénéisée.

I.2.2.2. Condition de vive-eau

La première décade de juin 1999 a été dominée par des vents de secteur sud-ouest qualifiés de jolie brise avec des épisodes de vent fort. Du 13 au 15 juin, une petite à légère brise de secteur nord-est domine. Après une journée de transition avec des vents de nord-est à nord-ouest, la journée du 17 septembre présente une légère brise de secteur ouest jusqu'en fin de mission.

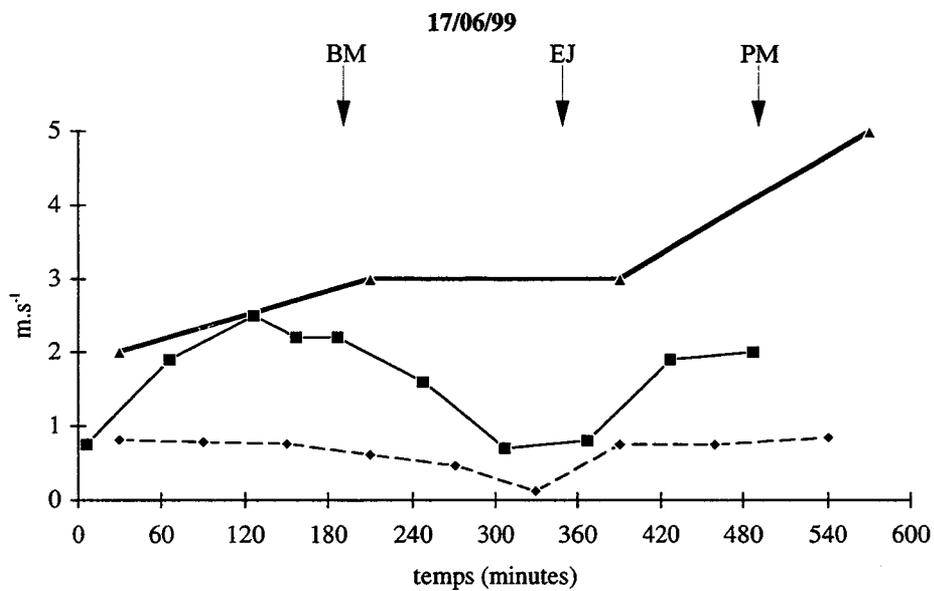
Lors du jusant, la bouée sort de la baie de Wissant et reste plaquée à la côte pour se diriger vers le sud jusqu'au moment de la renverse (entre PM-3h07 et PM-2h07) (Figure 8). Dès lors, la bouée est prise dans le courant de flot orienté au nord et présente une tendance à se rapprocher de la côte. La mission a ainsi été interrompue dans une zone très côtière présentant de nombreux enrochements. Lors de son trajet, la direction de la bouée coïncide parfaitement avec la direction théorique du courant (Anonyme, 1988) (Figure 12). Les profils de vitesse observées et théoriques sont temporellement similaires, mais les vitesses de dérive entre deux relevés restent faibles ($< 0,85 \text{ m.s}^{-1}$ pour une vitesse de courant pouvant théoriquement atteindre $2,5 \text{ m.s}^{-1}$). Le vent dominant de secteur ouest dont la vitesse augmente au cours de la mission (2 à 5 m.s^{-1}) est certainement favorable au rapprochement de la bouée vers la côte (Figure 12). La dérive se fait dans des eaux à caractéristiques très côtières (Figure 13) avec des concentrations en chlorophylle *a* très importante (entre 11,5 et $15,7 \mu\text{g.l}^{-1}$) (Figure 14) et une quantité de matière en suspension comprise entre 23,2 et $31,0 \text{ mg.l}^{-1}$ (Figure 15).

I.3. HYDROLOGIE

Brylinski *et al.* (1984) ont montré que, au large du cap Gris-Nez, les eaux sont relativement homogènes verticalement, en raison des courants de marée importants empêchant l'établissement d'une thermocline. En revanche, il existe un gradient côte - large prononcé pour l'ensemble des paramètres hydrobiologiques (Viollier *et al.*, 1981 ; Bentley *et al.*, 1981 ; Dupont *et al.*, 1981 ; Brylinski *et al.*, 1984 ; Quisthoudt, 1987). La structure spatiale parallèlement à la direction des courants étant nettement homogène, plusieurs zones de caractéristiques différentes peuvent être définies de la côte vers le large :

-une zone côtière extrême très étroite, de faible profondeur et d'une relative pauvreté biologique. La turbidité est faible. En période de jusant, cette zone littorale est protégée des courants par l'effet de cap.

(a) Vitesse



(b) Direction

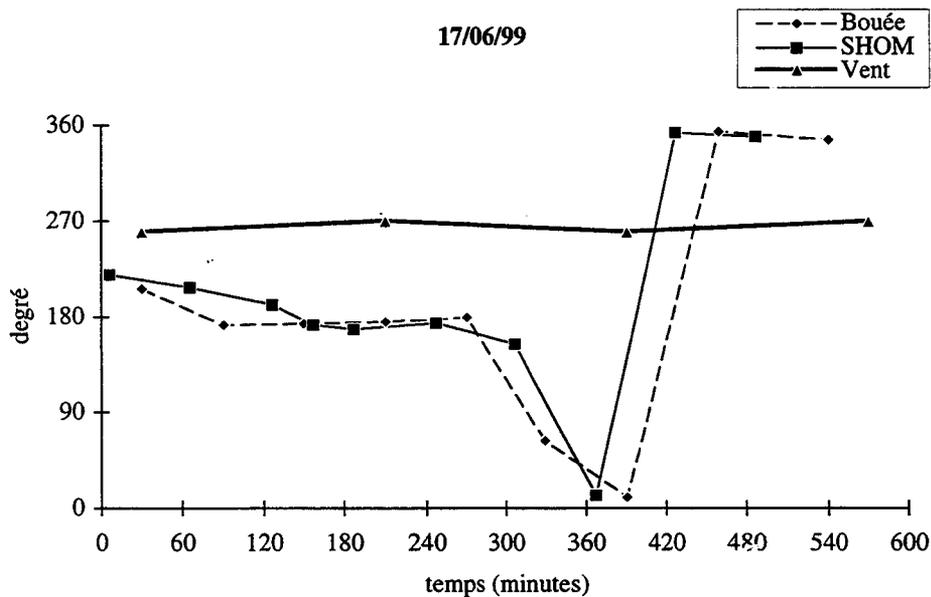


Figure 12 : Vitesse (m.s⁻¹) et direction (degrés) de la bouée dérivante, du courant (Anonyme, 1988) et du vent lors du suivi lagrangien du 17/06/99 (condition de vive-eau).

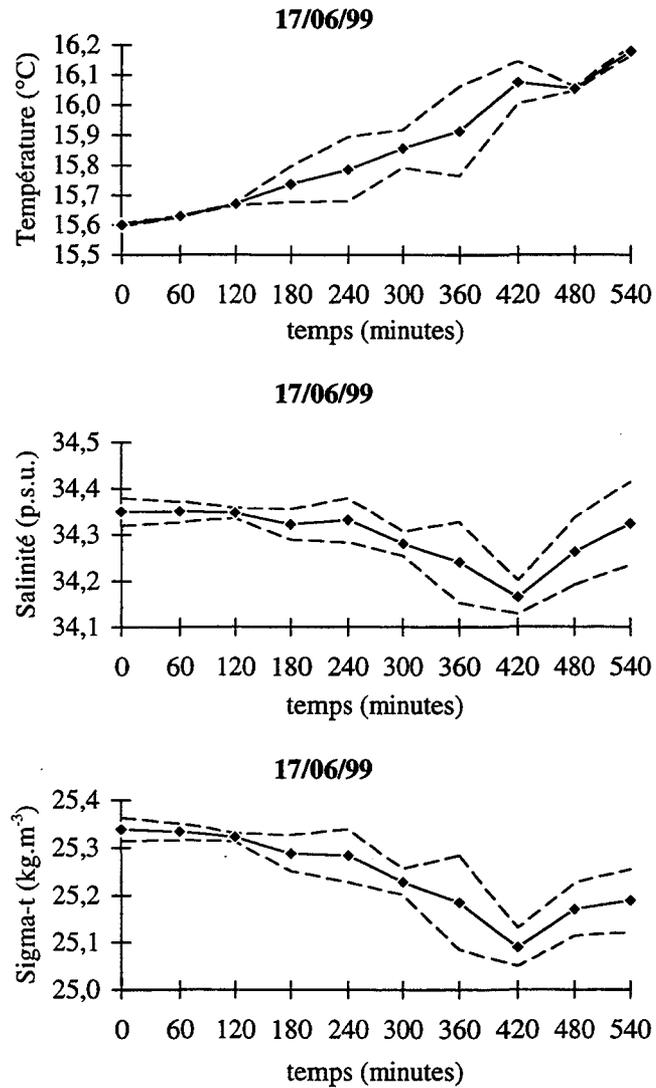


Figure 13 : Evolution de la température (°C), de la salinité (p.s.u.) et du sigma-t (kg.m^{-3}) intégrés sur la colonne d'eau (moyenne \pm écart type) lors du suivi lagrangien de bouée dérivante au large du cap Gris-Nez le 17/06/99.

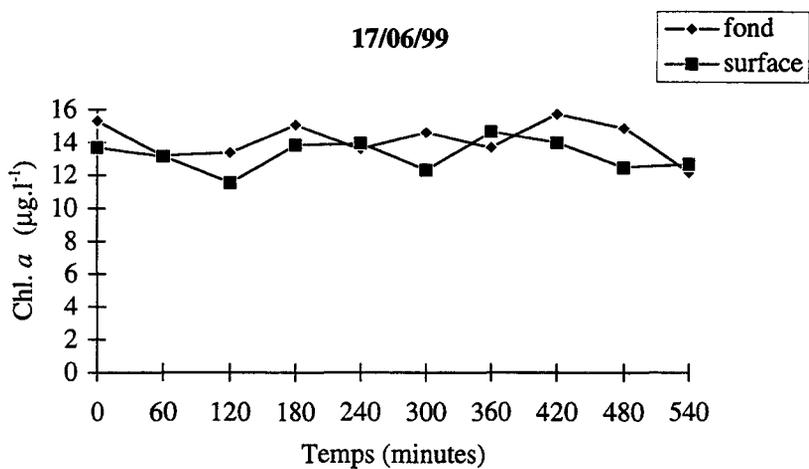


Figure 14 : Evolution de la concentration en Chlorophylle a ($\mu\text{g.l}^{-1}$) lors du suivi lagrangien de bouée au large du cap Gris-Nez le 17/06/99.

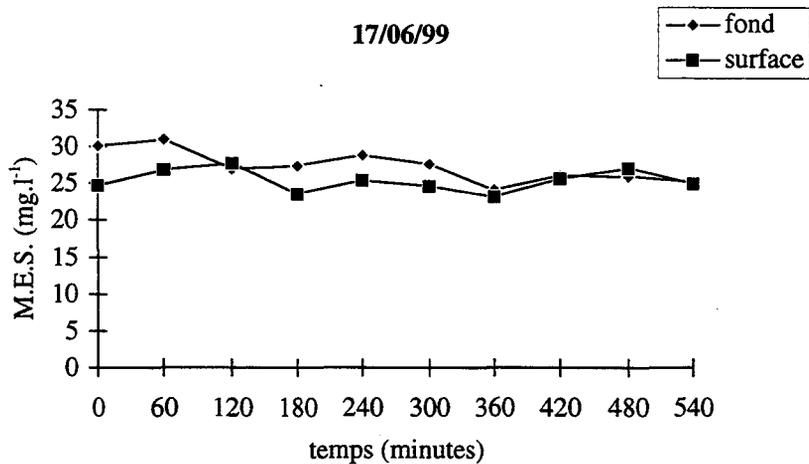


Figure 15 : Evolution de la quantité de matière en suspension (mg.l^{-1}) lors du suivi lagrangien de bouée au large du cap Gris-Nez le 17/06/99.

-une zone côtière, qui peut être définie comme une zone de transport, le long du littoral, de matières en suspension et éventuellement de polluants. Les fonds sont aux environs de 20 m. La turbidité peut être élevée même par temps calme et est influencée par les apports telluriques. Les valeurs hivernales de concentrations en éléments nutritifs y sont plus élevées qu'au large. Ces teneurs sont variables du fait des fluctuations des apports par le "fleuve côtier", qui remonte tout le littoral de la Manche depuis la Baie de Seine. Ces concentrations diminuent en avril - mai. La biomasse chlorophyllienne est importante dans cette zone et les valeurs sont de l'ordre de $2 \mu\text{g.l}^{-1}$ en décembre. Elles augmentent à partir du mois de mars (6 à $7 \mu\text{g.l}^{-1}$) et peuvent être très supérieures à $10 \mu\text{g.l}^{-1}$ en avril - mai (Brylinski *et al.*, 1984 ; Quisthoudt, 1987 ; Sournia *et al.*, 1990 ; Brylinski *et al.*, 1991), notamment lors de l'efflorescence de *Phaeocystis pouchetii* (Quisthoudt, 1987).

-une zone intermédiaire correspondant à une zone de dilution, de diffusion vers le large des apports terrigènes. Les fonds sont aux environs de 30 m. Les structures hydrobiologiques y sont fluctuantes. On y observe une langue d'eau à caractéristiques plus côtières venant s'intercaler parmi les eaux à caractéristiques du large. Le gradient côte - large est alors inversé. Cette intrusion se situe plus à la côte en période de flot qu'en période de jusant. Les structures de cette zone intermédiaire sont nettement influencées par les conditions de marée : perturbation du gradient plus marquée en période de mortes-eaux. La formation de langue d'eau juxtaposées et de structures hydrobiologiques bien différenciées est observée lorsque les courants sont faibles et se désintègre lorsqu'ils sont forts.

-une zone du large, qui pourrait servir à priori de référence comme "eaux propres" pour notre région. Les eaux de cette zone ne sont situées qu'à une dizaine de kilomètres de la côte et correspondent aux eaux centrales de la Manche provenant de la dérive nord-atlantique vers la Mer du Nord. Les fonds sont supérieurs à 40 m. Ces eaux apparaissent comme les témoins d'événements hydrologiques qui se sont produits avant leur arrivée dans le détroit du Pas de Calais. Elles sont homogènes et claires, la turbidité y est faible, elles restent cependant soumises à l'influence tellurique. Les teneurs en chlorophylle *a* sont de l'ordre de $0,5 \mu\text{g.l}^{-1}$ en hiver. Elles augmentent à partir du mois de mars et atteignent des valeurs de l'ordre de $5 \mu\text{g.l}^{-1}$ au mois de mai (Brylinski *et al.*, 1984 ; Quisthoudt, 1987 ; Sournia *et al.*, 1990 ; Brylinski *et al.*, 1991).

Le front hydrologique entre les masses d'eau côtière et du large apparaît comme le siège d'une accumulation de biomasse chlorophyllienne dont la productivité (rapport de la production sur la biomasse) est faible (Brunet *et al.*, 1992). Au large du cap Gris-Nez, la production primaire phytoplanctonique a été estimée à $336 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Quisthoudt, 1987). Plus récemment, la production primaire pélagique en Manche a été calculée par modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant cette production (azote, phosphore et silicium) ; dans le détroit du Pas de Calais, elle a été évaluée à $300 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Hoch, 1995).

I.4. COMMUNAUTES BENTHIQUES

L'intensité des courants de marée est le principal facteur de distribution des sédiments qui conditionne l'organisation et la distribution des communautés benthiques en Manche (Holme, 1966 ; Cabioch, 1968). Dans la partie française de la Mer du Nord, différents peuplements benthiques ont ainsi été mis en évidence (Souplet *et al.*, 1980 ; Dewarumez *et al.*, 1988 ; Prygiel *et al.*, 1988) :

- Le peuplement des cailloutis à épibiose sessile, caractéristique des zones de forts courants. La faune est dominé par l'épifaune sessile et vagile. En zone profonde (> 50 m) apparaissent les moulières à *Modiolus modiolus*. En zone plus côtière, *Ophiothrix fragilis* dominant la faune benthique.

- Le peuplement des sédiments hétérogènes envasés, au fond des dépressions entre les bancs de sable, là où le courant est atténué. Ce peuplement est caractérisé par l'association de quelques espèces : *Cerianthus lloydi*, *Sagartia troglodyte*, *Sthenelais boa*, *Owenia fusiformis*, *Sabella penicillus*, *Golfingia elongata*, *Abra alba* et *Mya truncata*.

- Le peuplement de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus*, quantitativement le plus pauvre de la région.

- Le peuplement des sables moyens à *Ophelia borealis*, caractéristique d'un courant atténué, il occupe les bancs sableux du large. L'endofaune y est particulièrement abondante. Les principales espèces sont *Nephtys cirrosa*, *Bathyporeia elegans*, *B. guilliamsoniana*, *Gastrosaccus spinifer*, *Ophelia borealis*, *Spiophanes bombyx* et *Echinocardium cordatum*.

- Le peuplement des sables fins envasés à *Abra alba*, le long des côtes et avec un envasement important devant les ports et les estuaires. Les espèces dominantes sont *Abra alba*, *Tellina fabula*, *Lanice conchilega*, *Pectinaria koreni* et *Nephtys hombergii*.

La couverture sédimentaire dans le détroit du Pas de Calais est favorable à l'établissement d'une communauté riche en espèces : le peuplement des cailloutis à épibiose sessile (Cabioch & Glaçon, 1975). Le peuplement des cailloutis a été décrit globalement et comparé aux autres peuplements de la région (Souplet *et al.*, 1980 ; Prygiel *et al.*, 1988 ; Davoult, 1990). L'épifaune sessile y est abondante et diversifiée, principalement représentée par des Spongiaires, des Cnidaires et des Bryozoaires. L'épifaune vagile, très abondante, est essentiellement constituée d'Echinodermes et de Crustacés décapodes.

Différents faciès ont été déterminés dans la structure du peuplement (Davoult, 1990) sur des critères qualitatifs en relation avec le gradient hydrodynamique sensible au sein même du peuplement :

-le faciès à *Modiolus* caractérisé par un enrichissement du substrat caillouteux en éléments fins permettant l'installation d'une endofaune annélide diversifiée,

-le faciès à fort hydrodynamisme, relativement pauvre et fortement marqué par l'intensité des courants de marée, n'est caractérisé par aucune espèce élective ou préférante, les cailloutis sont peu ensablés et l'endofaune très pauvre,

-le faciès d'atténuation du courant où coexistent des espèces endogées affines d'un sédiment ensablé et l'épifaune vagile des fonds caillouteux,

-le faciès côtier de fort hydrodynamisme caractérisé par un nombre important d'espèces électives et préférantes, l'épifaune sessile et vagile y est abondante et diversifiée alors que l'endofaune est peu représentée, le sédiment est presque entièrement constitué de cailloutis (plus de 80 % du poids total de sédiment),

-le faciès côtier d'appauvrissement caractérisé par un ensablement et un appauvrissement spécifique, abrite des espèces de fonds grossiers tolérantes vis à vis de l'ensablement,

-le faciès côtier d'envasement où l'épifaune sessile est bien représentée ainsi que quelques espèces d'affinité vasicole, l'envasement peut atteindre 4,5% de la fraction sableuse.

I.5. CHOIX DU SITE ET DE L'ESPECE

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

Dans cette zone côtière du peuplement, les caractéristiques hydrologiques sont fortement marquées par la proximité de la côte (masse d'eau chargée en particules organiques ; Quisthoudt, 1987). Les organismes suspensivores y sont abondants. Un suivi annuel quantitatif de la macrofaune globale (Migné, 1992 ; Migné & Davoult, 1995) met en évidence une dominance du peuplement par trois espèces : l'ophiure, *Ophiothrix fragilis* ($184,5 \pm 77,0 \text{ g.m}^{-2}$ en moyenne) et les cnidaires, *Urticina felina* ($81,3 \pm 23,2 \text{ g.m}^{-2}$) et *Alcyonium digitatum* ($11,5 \pm 4,4 \text{ g.m}^{-2}$). Ces trois espèces représentent plus de 97 % de la biomasse globale (de 155 g.m^{-2} en février à 425 g.m^{-2} en juin) quelle que soit la période de prélèvement. *Ophiothrix fragilis* est donc l'espèce dominante du peuplement. Sa densité varie de 1000 à 2000 ind.m⁻² (Davoult, 1989) et elle représente $62 \pm 12 \%$ de la biomasse totale (poids sec libre de cendre) qui est de $281 \pm 86 \text{ g.m}^{-2}$ (Migné & Davoult, 1997a). L'aire d'extension d'*Ophiothrix fragilis* est approximativement de 600 km² dans le détroit du Pas de Calais et 5400 km² en Manche orientale (Sanvicente-Anorve, 1995). Par sa densité et son mode de nutrition suspensivore, *Ophiothrix fragilis* joue un rôle important dans le couplage entre les systèmes benthiques et pélagiques (Migné, 1996). Ces zones de fortes densités peuvent être considérées comme des sources de dioxyde de carbone (Davoult *et al.*, 1998). Cette espèce pourrait également jouer un rôle en tant que régulateur de l'eutrophisation puisque sa nourriture apparaît essentiellement constituée de sources allochtones.

CHAPITRE II

MATERIELS ET METHODES

CHAPITRE II MATERIELS ET METHODES

II.1. ECHANTILLONNAGE

II.1.1. Localisation des stations de prélèvements

La station de référence (nommée stations 6 ou B selon les études) des missions BENGRI (BENthos GRIs-nez) est échantillonnée depuis 1985 (Davout, 1988) dans le cadre de l'étude du peuplement des cailloutis à épibiose sessile du détroit du Pas de Calais. Ses coordonnées exactes sont 50°55'800 N ; 1°34'720 E. Elle se situe au large du cap Gris-Nez, sur l'isobathe des 30 m, au niveau des plus fortes densités d'individus observées dans la population d'*Ophiothrix fragilis*. D'autres stations ont été nécessaires dans cette étude du peuplement, notamment pour les études concernant la distribution horizontale des larves ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*. Ces stations supplémentaires sont positionnées le long d'une radiale perpendiculaire à la côte et sont distantes les unes des autres de 0,3 mille. Elles sont soit côtières hors de la population d'ophiures (stations 2, 3), soit côtières à la limite de la population d'ophiures (stations 4, 5), soit plus au large à la limite de la population d'ophiures (stations 7, 8), soit au large hors de la population d'ophiures (stations 9, 10). Leurs coordonnées respectives sont :

Stations :	Coordonnées :
2	50°55'000 N - 1°36'190 E
3	50°55'815 N - 1°35'829 E
4	50°55'380 N - 1°35'475 E
5	50°55'591 N - 1°35'110 E
7	50°55'999 N - 1°34'361 E
8	50°56'200 N - 1°33'990 E
9	50°56'395 N - 1°33'637 E
10	50°56'580 N - 1°33'285 E

Dans le cadre de l'étude de la variabilité spatio-temporelle de la maturation gonadique chez *Ophiothrix fragilis*, un second site d'étude a été échantillonné en Manche occidentale, au large de Roscoff, au lieu-dit *Toul al singed* (*Trou aux singes* : les ophiures étant familièrement appelées singes par les pêcheurs locaux) (48°48' N - 3°58' W). Le site de Roscoff est caractérisé par de fortes amplitudes de marée, une masse d'eau homogène tout au long de l'année, un apport modéré de nutriments (Sournia *et al.*, 1987). Les fonds sont principalement caillouteux (70 à 100% de cailloutis ; Cabioch, 1968) et les conditions environnementales (forts courants ; sédiments grossiers) apparaissent favorables au développement de populations denses

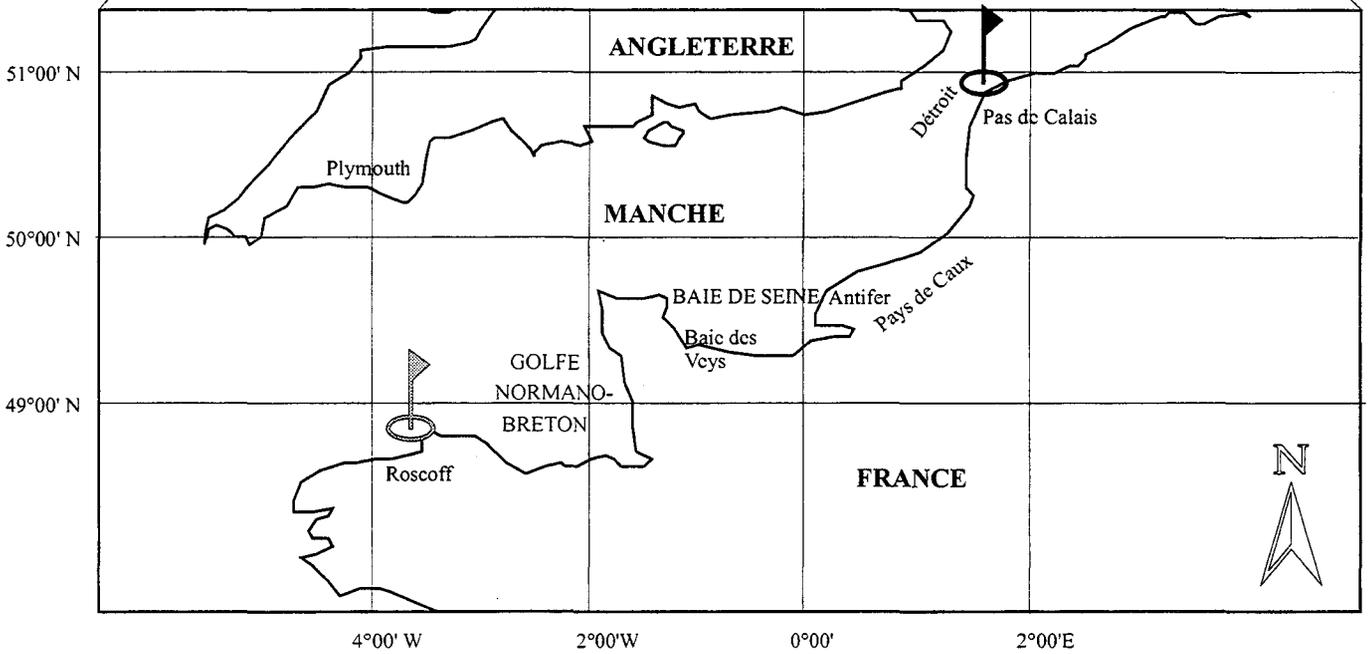
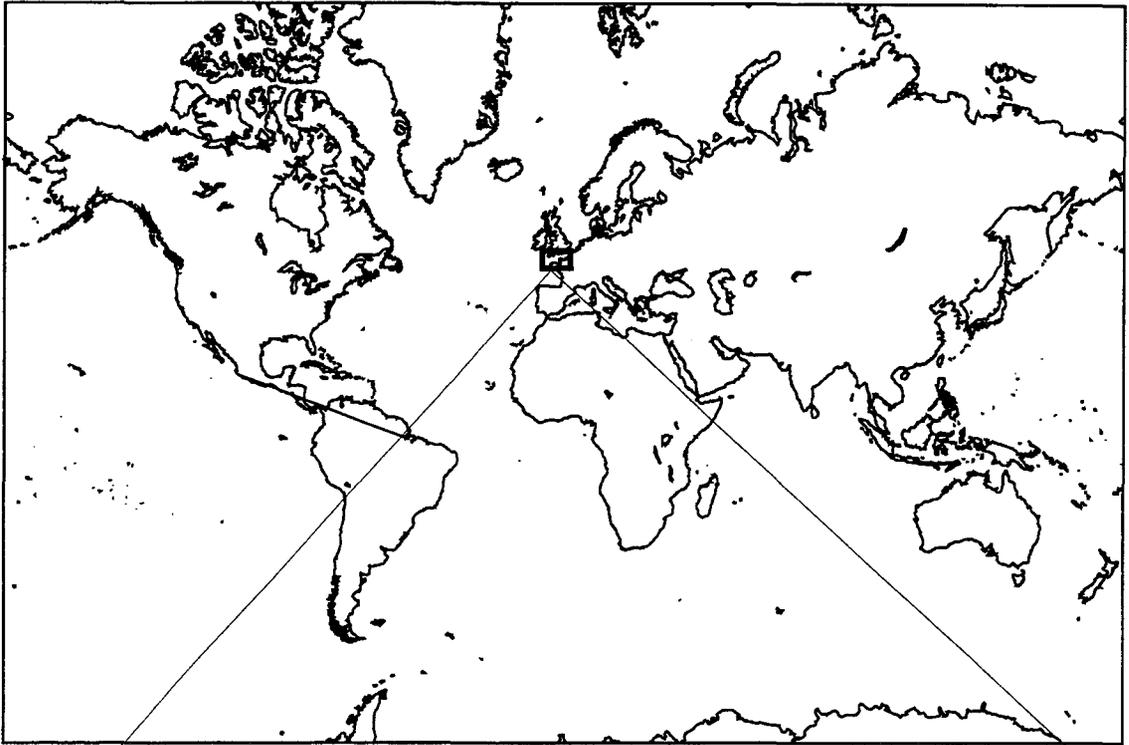


Figure 16 : Localisation des zones d'étude :
Large du cap Gris-Nez (Déroit du Pas de Calais)
Large de Roscoff (Finistère)

d'*Ophiothrix fragilis* (Vevers, 1952 ; Holme, 1966 ; Cabioch, 1968 ; Warner, 1971 ; Allain, 1974 ; Gentil, 1976).

II.1.2. Prélèvements en mer, sélection et conservation des organismes au laboratoire

II.1.2.1. Adultes

II.1.2.1.1. Prélèvements en mer

Les adultes (et éventuellement les juvéniles) ont été prélevés à la drague Rallier du Baty au niveau de la station de référence. Le calendrier des sorties est fourni en annexe 2. Cette drague a une ouverture circulaire de 40 à 50 cm de diamètre et une contenance de 40 à 50 l. Ce type de drague est couramment utilisé sur ce type de fond (Cabioch & Glaçon, 1975). Les individus dragués sont ramenés vivants au laboratoire, puis stockés dans des aquariums alimentés de façon continue en eau de mer.

II.1.2.1.2. Sélection des individus

Seuls les individus intacts ont été utilisés. En effet, il est reconnu chez les ophiures (Pomory, 1997) que des individus ayant subi un traumatisme (amputation, autotomie, quelqu'en soit la raison) sont susceptibles de modifier leur schéma classique d'attribution d'énergie lors de la croissance somatique et/ou germinale. Les individus nécessaires aux expérimentations sont mesurés sous loupe binoculaire (précision : 0,05 mm) grâce à la technique de mesure du diamètre de disque proposée par Guille (1964), c'est à dire "la distance comprise entre l'extrémité distale des boucliers radiaux d'une même paire et le milieu de la ligne joignant la base de deux boucliers voisins de deux paires différentes". Bien qu'imparfaite, car le diamètre du disque peut varier selon l'état de développement des gonades, cette mesure a été retenue, car elle est l'une des plus couramment utilisées chez les ophiures (Ursin, 1960 ; Allain, 1974 ; Muus, 1981 ; O'Connor *et al.*, 1983 ; Davoult *et al.*, 1990a ; Bourgoïn *et al.*, 1991). Le diamètre oral, recommandé comme mesure parallèle dans le cadre du programme Cost 47 (O'Connor *et al.*, 1982 et 1983), évite ce biais mais évolue trop faiblement (Bourgoïn & Guillou, 1988).

II.1.2.1.3. Conservation des ophiures au laboratoire

Les individus issus des différentes techniques de prélèvements benthiques ont été stockés dans des aquariums de 50 litres alimentés de façon continue en eau de mer. Ce système permet

leur maintien en bon état physiologique par l'élimination des déchets, l'oxygénation de l'eau et l'apport d'un minimum de nourriture (l'eau de mer n'est filtrée que grossièrement avant d'être déversée dans les aquariums).

Afin de compléter la ration alimentaire des ophiures, des cultures monospécifiques d'algues unicellulaires ont été mises en place. La souche utilisée est *Skeletonema costatum*, espèce couramment retrouvée dans les contenus stomacaux des ophiures (Warner & Woodley, 1975) et déjà utilisée expérimentalement comme aliment de l'espèce (Roushdy & Hansen, 1961). *Skeletonema costatum* est une diatomée de petite taille (axe apical : 8 à 15 μm , axe pervalvaire : 4 à 12 μm) ayant tendance à former des colonies, les cellules étant alors réunies entre elles par des ponts siliceux très fins (Ricard, 1987).

Le volume des cultures est d'environ 4 litres. L'eau de mer utilisée est préalablement filtrée à 0,2 μm . Chaque culture possède un système d'oxygénation empêchant la sédimentation des algues et permettant un apport de dioxyde de carbone qui évite l'augmentation du pH de la culture. En effet, le développement de la culture provoque une augmentation du pH de 7,5 à 9 qui limite la croissance. L'ensemble des cultures est soumis à un éclaircissement saturant de photopériode 12h/12h. La température des cultures n'est pas contrôlée (l'optimum de croissance se fait entre 18 et 22 °C). Un apport trihebdomadaire de solution nutritive à base de vitamines, sels, silice et traces métalliques est nécessaire (Barnabé, 1989). Les cultures sont repiquées régulièrement pour maintenir la population algale en phase exponentielle de croissance (phase de latence < 24 h, phase de croissance exponentielle de 3 à 7 jours, phase stationnaire de plusieurs semaines puis phase létale) (Barnabé, 1989).

II.1.2.2. Larves

II.1.2.2.1. *Prélèvements au filet à plancton*

Afin de suivre l'évolution spatiale et temporelle de l'abondance des ophioplutei et des groupes zooplanctoniques associés, des traits verticaux de plancton ont été réalisés à l'aide de filet WP2 de 200 μm de vide de maille et de 0,25 m² d'ouverture circulaire. Les échantillons ainsi recueillis sont immédiatement formolés (formol 5 % neutralisé) puis conditionnés dans des piluliers référencés. Les dates de prélèvements ainsi que les stations échantillonnées sont données en annexe 2 et correspondent au suivi de l'abondance larvaire dans le détroit du Pas de Calais en 1995 et 1996, au large de Roscoff en 1996 et lors des missions dites Radiales en 1997 et 1998.

II.1.2.2.2. *Prélèvements à la pompe*

Les systèmes de pompage sont couramment utilisés dans les études de la distribution verticale de différents groupes zooplanctoniques et leur efficacité a été prouvée (Miller & Judkins, 1981 ; Mackas & Owen, 1982 ; Mohlenberg, 1987 ; Tremblay & Sinclair, 1990 ;

Thiébaud *et al.*, 1992 et 1996). Un tel système a donc été mis en oeuvre lors de la caractérisation de la distribution verticale des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* dans le but d'étudier le type de déplacement (passif ou actif) et le type de migrations de l'espèce (nycthémerales, tidales, ontogéniques). Des séries de prélèvements sur deux cycles de marée au moins ont été réalisées sur toute la colonne d'eau et dans différentes conditions de marée, de grande morte-eau à grande vive-eau. Les périodes et les conditions de prélèvement, dites en Point Fixe, figurent dans le tableau 2.

Tableau 2 : Dates et conditions de prélèvement lors des missions en Point Fixe au large du Cap Gris-Nez.

Dates	Conditions de marée	Durée de la mission
23-24/06/97	Vive-eau (coefficients : 96/95-93/91)	23 h
29-30/06/97	Marée moyenne (coefficients : 61-61/62)	25,5 h
19-20/08/97	Grande vive-eau (coefficients : 108/111-113/113)	24 h
31/08-01/09/98	Grande morte-eau (coefficients : 34/34-36)	29 h

Les séries de prélèvement ont été réalisées toutes les 90 minutes avec un pas de 4 m depuis le fond jusque sous la surface à l'aide d'une pompe submersible (débit 300 l.min⁻¹) reliée d'un côté à un tuyau de 5 cm de diamètre, de l'autre à un système de filtration du zooplancton (filet de vide de maille 80 µm). L'ensemble du système est lesté à 500 kg afin d'avoir un profil le plus vertical possible quelles que soient les conditions de courant. Chaque échantillon de 1,5 m³ (prélèvement de 5 minutes à chaque profondeur) est donc filtré sur une maille de 80 µm avant d'être formolé (formol 5% neutralisé) puis conditionné en piluliers référencés.

Les résultats peuvent être exprimés en ind.m⁻² ou en ind.m⁻³. Dans le premier cas, le résultat exprime le potentiel de sédentarisation des ophioplutei sur le site ; chaque échantillon est considéré comme représentatif d'une fraction de la colonne d'eau de 4 m de haut, ce qui permet d'estimer, par discrétisation, l'abondance larvaire totale par mètre carré. Dans le second cas, l'expression est utilisée pour des espèces reconnues comme étant réparties de façon uniforme depuis le fond jusqu'à la surface (Brylinski, 1986). Cependant, étant donné la nature benthopélagique du cycle de vie de l'espèce et face aux connaissances limitées quant à la distribution verticale des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* lors de la mise en place de cette étude, l'option ind.m⁻² sera retenue dans la plupart des cas.

II.1.2.3. Juveniles

II.1.2.3.1. *Prélèvements*

Les juvéniles sont prélevés à la station de référence, en même temps que les géniteurs, à la drague Rallier du Baty. Ces prélèvements seront nécessaires pour la caractérisation morphologique des juvéniles, la compréhension des mécanismes de recrutement benthique, l'estimation des stocks de jeunes recrues, l'étude de leur comportement après sédentarisation. Tous les adultes sont examinés au niveau du disque, des bras ou des bourses : parties reconnues comme susceptibles de présenter des juvéniles (McBride, 1907 ; Smith, 1940 ; Warner, 1971).

II.1.2.3.2. *Caractérisation biométrique*

Les juvéniles sont mesurés selon la technique proposée par Guille (1964). La longueur des bras et le nombre d'articles par bras sont également déterminés.

II.1.2.4. Autres groupes zooplanctoniques

Lors des différentes missions destinées à la caractérisation de la répartition horizontale et verticale des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* à l'échelle de l'année ou du cycle de marée, les échantillons recueillis à l'aide de filet à plancton de type WP2 (vide de maille : 200 μm) ou du système de pompage ont permis d'apprécier la part des autres planctontes dans les échantillons.

Pour des raisons de durée de dépouillements, un choix a dû être opéré *a priori* sur les échantillons à observer. Ce choix a porté sur les échantillons de la station de référence lors des missions du 4 et 26/04/96, du 28/05/96, du 18/06/96 et du 23/10/96 dans le but de caractériser la présence des différents groupes zooplanctoniques avant, pendant et après la période de présence des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* dans la masse d'eau. Lors des missions en point fixe au large du cap Gris-Nez, seule une série de prélèvements sur deux (pompage fond-surface toutes les 2 x 90 minutes) et les échantillons proches du fond et de sub-surface ont été observés. Lors des radiales, les échantillons des stations impaires ont été sélectionnés.

Le tableau 3 regroupe les planctontes observés. La détermination a été effectuée jusqu'au niveau indiqué dans ce tableau. Les copépodes non référencés dans ce tableau sont regroupés sous la dénomination "autres copépodes" sur les figures. Les larves de crustacés n'appartenant pas aux ordres des cirripèdes, des décapodes et des amphipodes sont nommées "nauplii".

Tableau 3 : Planctontes observés dans les échantillons des mission en Point Fixe toutes dates confondues.

<u>Embranchement</u> :	<u>Classe</u> :	<u>Ordre</u> :	<u>Genre et espèce</u> :
Echinodermes			
Annélides			
Mollusques			
Arthropodes → Crustacés → Amphipodes			
Décapodes			
Cirripédes			
Harpacticoïdes			
Copépodes → <i>Acartia clausi</i>			
<i>Centropages hamatus</i>			
<i>Euterpina acutifrons</i>			
<i>Paracalanus parvus</i>			
<i>Pseudocalanus elongatus</i>			
<i>Temora longicornis</i>			
Urocordés → Appendiculaires → <i>Oikopleura dioica</i>			

II.1.3. Variables hydrologiques et physiques

Les missions concernées par l'acquisition de ces différentes variables sont reprises en annexe 2.

II.1.3.1. Profils de sonde C.T.D.

Afin de caractériser la structure de la masse d'eau, un profil vertical de température, salinité, densité est obtenu à l'aide d'une sonde C.T.D. (Seabird SBE 19 ou 25) couplé à un fluorimètre (Sea Tech). La salinité est exprimée en p.s.u. (Practical Salinity Unit), la densité est exprimée sous la forme du sigma-t en kg.m^{-3} ($=(\rho-1).1000$, avec ρ la densité), la température en degré Celsius et la fluorescence *in vivo* (indicateur partiel de la biomasse phytoplanctonique) en unité arbitraire. L'acquisition des données se fait lors de la descente de la sonde à une vitesse de 1 m.s^{-1} (1 acquisition toutes les demi-secondes).

II.1.3.2. Profileur de courant A.D.C.P. (Acoustic Doppler Current Profiler)

Lors des missions en point fixe (Annexe 2), un courantomètre A.D.C.P. (Acoustic Doppler Current Profiler) (Sontek - Fréquence 1,5 Mhz - Précisions : $\pm 0,5 \text{ cm.s}^{-1}$; $\pm 3^\circ$) a été utilisé afin de mesurer la vitesse et la direction des courants. Le pas d'acquisition des données a

été fixé à 5 minutes. Suite à un problème d'ordre technique, les données de direction se sont avérées être inutilisables et les données de vitesse ne sont fiables que jusqu'à une profondeur variant entre 10 et 15 m selon les missions.

II.1.3.3. Données météorologiques

La direction et la vitesse du vent, ainsi que les conditions climatiques générales (notamment la température de l'air) au cours des missions sont extraites des tableaux climatologiques mensuels établis par Météo France au sémaphore de Boulogne sur Mer.

McKenzie & Legget (1993) ont démontré que la vitesse du vent est l'une des variables les plus importantes à mesurer et à reporter dans les études sur la biologie du plancton. L'action du vent rend difficile l'identification et la mise en évidence de l'influence d'autres facteurs hydrologiques ou biologiques. Il est ainsi nécessaire d'estimer l'effet du vent sur le mélange vertical des masses d'eau, ce qui se fait par le calcul du taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente du vent (ϵ) selon l'équation suivante (McKenzie & Legget, 1993) :

$$\epsilon = 5,82 \cdot 10^{-6} \cdot w^3 \cdot h^{-1}$$

avec w la vitesse du vent ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) et h la profondeur (m).

Les valeurs caractéristiques des milieux côtiers varient entre 1 et $10^{-3} \text{ W}\cdot\text{m}^{-3}$. Lagadeuc *et al.* (1997) ont mis en évidence une homogénéisation progressive de la colonne d'eau d'une vingtaine de mètres d'épaisseur pour un ϵ de $1,88 \cdot 10^{-4} \text{ W}\cdot\text{m}^{-3}$. McKenzie & Legget (1993) ont conclu à une action dominante du vent ($6 < \text{vitesse} < 7 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) comme source de turbulence sur des sites d'une trentaine de mètres de profondeur avec des valeurs de ϵ comprises entre $1,2 \cdot 10^{-4}$ et $3,9 \cdot 10^{-5} \text{ W}\cdot\text{m}^{-3}$.

II.1.4. Variables hydrologiques complémentaires

Les missions concernées par l'acquisition de ces différentes variables sont reprises en annexe 2.

II.1.4.1. Biomasse phytoplanctonique

Lors des prélèvements d'eau à la bouteille Niskin, une fraction est réservée à l'estimation de la biomasse phytoplanctonique, mesurée indirectement par la teneur en chlorophylle *a* de l'échantillon d'eau de mer. Chaque échantillon est filtré sur filtre Whatman GF/C 45 mm, stocké à l'obscurité puis congelé jusqu'au moment de l'analyse. Le dosage se fait par spectrophotométrie après extraction de la chlorophylle *a* dans de l'acétone, selon la méthode préconisée par la Scor-Unesco (1966) : les échantillons sont broyés dans de l'acétone puis laissés au froid pendant 2 h (adaptation de Brunet *et al.*, 1992). L'échantillon est alors

centrifugé à 4000 rpm pendant 15 minutes. Le surnageant contenant le pigment chlorophyllien est prélevé, mis en cuve de 1 cm de trajet optique et lu au spectrophotomètre (Uvikon 940) à 4 longueurs d'ondes : 750, 663, 645 et 630 nm. La concentration en chlorophylle *a* est obtenue grâce à la formule suivante :

$$C = v \cdot \frac{11,64.(DO_{750} - DO_{663}) - 2,16.(DO_{750} - DO_{645}) + 0,10.(DO_{750} - DO_{630})}{V}$$

avec : C : concentration en chlorophylle *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$.

v : volume d'acétone nécessaire à l'extraction en ml.

V : volume de l'échantillon en litre.

DO_x : Densité optique à la longueur d'onde x.

II.1.4.2. Analyse élémentaire

Les contenus en carbone et en azote ont été déterminés dans les gonades, chez les ophioplutei et les juvéniles d'*Ophiothrix fragilis*.

Les contenus en carbone et en azote des matières en suspension dans l'eau de mer ont également été déterminés.

II.1.4.2.1. *Préparations des gonades d'Ophiothrix fragilis*

Afin d'éviter toute contamination d'origine organique, les filtres Whatman sont préalablement passés au four (400 °C pendant 4 h). Le matériel (pinces, ciseaux, ..) est passé dans un bain d'acétone après élimination de toute trace organique par le tétrachlorure de carbone. Après dissection et sélection des individus d'une classe de taille déterminée selon la technique proposée par Guille (1964), 4 gonades (les 6 restantes sont utilisées dans le calcul du rapport gonado-somatique) sont déposées sur les filtres Whatman GF/C 47 ou 25 mm. Les masses étant très faibles, les pesées nécessitent une balance de grande précision ($\pm 0,1 \mu\text{g}$). Ces filtres pourront être congelés, puis séchés à l'étuve avant l'analyse (48 h à 60 °C). Les poids de chaque filtre vierge, de chaque filtre avec échantillon sont connus afin de déterminer par soustraction la quantité de carbone et d'azote dans l'échantillon.

II.1.4.2.2. *Préparations des échantillons de matière en suspension*

Des échantillons d'eau de mer sont recueillis au fond et en surface grâce à des bouteilles Niskin ou par l'intermédiaire d'une sortie spéciale sur le système de pompage. Les filtrations (1 litre) sont effectuées à bord immédiatement après le prélèvement. Les filtres sont rincés à l'eau

distillée afin d'éliminer les cristaux de sels pour éviter les surestimations de la quantité de matières en suspension. Ces filtres sont congelés jusqu'au moment de l'analyse, puis seront séchés (48 h à 60 °C). Les poids de chaque filtre vierge et de chaque filtre avec échantillon sont connus afin de déterminer par soustraction la quantité de carbone et d'azote dans l'échantillon. Les mêmes précautions sont prises en ce qui concerne la contamination d'origine organique.

II.2. METHODES D'ANALYSES

II.2.1. Rapport Gonado-Somatique (R.G.S.)

Certains problèmes en biologie de la reproduction peuvent être appréhendés par l'étude de la quantité et des taux de production gonadique. L'évolution des cycles gonadiques, la synchronisation intra- ou inter-population(s), la quantité de gamètes produits à différents moments en différents endroits ont été étudiées grâce à la méthode des indices gonadiques. L'indice gonadique (indice gonado-somatique ou rapport gonado-somatique) est couramment employé dans les études des cycles de reproduction des Echinodermes (Holothurides : Sewell & Bergquist, 1990 - Echinides : Chiu, 1988 ; Byrne, 1990 ; Keogh & Mladenov, 1993 - Astérides : Lawrence, 1973 ; Barker & Xu, 1991 - Ophiurides : Patent, 1969 ; Hendler & Tyler, 1986 ; Bourgoïn *et al.*, 1991 ; Selvakumaraswamy & Byrne, 1995). Il est défini comme le rapport du poids des gonades sur le poids total de l'individu (poids somatique + poids gonadique). Afin de limiter les variations liées à la forte teneur en eau des gonades d'*Ophiothrix fragilis* ($\approx 80\%$; cette étude), les rapports sont calculés sur des mg de poids secs (séchage à l'étuve à 60 °C pendant 48 h). Cet indice fournit une mesure du déroulement de la maturation gonadique en éliminant la variabilité liée à la taille de l'organisme étudié. Il permet de considérer une mesure approximative de l'énergie dépensée pour la reproduction, ce qui peut être important dans la formulation des bilans énergétiques concernant l'équilibre entre la production de l'organisme et sa consommation.

II.2.2. Dosages biochimiques

Les études concernant les schémas de nutrition et de reproduction de certains Echinodermes, la plupart du temps des espèces commerciales, font appel à des caractérisations des cycles et des échanges d'énergie par des évolutions des constituants principaux du corps (Greenfield *et al.*, 1958 ; Lawrence, 1973 ; Barker & Xu, 1991 ; Himmelman *et al.*, 1997). Ceci est permis par la subdivision de l'organisme en différentes parties susceptibles de stocker ou de produire de l'énergie, comme préconisé dès 1966 par Giese. De la même manière, le cycle de reproduction d'*Ophiothrix fragilis* devrait pouvoir être caractérisé par des changements dans la composition chimique de ses gonades.

II.2.2.1. Dosage des protéines

Les protéines ont été dosées selon la technique de Bradford (1976). Il s'agit d'une réaction colorimétrique d'une solution de protéines en présence d'un réactif à base d'alcool et d'acide phosphorique. La lecture se fait au spectrophotomètre (modèle Uvikon 940 - Kontron Instrument) à 595 nm. Tous les dosages sont faits en référence à un blanc de réactif et les concentrations sont obtenues par l'intermédiaire d'une gamme établie à partir d'une solution mère de sérumalbumine bovine (Annexe 3).

II.2.2.2. Dosage des glucides

La méthode employée est extraite de différents travaux synthétisés par Parsons *et al.* (1984). Les glucides particuliers totaux d'un échantillon sont dosés par spectrophotométrie (spectrophotomètre modèle Uvikon 940 - Kontron Instrument) à 625 nm grâce au réactif anthrone. La détermination consiste en une mesure des chromophores bleus-verts des dérivés furfural, produits de dégradation des glucides lorsqu'ils sont combinés avec des composés aromatiques (anthrone). Tous les dosages se font en référence à un blanc de réactif et les concentrations sont obtenues par l'intermédiaire d'une gamme établie à partir d'une solution mère de glucose (Annexe 3).

II.2.2.3. Dosage des lipides

Les lipides sont une des grandes classes de composés organiques produits par tous les organismes. Leur propriété est d'être très peu solubles dans l'eau. Aussi peuvent-ils être extraits au moyen de solvants organiques non polaires tels que le chloroforme.

La méthode décrite est une application de la technique utilisée par Pande *et al.* (1963). Le principe impliqué est une oxydation des lipides avec de l'acide dichromique. Un traitement de l'échantillon est effectué grâce à un mélange de solvants organiques selon la méthode de Bligh & Dyer (1959) modifié par Jeffries (1969 *in* Parsons *et al.*, 1984). Le dosage est réalisé par spectrophotométrie (spectrophotomètre modèle Uvikon 940 - Kontron Instrument) à 440 nm, en référence à un blanc de réactif. Les concentrations sont obtenues par l'intermédiaire d'une gamme préparée avec de l'acide stéarique (Annexe 3).

II.2.2.4. Dosage des phospholipides

Selon leurs propriétés physiques liées à leur polarité, les lipides peuvent être classés en deux catégories :

-les lipides neutres qui correspondent aux acides gras et stérols libres, aux hydrocarbures, aux esters de stérol, aux cires (esters d'acides gras et d'alcool gras), et aux mono, di ou

triglycérides constitués d'esters du glycérol et de 1, 2 ou 3 acides gras. Ceux-ci constituent avec les hydrates de carbone, la forme la plus importante de stockage de l'énergie chimique.

-les lipides polaires qui se trouvent principalement dans les structures membranaires des cellules et assurent ainsi de multiples rôles : récepteur, transmetteur, modificateur des propriétés intra et extra-cellulaire. Ils correspondent majoritairement aux phospholipides qui sont constitués par une molécule de glycérol dont les deux premières fonctions hydroxyles sont estérifiées à deux molécules d'acides gras, la troisième étant associée à un groupement phosphate. D'autres catégories de lipides sont également présents : c'est le cas des glycolipides, des lipoprotéines, des pigments chlorophylliens et caroténoïdiens ...

La méthode employée s'inspire des travaux de Quéméneur (1992). La séparation des lipides neutres - lipides polaires peut être réalisée sur colonnes ouvertes remplies de gel de silice. L'extrait lipidique est dissous dans un mélange chloroforme/méthanol qui est ensuite déposé en tête de colonne. La fraction contenant les lipides neutres est éluée avec le mélange chloroforme / méthanol et la fraction contenant les lipides polaires est éluée par du méthanol. Chaque fraction est ensuite évaporée, puis pesée (Annexe 3).

Les analyses ont été réalisées dans l'équipe de chimie de l'Université des Sciences et Technologies de Lille I avec la collaboration de L. Bodineau (Maître de Conférence).

II.2.3. Analyse élémentaire en carbone et en azote

L'analyseur CHN (Carlo Erba 1106 lors des analyses des gonades d'*Ophiothrix fragilis* ou NA2100 Protein CE instrument pour les analyses des échantillons d'eau des missions en point fixe ou le long de la radiale en 1997/98) permet une analyse fine et précise de la quantité de carbone et d'azote (éventuellement de l'hydrogène) par la combustion du matériel organique (en présence d'un oxydant) suivie d'une chromatographie en phase gazeuse.

Elle comprend trois étapes : oxydation, réduction et chromatographie.

Les échantillons sont pesés dans des capsules en métal oxydable (étain), puis déposés dans un échantillonneur afin d'être injectés dans un réacteur à combustion (tube de quartz chauffé à 1020 ± 10 °C et traversé par un courant d'hélium). Au moment de l'introduction de l'échantillon, le gaz vecteur (hélium) est enrichi en oxygène pur, provoquant la formation d'un flash de combustion déclenché par l'oxydation de la capsule métallique. Une oxydation complète des gaz de combustion en dioxyde de carbone, oxyde d'azote, oxygène et vapeur d'eau est obtenue par passage de ces gaz dans la section catalytique du réacteur ; l'oxyde de chrome jouant le rôle de catalyseur. Le mélange de gaz formé circule alors dans un second réacteur (four de réduction à 650 ± 20 °C) qui contient de la limaille de cuivre et du quartz, permettant la réduction de l'oxyde d'azote et l'élimination de l'oxygène excédentaire. Le mélange gazeux azote - eau - dioxyde de carbone est enfin séparé en chromatographie à une température de 100 ± 2 °C. Un détecteur de conductivité thermique, étalonné par une substance

standard (acétanilide) de teneurs en carbone et en azote connues, produit alors un signal électrique proportionnel à la composition en chaque élément de l'échantillon. Ce signal est reçu par un intégrateur qui mesure la surface des pics correspondant à chaque élément en unités arbitraires. Grâce à un coefficient K (K_c pour le carbone, K_n pour l'azote), ces surfaces sont transformées en pourcentage de carbone et d'azote.

Afin d'obtenir le carbone organique uniquement, il est possible de décarbonater les échantillons par passage sous vapeurs d'acide chlorhydrique pendant 30 minutes (cette opération élimine le carbone minéral) avant de procéder à l'analyse élémentaire. La quantité de carbone organique est obtenue par soustraction entre le résultat de l'analyse classique et celui de la présente analyse.

II.2.4. Méthode de comptage du zooplancton

Le dénombrement des organismes des différents groupes zooplanctoniques obtenus après prélèvements au filet WP2 ou grâce au système de pompage se fait sur la totalité de l'échantillon si possible. Au delà d'une certaine concentration en individus, un sous-échantillonnage s'avère nécessaire et le dénombrement se fait selon la technique préconisée par Frontier (1972). Le comptage est effectué sous binoculaire en cuve de Dolffus.

Les larves ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* ont été déterminées en référence aux travaux de McBride (1907), à l'ouvrage de Newell & Newell (1963) et de Todd *et al.* (1996).

Les autres groupes zooplanctoniques ont été déterminés principalement grâce à l'ouvrage de Newell & Newell (1963).

II.2.5. Etude biométrique des ophioplutei

Dans le cadre de l'étude biométrique des ophioplutei, deux variables ont été considérées :

-la longueur du corps

-la longueur du "bras", qui est en fait la mesure de la longueur de la baguette somatique et de la baguette du bras postéro-latéral.

Ces variables sont couramment utilisées dans les études biométriques des larves d'Echinodermes (Pedrotti, 1993 ; Fenaux *et al.*, 1994). De plus, le bras postéro-latéral est le premier à apparaître et le dernier à disparaître au cours du développement larvaire d'*Ophiothrix fragilis* (McBride, 1907).

Ces variables, exprimées en mm, ont été acquises grâce à un système d'analyse d'image (système Optimas Imasys 4.02). La précision de la mesure est de 10^{-3} mm.

II.3. TRAITEMENTS DES DONNEES

II.3.1. Analyse de variance (ANOVA)

L'analyse de variance permet l'analyse des sources de variations d'un ensemble de données en comparant les moyennes de plus de deux échantillons indépendants. La dispersion totale de l'ensemble des données est partagée en composantes de différentes sources, à savoir : la dispersion intra-groupe et la dispersion inter-groupe (dispersion dans le sens "somme des carrés des écarts entre une série de valeurs et leurs moyennes"). L'analyse considère la probabilité de rejet de l'hypothèse nulle H_0 : équivalence de la distribution de la variabilité étudiée, c'est à dire homogénéité entre les moyennes des groupes (Scherrer, 1984).

L'application de l'ANOVA suppose l'égalité des variances et la normalité des populations d'origine. L'égalité des variances peut être vérifiée par un test de Bartlett, très sensible au non-respect de la normalité des distributions, ou mieux par un test log-ANOVA, beaucoup plus robuste aux violations des conditions de normalité. En fait, si les échantillons présentent des effectifs égaux ou du même ordre de grandeur, l'ANOVA est alors un test très robuste qui supporte de fortes hétérogénéités de variances. Le défaut de normalité des populations n'affecte pas les résultats du test dans la mesure où l'asymétrie et la kurtose ne s'écartent pas trop de 0 et de 3, respectivement (Scherrer, 1984).

II.3.2. Test de comparaison multiple

L'ANOVA à un critère de classification constitue la première étape d'une étude portant sur la comparaison de moyennes de plus de deux échantillons indépendants. Si cette analyse conduit au rejet de l'hypothèse nulle, on ne peut conclure que toutes les moyennes diffèrent les unes des autres puisque l'hypothèse alternative déclare seulement qu'il existe au moins une hétérogénéité au sein des k moyennes. La deuxième étape de l'étude consistera donc à chercher les moyennes qui diffèrent significativement les unes des autres. Un tel problème ne peut être résolu par le test t de Student, d'où l'utilisation du test HSD (Honestly Significant Difference) de Tukey. Dans ce test, on considère tour à tour toutes les comparaisons possibles entre les moyennes prises deux à deux et l'on se pose chaque fois la question suivante : si le plus grand écart existant entre les k moyennes était celui que l'on considère présentement, cet écart serait-il trop grand pour être attribuable aux fluctuations d'échantillonnage ? Cette façon de procéder permet de contrôler l'erreur α qui correspond à la probabilité de rejeter à tort l'hypothèse d'égalité de toutes les moyennes, ou encore la probabilité d'accepter au moins une fois, au cours de la série de tests de l'étendue de Student, l'hypothèse d'inégalité de deux moyennes alors qu'elle devrait être refusée (Scherrer, 1984).

L'ensemble des ANOVA et des tests de comparaisons multiples ont été réalisés à l'aide du logiciel SYSTAT 5.2.1.

II.3.3. Régression linéaire

Afin de résumer les relations existant entre des variables, un calcul de régression est utilisé. Ainsi, l'information relative à la liaison entre les séries statistiques est résumée en une équation et en l'estimation de quelques paramètres comme le coefficient de corrélation. La régression permet de décrire la forme de la relation liant les variables. Dans la présente étude, la régression est linéaire. Enfin, elle permet de prévoir les variations d'une variable par rapport à l'autre (Scherrer, 1984).

En morphométrie, les variables caractérisant la taille des différentes parties des organismes sont interreliées et le choix d'une variable explicative devient futile (Scherrer, 1984). Dans le cas de l'étude biométrique des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*, la longueur du bras n'explique pas plus la longueur du corps que cette longueur du corps n'explique celle du bras. Une régression utilisant l'axe majeur réduit, et non une régression prédictive de Y en X, est alors appliquée.

II.3.4. Distribution verticale des planctontes

Lors des études de la distribution verticale des ophioplutei, deux indices sont utilisés :

-La profondeur du barycentre de distribution des organismes (ZCM) :

Cette profondeur du barycentre de distribution est calculée selon Fortier & Legget (1982)

tel que :
$$ZCM = \sum p_i \cdot z_i$$

avec p_i la proportion d'individus présents dans la strate échantillonnée i et z_i la profondeur moyenne de la strate i .

-Le coefficient de variation (CV) qui permet d'estimer le degré d'agrégation des ophioplutei :

$$CV = \sigma_{(n-1)} / m$$

avec m la moyenne des abondances larvaires et $\sigma_{(n-1)}$ l'écart type.

Un CV élevé indique une forte agrégation des larves à une profondeur donnée alors qu'inversement, un faible CV indique une répartition assez homogène des larves sur la verticale.

II.3.5. Traitement des séries

L'acquisition de données ordonnées dans le temps ou dans l'espace constitue un processus à composante aléatoire, qualifié de processus stochastique. Cette notion de processus se réfère à l'évolution d'une variable écologique (variable dépendante) en fonction d'un axe indépendant, le temps ou l'espace ou une composante du temps et de l'espace (échantillonnage au cours d'un trajet). Les processus stochastiques comportent des éléments déterministes et systématiques ainsi que des éléments aléatoires : les méthodes d'analyse numérique des séries

visent à dégager les composantes déterministes et systématiques, en tenant compte du contexte probabiliste résultant de la présence de composantes aléatoires (Legendre & Legendre, 1984).

Les méthodes de traitement de séries temporelles sont nombreuses (corrélogramme, périodogramme, analyse spectrale, autocorrélation, ...) et requièrent toutes des conditions d'applications élémentaires. Tout d'abord, l'échantillonnage doit être mené de façon rigoureuse en vue de préserver la variabilité spatio-temporelle et de respecter les conditions qu'imposent les méthodes numériques elles-mêmes. Toutes les méthodes d'analyse des séries exigent que celles-ci soient constituées d'un assez grand nombre d'observations, afin que les résultats aient une valeur statistique compte tenu de la présence de fluctuations aléatoires. Les séries de données comportent souvent une tendance qu'il faudra extraire afin de rendre la série stationnaire. Pour tester la présence d'une telle tendance, la méthode du coefficient de corrélation de rang (τ) de Kendall est préconisée, puisqu'elle considère l'ensemble de la série et non seulement les différences entre valeurs voisines. Par ailleurs, si on se propose de réaliser des tests statistiques paramétriques au cours de l'analyse de la série, il faut s'assurer que les données sont bien distribuées selon la loi normale. Enfin, les observations de la série doivent être séparées par des intervalles égaux.

Dans cette étude, les fonctions d'autocorrélation et de corrélation avec retard ont été employées pour déterminer et comparer la périodicité et les différences de phase entre les différentes variables biologiques et environnementales (Legendre & Legendre, 1984). L'autocorrélation mesure la corrélation d'une série avec elle-même lorsqu'elle est progressivement décalée d'un pas de temps k . La corrélation avec retard correspond à la mesure de la corrélation entre deux séries échantillonnées simultanément qui sont successivement décalées d'un pas de temps k .

II.3.6. Indice de stratification des masses d'eau

La stratification verticale des masses d'eau est calculée en utilisant l'énergie potentielle, E_p , ($J.m^{-3}$), qui correspond à la quantité d'énergie nécessaire pour redistribuer ces masses selon un mélange vertical complet (Simpson *et al.*, 1979 ; Pond & Pickard, 1983):

$$E_p = \frac{1}{H} \int_{-H}^0 (\rho - \bar{\rho}) \cdot g \cdot z \cdot dz$$

avec : H : hauteur de la colonne d'eau (m)

ρ : densité ($kg.m^{-3}$)

$\bar{\rho}$: densité moyenne de la colonne d'eau ($kg.m^{-3}$)

g : accélération gravitationnelle ($m.s^{-2}$)

z : profondeur (m)

II.3.7. Méthode d'interpolation et de représentation graphique

Les représentations graphiques de l'évolution temporelle des paramètres physico-chimiques (température, salinité, densité et fluorescence) et biologiques (abondances zooplanctoniques, concentration en chlorophylle *a*) ont été réalisées à l'aide du logiciel SURFER (Golden Software) en utilisant la méthode de calcul de l'inverse de la distance au carré.

CHAPITRE III

BIOLOGIE ET ECOLOGIE DE L'ESPECE ETUDIEE : *OPHIOTHRIX FRAGILIS*

CHAPITRE III
BIOLOGIE ET ECOLOGIE DE L'ESPECE ETUDIEE :
OPHIOTHRIX FRAGILIS

III.1. PRESENTATION GENERALE

III.1.1. Systématique

Embranchement : Echinodermes

Classe : Ophiurides

Ordre : Ophiures

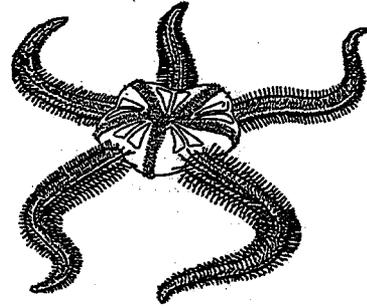
Famille : Ophiothricidés

Genre : *Ophiothrix*

Espèce : *fragilis* (Abildgaard, 1789)

Variété : pentaphyllum

Nom usuel : ophiure singe



III.1.2. Distribution

L'espèce est répertoriée en Atlantique nord-est, du Cap de Bonne Espérance au nord de la Norvège (Moyses & Tyler, 1990). Elle est signalée sur toutes les côtes françaises : Méditerranée (Guille, 1971) ; Atlantique (Glémarec, 1969) ; Manche occidentale (Cabioch, 1961 et 1968 ; Retière, 1979) ; Manche orientale (Cabioch & Glaçon, 1975 et 1977 ; Gentil, 1976) et notamment dans le détroit du Pas de Calais (Hallez, 1899 ; Holme, 1966 ; Davoult, 1988).

III.1.3. Morphologie et biométrie

L'espèce présente une grande variabilité de couleurs. Elle est formée d'un disque central, aplati dorso-ventralement, d'où rayonnent cinq bras, non ramifiés, grêles et articulés. Le diamètre du disque est d'environ 0,2 mm à la métamorphose (McBride, 1907 ; Smith, 1940 ; Davoult *et al.*, 1990a) et peut atteindre approximativement 15 mm à l'âge adulte (Koehler, 1921 ; Davoult *et al.*, 1990a). La croissance des adultes benthiques est de 1,1 mm par mois en moyenne (Davoult *et al.*, 1990a).

Différentes relations biométriques liant la taille, le poids, le contenu en carbone et en azote ont été proposées par Davoult *et al.* (1992).

III.1.4. Habitat

Ophiothrix fragilis est présente dans les zones intertidales et subtidales de fort hydrodynamisme, jusqu'à une profondeur d'environ 85 m (Koehler, 1921 ; Cabioch, 1968), sur des fonds caillouteux (Vevers, 1952 ; Holme, 1966 ; Cabioch, 1968 ; Allain, 1974 ; Davoult *et al.*, 1990b), graveleux (Gentil, 1976) ou hétérogènes envasés (Warner, 1971). L'espèce semble donc préférer des sédiments grossiers.

Les plus petits individus (diamètre du disque de 0,2 à 0,4 mm) sont signalés comme étant présents dans les bourses des adultes, entre les épines des bras ou sur la partie aborale du disque des plus grands individus (Smith, 1940 ; Warner, 1969 ; Davoult *et al.*, 1990b ; Gounin, 1993) ; ce comportement semble représenter une transition entre la phase larvaire pélagique et la phase adulte benthique.

L'espèce a un comportement grégaire et forme des bancs denses constitués de plusieurs centaines d'individus par mètre carré (Vevers, 1952 ; Cabioch, 1968 ; Gentil, 1976) et quelquefois plusieurs milliers (Brun, 1969 ; Warner, 1971 ; Broom, 1975 ; Keegan *et al.*, 1985 ; Davoult, 1988). La plupart des auteurs estime que le réseau dense formé par ces agrégats d'ophiures présente plusieurs avantages notamment du point de vue de la résistance au courant (Warner, 1969 et 1971 ; Broom, 1975 ; Keegan *et al.*, 1985), de la sédimentation des particules en suspension (la posture suspensivore des individus, *i.e.* bras dressés dans le courant, entraînant un affaiblissement local du courant ; Warner, 1969 et 1971), de la fertilisation (Warner, 1969 et 1971). En Manche orientale, les bancs sont monospécifiques (Gentil, 1976 ; Davoult, 1988), alors qu'ils sont composés à la fois d'*Ophiothrix fragilis* et d'*Ophiocomina nigra* en Manche occidentale (Gruvel & Fischer-Piette, 1939 ; Cabioch, 1968) et au large des côtes sud de la Bretagne (Glémarec, 1969).

III.1.5. Prédation, commensalisme et parasitisme

Les prédateurs potentiels d'*Ophiothrix fragilis* sont :

-la morue *Gadus morhua* (Lefranc, 1970), bien que l'ophiure ne soit pas réputée pour être sa nourriture de prédilection,

-l'anémone *Urticina felina* (Warner, 1971 ; Brun, 1969),

-les étoiles de mer *Asteria rubens* (Warner, 1971), *Luidia ciliaris* et *Luidia sarsi* (Holme, 1983 et 1984),

-les crabes *Macropipus puber* et *Cancer pagurus*. (Warner, 1971).

Cependant, l'analyse des contenus stomacaux de ces espèces montre que l'ophiure ne constitue pas la base de leur régime alimentaire. En effet, seuls des épines, des morceaux de bras toujours en faible quantité et exceptionnellement des morceaux de disque sont extraits lors de ces analyses.

En fait, *Ophiothrix fragilis* ne subit pas une grande prédation sans doute en raison de sa faible valeur nutritive (Holme, 1953).

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

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

III.2. ANATOMIE

L'organisation interne de l'ophiure est assez simple (Figure 17). La plus grande partie des viscères est concentrée au niveau du disque. Les ophiures sont des épithélioneuriens. Les systèmes péri-hémal, hémal ainsi que le coelome péri-viscéral sont impliqués dans les processus de transfert et de distribution de diverses substances, notamment nutritives, vers les différents viscères (Fergusson, 1982).

Les processus impliqués dans la respiration sont réalisés dans les bourses de l'ophiure (Smith, 1940).

La locomotion se fait grâce aux podias du système ambulacraire.

L'ophiure présente 10 gonades (2 par interradius). Les gamètes sont libérés dans le milieu extérieur par l'intermédiaire de gonoductes ciliés (1 par gonade) débouchant au niveau des fentes génitales (Smith, 1940).

III.3. REPRODUCTION, DEVELOPPEMENT ET CYCLE DE VIE

Ophiothrix fragilis est une espèce gonochorique. Les 10 gonades sont d'allure réniforme, localisées dans le coelome périviscéral. Elles sont disposées par paire au niveau des poches interradiées et étroitement accolées au sac digestif (Hendler, 1991).

Au cours de la maturation, la pigmentation gonadique caractéristique apparaît progressivement : blanche chez le mâle, rose-orangée chez la femelle. Le sexe est alors facilement déterminable à l'oeil nu, la coloration apparaissant à travers le tégument devenu très fin sous l'étirement provoqué par le gonflement gonadique.

Le sex-ratio est non significativement différent de 1 toute l'année (Davoult *et al.*, 1990a).

L'évolution gonadique chez *Ophiothrix fragilis* suit le schéma habituel rencontré chez les ophiures (Fenaux, 1972 ; Tyler, 1977). Elle peut être découpée arbitrairement en cinq stades successifs (Patent, 1969 ; Gounin & Richard, 1992) :

Stade I	phase initiale de développement gonadique
Stade II	début d'accroissement gonadique
Stade III	phase de prématuration

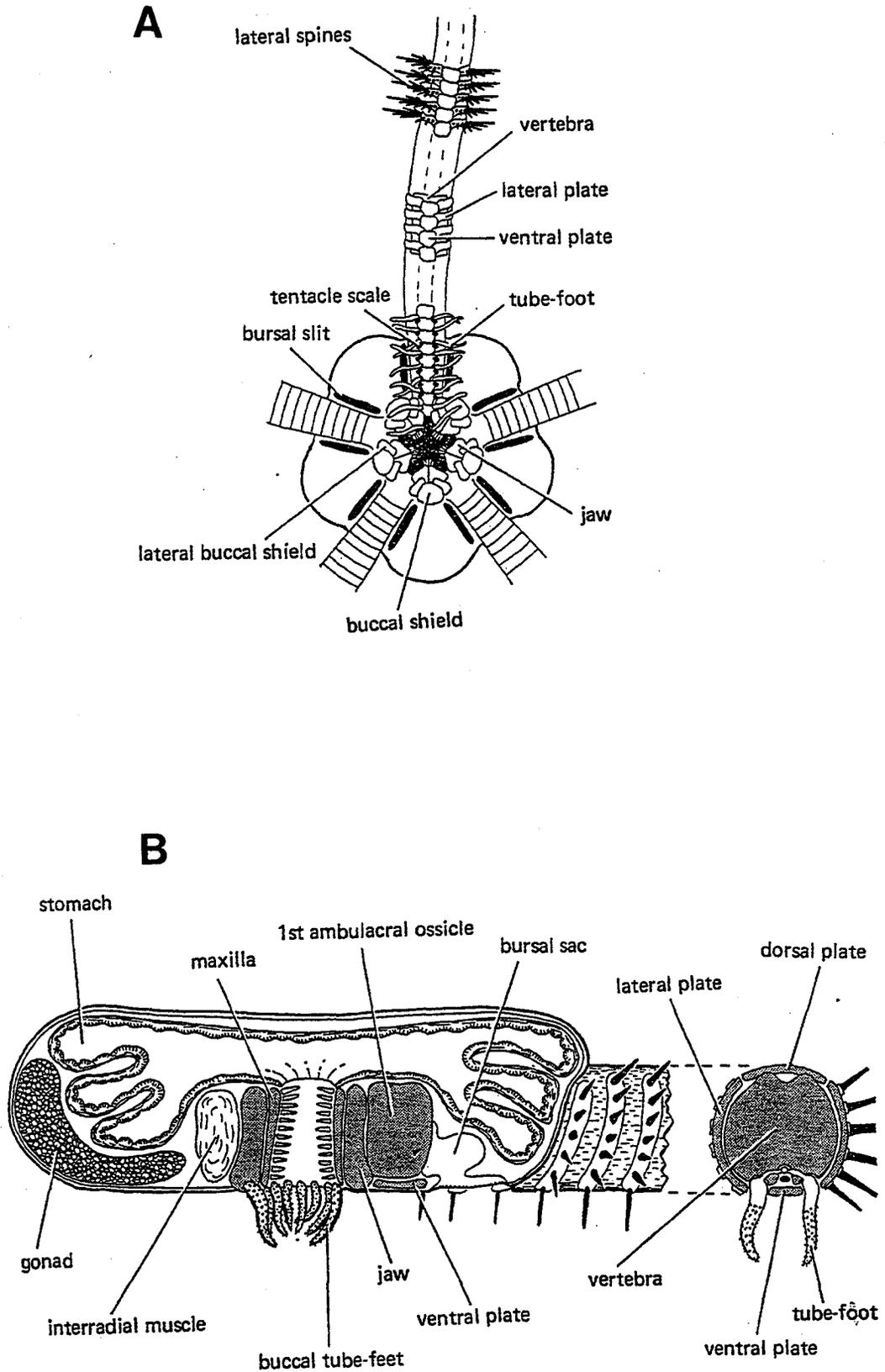


Figure 17 : L'ophiure, *Ophiothrix fragilis*. (A) Surface orale du disque et des bras. (B) Organisation interne visible après section sagittale du disque. A droite, coupe transversale d'un bras dans la région d'un corps vertébral.

Stade IV	les gonades sont matures et pleinement développées
Stade V	état de post-ponte

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

Les mâles peuvent produire des gamètes à partir d'un diamètre de disque de 3 mm et les femelles à partir de 5 mm (Davoult *et al.*, 1990a). L'élaboration et l'émission des gamètes se réalisent sensiblement de façon synchrone chez les mâles et chez les femelles. La fécondation est externe. La période hivernale correspond à la période de repos gonadique (Davoult *et al.*, 1990a).

Les ophiures sont en général ovipares et leurs oeufs habituellement petits (environ 0,1 mm chez *Ophiothrix fragilis* ; Dawydoff, 1928 ; ovocytes pouvant atteindre 0,14 mm ; Davoult *et al.*, 1990a). Chez les Echinodermes en général et chez les ophiures en particulier, l'embryon se développe dans la très grande majorité des cas en une forme différente de celle de l'adulte, le développement est alors qualifié d'indirect (Hendler, 1975). On distingue plusieurs types de développement indirect selon que la larve se nourrit dans la colonne d'eau (*i.e.* larve planctonique à développement planctotrophe, comme pour *Ophiothrix fragilis*), ou qu'elle se développe sur des réserves accumulées dans l'oeuf (larve planctonique à développement lécitotrophe). Enfin, les larves peuvent ne pas être planctonique ; elles sont alors profondément modifiées et effectuent leur développement au sein de l'organisme maternel, par exemple dans les bourses. On parle alors d'incubation (Hendler, 1975). Dans sa revue sur les ophiurides, Hendler (1991) propose un classement des ophiures en trois catégories selon leur mode de développement : direct, abrégé ou planctotrophe, dont les caractéristiques sont résumées ci-après :

Développement :	direct	abrégé	planctotrophe
*Diamètre ovocyttaire (mm) :	0,1-1,0	0,13-0,35	0,07-0,17
*Nombre maximal d'ovocytes par individus :	10-2000	4000-30000	240000-2,6.10 ⁶
*Volume total des ovocytes par individus (mm ³) :	0,1-2,3	45,2-135,0	35,0-697
*Diamètre du disque post-larvaire (mm) :	0,6-5,0	0,2-0,5	0,2-0,9
*Nombre de segments sur les bras post-larvaires :	8-40	0-1	0-8
*Période entre la fécondation et la fin de métamorphose (jours) :	?	3-5	19-216

Chez *Ophiothrix fragilis*, la blastula libre et nageuse est présente 24 heures après la fécondation. La gastrula qui apparaît 1,5 jours après la fécondation, se transforme en une larve

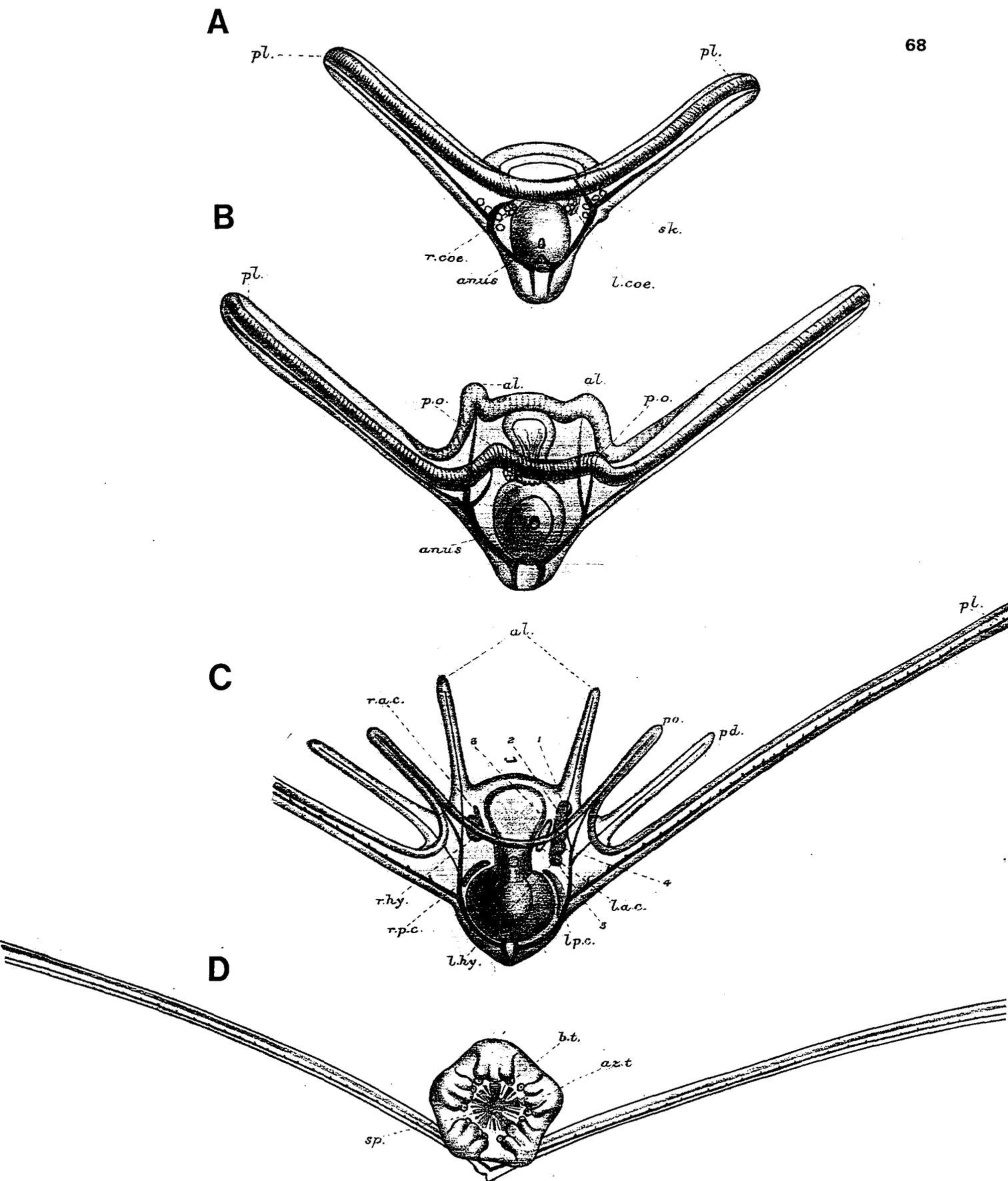


Figure 18 : Vue ventrale d'ophioplutei lors des stades caractéristiques du développement pélagique larvaire (d'après McBride, 1907) : (A) stade à 2 bras, 55^{ème} heure. (B) stade à 4 bras, 3^{ème} jour. (C) stade à 8 bras, 8^{ème} jour. (D) développement avancé.

très caractéristique : l'ophiopluteus (Mortensen, 1898 ; McBride, 1907). La formation de l'ophiopluteus est telle que le blastopore, qui devient l'anus larvaire (coelomates deutérostomiens), passe sur la face ventrale de la gastrula (McBride, 1907). Cette dernière prend une forme conique. Son pôle inférieur, qui forme le sommet du cône, devient le pôle postérieur de l'ophiopluteus, tandis que son pôle supérieur, qui représente la base du cône, en devient la face orale. C'est sur cette face que va apparaître la dépression caractéristique bordée par la bande ciliée. Les bords de cette excavation orale vont développer des prolongements, les bras larvaires. La larve n'aura d'abord que deux bras postéro-latéraux (1,5 - 2 jours après la fécondation), puis d'autres bras feront leur apparition selon la chronologie suivante (Figure 18) : bras antéro-latéraux (3^{ème} jour), bras post-oraux (4^{ème} jour) et bras post-dorsaux (entre le 7^{ème} et le 10^{ème} jour). Au 16^{ème} jour les bras ont atteint leur taille maximale. Chaque bras possède un axe calcaire et les diverses baguettes des bras d'un même côté s'unissent, dans le corps de l'ophiopluteus, à une pièce commune. Il existe donc deux pièces symétriques, ramifiées, indépendantes l'une de l'autre et ne s'unissant que dans le sommet du cône (McBride, 1907).

L'ophiopluteus se présente alors sous la forme d'un cône comprimé dorso-ventralement. Son sommet est postérieur et sa face basilaire, au lieu d'être dans un plan normal à l'axe du cône, est oblique à cette axe. Elle regarde à la fois ventralement et en avant.

Les larves planctotrophes peuvent présenter deux types de métamorphose (Mladenov, 1985). Lors de la métamorphose de type I, il y a régression de trois des quatre paires de bras larvaire, la paire postéro-latérale subsistant. Cette forme larvaire reste comme suspendue sous les deux bras persistants et s'avère capable de mouvements natatoires grâce à la bandelette ciliée toujours présente sur les bras. L'ophiure serait alors capable d'explorer le fond jusqu'à trouver le substrat idéal. Ce type de métamorphose se rencontre chez les espèces d'*Ophiothrix* (McBride, 1907). Le deuxième type de métamorphose conduit à la régression des quatre paires de bras larvaires en même temps. La larve est de type Vitellaria. Cette larve semble être plus mobile que celle issue de la métamorphose de type I et semble être capable de vivre plusieurs mois dans la plancton, ce qui permet une meilleure dissémination.

Chez *Ophiothrix fragilis*, la métamorphose est initiée dès le 16^{ème} jour et s'achève le 26^{ème} jour (McBride, 1907). Le jeune individu apparaît sur la larve en n'en utilisant qu'une partie (Dawydoff, 1928). Dans ce cas, il reste donc toute une portion du corps basilaire, qui n'entre pas dans la constitution de l'organisme définitif, qui est destiné à disparaître. La période de vie larvaire s'achève au bout de 26 jours de vie planctonique (McBride, 1907).

III.4. NUTRITION

Ophiothrix fragilis est microphage, suspensivore passif. L'attitude de l'espèce qui consiste à lever les bras dans la direction du courant afin de capter la nourriture a été décrite grâce à des observations *in situ* ou en laboratoire par Vevers (1956), Brun (1969), Warner

(1971), Broom (1975), Warner & Woodley (1975), Warner (1982), Davoult (1988), Hily *et al.* (1988), Davoult & Gounin (1995a). Les mécanismes de transport et d'agrégation des particules alimentaires des bras vers la bouche ont été décrits par Warner (1971) et Warner & Woodley (1975). L'efficacité de la filtration a été démontrée en laboratoire par Roushdy & Hansen (1961). Le régime alimentaire de l'espèce se compose essentiellement de phytoplancton (diatomées et dinoflagellés ; Brun, 1969) mais aussi de matières organiques détritiques (Warner & Woodley, 1975 ; Gounin, 1993).

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

Davoult *et al.* (1994) ont étudié l'efficacité de la nutrition de l'espèce sous conditions hydrodynamiques contrôlées et ont établi un modèle logistique permettant d'exprimer la nutrition individuelle en fonction du flux de chlorophylle *a.* Plus récemment, Migné & Davoult (1998) ont confirmé que l'efficacité d'ingestion de l'espèce est liée à la fois à la teneur en phytoplancton dans le milieu et à la vitesse du courant. L'estimation de la consommation annuelle de carbone et d'azote due à la nutrition chez *Ophiothrix fragilis* est de 472,3 gC.m⁻².an⁻¹ et 92,3 gN.m⁻².an⁻¹ (Migné & Davoult, 1998).

III.5. RESPIRATION

Les données concernant la respiration chez les Echinodermes sont peu nombreuses. D'une manière générale, étant donné leur faible activité locomotrice et leur faible développement musculaire, ils sont supposés avoir un taux respiratoire relativement bas (Lawrence & Lane, 1982). Selon Boolootian (1966), ce taux doit être fonction de la taille, de l'état nutritionnel, du cycle de reproduction de l'animal et de facteurs environnementaux tels que la teneur en oxygène et la température. Des études récentes de la respiration chez *Ophiothrix fragilis* (Migné & Davoult, 1997b) ont permis de déterminer un taux de consommation d'oxygène comparable à celui proposé par Ursin (1960, *in* Lawrence & Lane, 1982). Cette étude considère également les variations saisonnières de la consommation d'oxygène et de la production de dioxyde de carbone, ainsi que les possibilités de contrôle de la respiration par la teneur du milieu en oxygène, la taille de l'organisme, l'état nutritionnel. Ces données ont permis d'estimer la production annuelle de carbone due à la respiration chez *Ophiothrix fragilis* à 113,9 gC.m⁻².an⁻¹.

III.6. EXCRETION ET EGESTION

Les Echinodermes sont considérés comme étant essentiellement ammonotéliques (Jangoux, 1982). L'excrétion ammoniacquée mesurée chez des individus provenant de la

population d'*Ophiothrix fragilis* du Pas de Calais met en évidence des variations saisonnières reliées aux variations de la disponibilité de nourriture dans le milieu, ainsi que des variations significatives au cours d'un cycle de marée, probablement liées au comportement suspensivore discontinu de l'espèce (Davoult *et al.*, 1991 ; Migné, 1996). La recherche d'un autre produit d'excrétion azotée chez *Ophiothrix fragilis* n'a pas permis de conclure à une production significative d'urée (Migné, 1996). L'estimation par Migné (1996) de la production annuelle d'azote due à l'excrétion ammoniacuée par *Ophiothrix fragilis* est de 15,5 gN.m⁻² et s'avère du même ordre de grandeur que lors d'études précédentes (Davoult *et al.*, 1991).

L'égestion présente également des variations quantitatives et qualitatives saisonnières, sans doute liées à la disponibilité de nourriture dans le milieu (Davoult & Gounin, 1995b). Cette égestion représente 283,4 gC.m⁻².an⁻¹, soit 60% de l'ingestion chez *Ophiothrix fragilis* (Migné & Davoult, 1998) et 55,4 gN.m⁻².an⁻¹ (Davoult & Gounin, 1995b).

CHAPITRE IV

MATURATION GONADIQUE CHEZ *OPHIOTHRIX FRAGILIS* : VARIABILITE SPATIALE ET TEMPORELLE

CHAPITRE IV

MATURATION GONADIQUE CHEZ *OPHIOTHRIX FRAGILIS* : VARIABILITE SPATIALE ET TEMPORELLE

INTRODUCTION

Les bancs denses d'ophiures apparaissent écologiquement importants (O'Connor *et al.*, 1983 ; Aronson, 1989 ; Davoult, 1989 ; Skold *et al.*, 1994 ; Migné, 1996) et la dominance, les fortes abondances, la biomasse et la production importantes des populations d'ophiures dans les communautés benthiques ont développé l'intérêt de l'étude de leur cycle de reproduction afin de prédire le schéma temporel de recrutement des larves (Fenaux, 1970 ; Bowmer, 1982 ; Bourgoïn & Guillou, 1990 ; Davoult *et al.*, 1990a ; Pedrotti, 1993 ; Skold *et al.*, 1994).

Dans le contexte hydrodynamique particulier du détroit du Pas de Calais et face au rôle important d'*Ophiothrix fragilis* dans le couplage entre le système benthique et le système pélagique défini dans le chapitre III, l'étude de la périodicité de la reproduction devrait fournir des informations sur les facteurs susceptibles d'influer sur les processus de recrutement. Qualitativement, il s'agira de déterminer si la période de maturation est importante dans la stabilité spatio-temporelle de la population, dans le contexte à forte variabilité (hydrodynamique, écologique) où elle se trouve. La population est en effet connue depuis le siècle dernier (Hallez, 1899). Quantitativement, la reproduction sera envisagée du point de vue des échanges de carbone et d'azote entre le système benthique et le système pélagique.

Les observations expérimentales des facteurs environnementaux qui affectent la production gonadique sont nombreuses chez beaucoup d'Echinodermes (Pearse & Beauchamp, 1986 ; Pearse & Walker, 1986), cependant des études de ce genre s'avèrent difficiles à mettre en oeuvre chez les ophiures (et notamment chez *Ophiothrix fragilis*) du fait de la difficulté d'obtenir des fécondations normales et des embryons viables en culture (McBride, 1907 ; Hendler, 1979 ; Mladenov, 1983 ; Yamashita & Iwata, 1983). Ainsi, l'étude a été réalisée à partir d'individus prélevés dans le détroit du Pas de Calais au cours de deux cycles de reproduction (1995-1996). Le développement gonadique des ophiures de la classe de taille [9,10[mm a été caractérisé grâce à l'utilisation d'un indice gonadique, mais aussi par des dosages chimiques de ses constituants principaux (protéines, glucides et lipides). Le flux de matière exporté vers le système pélagique lors de la ponte a été estimé suite à des analyses élémentaires en carbone et en azote des gonades (Figure 19).

Afin de déterminer la variabilité spatiale de la maturation gonadique donc d'appréhender le ou les facteurs essentiels impliqué(s) dans le déroulement du cycle de maturation d'*Ophiothrix fragilis*, une autre population localisée au large de Roscoff (Finistère) a été échantillonnée en 1996. Cette population est constituée de la même variété d'ophiures que celle du détroit : variété pentaphyllum (Nataf, 1954). Elle est relativement connue depuis les travaux de Cabioch (1968). La population est établie sur des fonds comparables à ceux du détroit, par contre, elle est

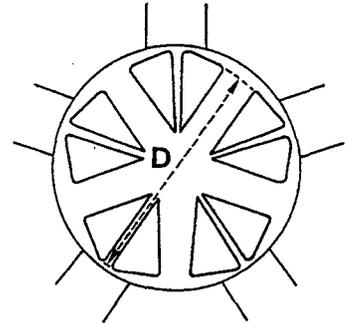
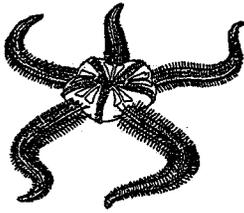
Echantillonnage :

<u>Année :</u>	<u>Lieu :</u>	<u>Période :</u>	<u>Nombre de prélèvements :</u>
1995	Cap Gris-Nez	février à juillet	16
1996	Cap Gris-Nez	février à décembre	18
1996	Roscoff	avril à octobre	11



Sélection des individus de la classe de taille [9, 10[mm

selon la méthode de Guille (1964)

**Dissection**

Prélèvements des 10 gonades



4 gonades



Indice gonadique



6 gonades



Analyse élémentaire (carbone et azote)

Poids 10 gonades

x 100

Poids individus avec gonades

Figure 19 : Récapitulatif de l'échantillonnage, de la méthode de sélection des ophiures et des analyses effectuées lors de l'étude de la variabilité de la croissance gonadique chez *Ophiothrix fragilis*.

localisée plus profondément et dans un environnement où les conditions environnementales sont différentes (température, production primaire, ...). Cette comparaison de la maturation gonadique en deux sites différents devrait permettre de déterminer le ou les facteurs essentiels dans le cycle de reproduction de l'espèce.

IV.1. RESULTATS

→ *Lefebvre A., D. Davoult, F. Gentil & M.A. Janquin, 1999. Spatio-temporal variability in the gonad growth of Ophiothrix fragilis (Echinodermata : Ophiuroidea) in the English Channel and estimation of carbon and nitrogen outputs towards the pelagic system. Hydrobiologia, 414 : 25-34.*



Spatio-temporal variability in the gonad growth of *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata: ophiuroidea) in the English Channel and estimation of carbon and nitrogen outputs towards the pelagic system

A. Lefebvre^{1,*}, D. Davoult¹, F. Gentil² & M. A. Janquin¹

¹Station Marine de Wimereux, Université des Sciences et Technologies de Lille, B.P. 80, F-62930 Wimereux, France

²Station Biologique de Roscoff, Université P. & M. Curie, Paris VI, B.P. 74, F-29682 Roscoff Cedex, France

Key words: Echinodermata, ophiuroidea, reproduction, gonad index, carbon and nitrogen production

Abstract

Ophiothrix fragilis forms dense aggregations (up to 2000 individuals. m⁻²) and represents more than 60% of the biomass on the pebbles of the sessile epifauna community in the Dover Strait (eastern English Channel). This population shows a relative stability (in terms of density and magnitude of benthic recruitment) which contrasts with the variability of influx and of local hydrodynamical conditions. Gonadal change was studied in the Dover Strait during 1995 and 1996 and for another population offshore Roscoff (western English Channel) in 1996. Gonadal growth appeared to be cyclical, with higher gonad indices in June and July and a resting phase between September and February for the population of the English Channel. This change showed little inter-annual variability for the population of the Dover Strait, but a high spatial variability between populations of the English Channel. The population offshore Roscoff had lower gonad indices; this difference could be linked to lower temperature and lower food availability (phytoplanktonic production). However, whatever the gonadal growth pattern was, the main spawning of July was synchronous for females and males in both areas. Carbon and nitrogen production towards the pelagic system during the spawning period was very important (up to 20 g C. m⁻² and 5 g N. m⁻²) and was up to 16% and 13% of the annual carbon and nitrogen production of the population in the Dover Strait. After the spawning period, larvae are brought under strong hydrodynamic conditions during ca. four weeks before metamorphosis and settlement. This is probably the most important period for the understanding of the stability of the population.

Introduction

The ophiuroid *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) is a very common echinoderm all along the coasts of the English Channel. It is widely distributed in the western part of the English channel (Cabioch, 1968; Retière, 1979), in the Bay of Seine (Gentil, 1976), in the eastern part of the English Channel (Cabioch & Glaçon, 1975, 1977) and in the Dover Strait (Holme, 1966; Davoult, 1988). In the Dover Strait, the density of the population of *Ophiothrix fragilis* is about 1500–2000 ind. m⁻² (Davoult, 1989) and it accounts for 62 ± 12% of the total biomass (ash free dry weight) of the pebbles with sessile epifauna community (total biomass: 281 ± 86 g m⁻²; Migné & Davoult, 1997).

The English Channel has a megatidal regime. Because of the tidal residual and the dominant south-westerly winds, the residual circulation drifts north-eastward, from the English Channel to the North Sea.

Because of its density and its suspension feeding, *Ophiothrix fragilis* takes an important role in the coupling between the pelagic and the benthic systems (Migné, 1996). This high density area can be considered as a source of carbon dioxide (Davoult et al., 1998). This species can be then considered as a regulator of eutrophication as its food appeared to be mainly constituted by allochthonous sources.

In this context, the study of *Ophiothrix fragilis* reproduction could allow us to answer two questions: 1. qualitatively, in the particular hydrodynamical area of the Dover Strait (variability of food supplies and

* Author for correspondence
 E-mail: lefebvre@pop.univ-lille1.fr

larval inputs), is the ripening period important for the spatio-temporal stability of the population?, 2. quantitatively, what is the role of the reproduction in the carbon and nitrogen exchanges between the benthic and the pelagic systems?

Most studies on the reproductive biology of ophiuroids describe histological changes in the gonad during the annual breeding cycles (Fenaux, 1970, 1980; Tyler, 1977; Bowmer, 1982; Davoult et al., 1990). The use of a gonad index (or gonado-somatic ratio: RGS) to characterize the gonadal change and to assess the reproductive stress in ophiuroids is much less common (Guillou & Robert, 1980; Hendler & Tyler, 1986) although it has been used for asteroids and echinoids (e.g. Giese, 1958; Minor & Scheibling, 1997). Then, the biochemical components (protein, carbohydrate, lipid) of gonads were studied.

This study examines the qualitative and quantitative changes of the gonads of *Ophiothrix fragilis* during two annual reproductive seasons (1995 and 1996) in the Dover Strait (eastern English Channel, France) and in 1996 for a population of *Ophiothrix fragilis* offshore Roscoff (western English Channel, France).

Material and methods

In order to describe the temporal change of the gonads, a first area was sampled in the Dover Strait, offshore from Cape Gris-Nez. The sampling station (50° 55' N; 1° 35' E) has been followed to several years during a study of the pebbles with sessile epifauna community of the Dover Strait (Davoult, 1990; Migné & Davoult, 1997). A second sampling area in the western English Channel has been chosen for spatial comparison. This area is 48° 48' N and 3° 58' W, the bottom being mainly pebbly (70–100% pebbles: Cabioch, 1968). These two areas supply the requirements of *Ophiothrix fragilis* (strong currents, coarse sediment) (Vevers, 1952; Holme, 1966; Cabioch, 1968; Warner, 1971; Allain, 1974; Gentil, 1976).

Specimens of *Ophiothrix fragilis* were collected by dredging (generally used for this type of substrata; Cabioch & Glaçon, 1975). In the benthic community of the Dover Strait, 16 samples occurred between February and July 1995 (DS 95) and 11 between February and December 1996 (DS 96). Offshore Roscoff, 11 samples occurred between April and October 1996 (R 96).

In the laboratory, individuals of *Ophiothrix fragilis* were selected using an eyepiece micrometer under a

binocular microscope (read to the nearest 0.05 mm) according to Guille (1964) and only individuals in the 9–10 mm class were used in this study (the most important size class during the year; Davoult et al., 1990). Six gonads from ten individuals of both sexes were used to assess the gonad index which is the gonad dry weight: total dry weight (whole individual with gonads) ratio (in percent). Dry weight was used, instead of wet weight, so as to avoid the variability linked to the high water content of the gonad (about 80% for *Ophiothrix fragilis*). Gonads and body were dried at 60 °C for at least 24 hours to reach a constant weight.

To assess the gonad production and the output towards the pelagic system, carbon and nitrogen contents were determined on a CHN-analyser (NA 2100-CE Instruments) for four gonads (sampled from the same individual used for gonad index) of five individuals of the 9–10 mm size class of both sexes. Therefore, we considered a total density of 1510 ind m⁻² in July and a sex-ratio not significantly different from unity (Davoult et al., 1990). Then, we used the population structure at this period and the mean gonad weight in different size class (5–6 mm disc diameter individuals, i.e. individuals able to spawn (Gounin, 1993) up to individuals from the 11–12 mm size class) to calculate the total gonad weight for the ripened population. This latter result multiplied by the carbon or nitrogen content estimated from the 9 to 10 mm size class at this time gave the quantity of carbon or nitrogen produced by the population at the spawning period. The same calculation was made after the spawning period and therefore the difference was the net output per square meter towards the pelagic system.

Total proteins, carbohydrates and lipids in gonads of nine individuals of both sexes (one individual gave two gonads for protein, two for carbohydrate and two for lipid quantification) were quantified through colorimetric methods, respectively, following the methods of Bradford (1976), Parsons et al. (1984) and Bligh & Dyer (1959) and Pande et al. (1963). The carbohydrates identified here are generally labelled glycogen but might be better labelled glycogen-like carbohydrate, because they may be a mixture of substances extracted and precipitated by the specific procedures employed. The extracted lipid was not fractionated into neutral-lipid (triglycerids, sterols, etc.) and polar-lipid (phospholipids). The biochemical analysis were performed only on samples from the population offshore Cape Gris-Nez in 1995 and 1996.

Analysis of variance (Anova) was used on the dif-

Table 1. Females and males mean individual dry weight without gonads (in mg) (\pm 95% confidence limit) in *Ophiothrix fragilis*

	Females	Males
DS 95:	624.4 \pm 28.6, n = 71	630.3 \pm 36.3, n = 68
DS 96:	696.0 \pm 20.8, n = 161	684.1 \pm 18.9, n = 165
R 96:	645.6 \pm 30.3, n = 76	623.1 \pm 24.8, n = 78

ferent variables which characterized the gonad growth. Homoscedasticity and normality were tested before application of Anova. The null hypothesis (H_0) was that no difference exists in mean variable distribution between groups. Anova were realized on data between June and July, outside the earlier gonad growth and resting phases. If H_0 was rejected, a significant difference does exist in mean variable between groups and a Tukey post-hoc test (Scherrer, 1984) was performed to distinguish the means which were significantly different from each others.

Results

Gonad index

Data are considered to be representative of an entire annual cycle even if some winter data (October–January) are missing. Indeed, at the beginning and at the end of this cycle, it is very difficult to distinguish females and males and the gonads are too small to be extracted from their cavity without damage. Gonads were in a post-spawning condition, then at rest during winter months (Davoult et al., 1990).

Mean individual dry weights without gonads for all the individuals of a given year and a given area (in mg) (\pm 95% confidence limit) showed little variability during the year for the population of *Ophiothrix fragilis* offshore Cape Gris-Nez and Roscoff (as shown in Table 1). Anova on individual dry weights of populations offshore Cape Gris-Nez (1995, 1996) and offshore Roscoff allowed us to accept the null hypothesis ($p > 0.05$). Mean individual dry weights were homogeneous between the three samples for both females and males.

Because of the low variability in individual weights, the pattern of gonad dry weight changes was the same as that of the gonad index. The gonad index showed marked changes during the reproductive cycle both for females and males (Figures 1 and 2).

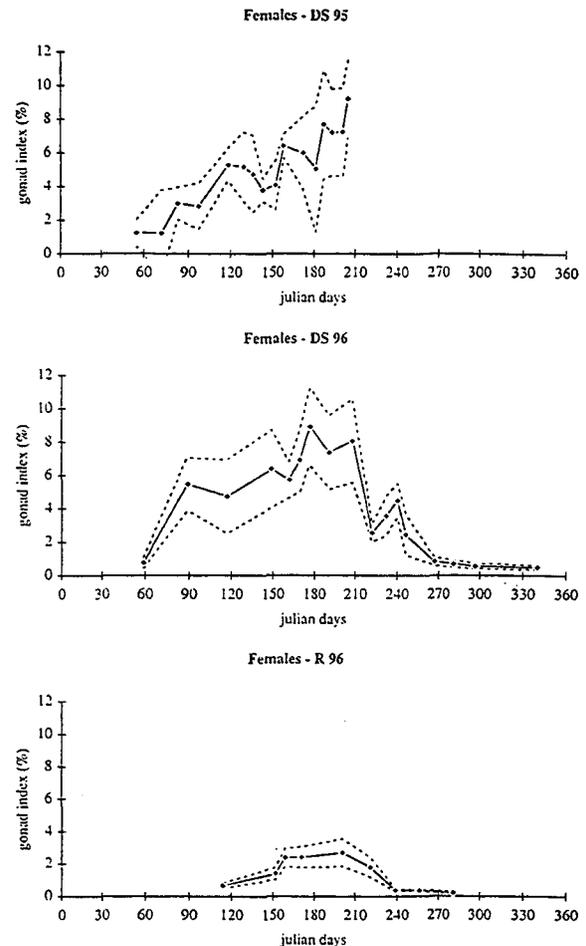


Figure 1. Females of *Ophiothrix fragilis*. Seasonal changes in mean (\pm 95% confidence limit) gonad index ratio (%).

For DS 95, values were at a low level at the beginning of the year, then increased to reach a maximum level between June and late July. During this period (between Julian days 152 and 205), the mean gonad index (\pm 95% confidence limit) (Table 2) was $6.3 \pm 0.8\%$ for females and $4.5 \pm 0.5\%$ for males. For DS 96, the change of the mean gonad index was earlier for females and males, but the pattern was the same: between Julian days 162 and 208, the mean gonad index (\pm 95% confidence limit) was $7.4 \pm 0.9\%$ for females and $5.7 \pm 0.5\%$ for males. After July, a decline in the gonad index occurred and a second increase appeared (Julian day 240 for both females and males) and finally values decreased up to the same level as that in winter. For R 96, the pattern was the same, but values stayed at very low level: between Julian days 152 and 201, mean gonad index (\pm 95% confidence

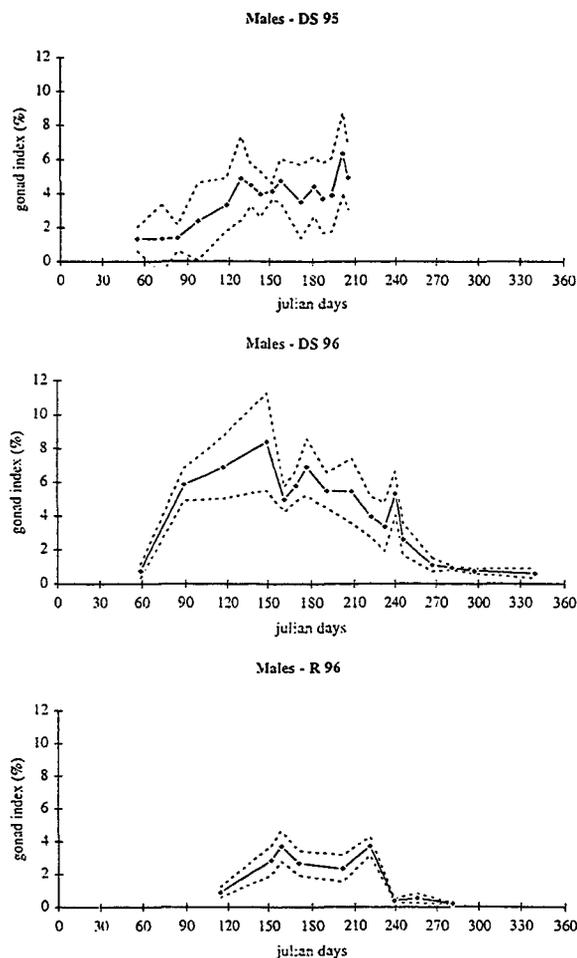


Figure 2. Males of *Ophiothrix fragilis*. Seasonal changes in mean (\pm 95% confidence limit) gonad index ratio (%).

limit) was $2.2 \pm 0.3\%$ for females and $2.8 \pm 0.4\%$ for males. Anova on gonad indices of the three samples showed a heterogeneity ($p < 0.001$) both for females and males. The Tukey post-hoc test showed that for females, the difference was statistically significant only between the areas (DS 95, 96 and R 96) ($p < 0.001$) and that for males, the difference was significant both between DS 95 and DS 96 ($p < 0.001$), R 96 and DS 95 ($p < 0.001$) and R 96 and DS 96 ($p < 0.001$).

During June and July, Anova on the DS 95, DS 96 and R 96 samples for females and males did not allow us to conclude on differences for mean individual dry weights (without gonads) between females and males ($p > 0.05$). On the contrary, differences between sexes were statistically significant for mean gonadic dry weights and gonad indices for DS 95, DS 96 and R 96 ($p < 0.001$).

Table 2. Females and males mean gonad index (\pm 95% confidence limit) in *Ophiothrix fragilis* (jd: Julian days)

	Females	Males	
DS 95:	$6.3 \pm 0.8, n = 35$	$4.5 \pm 0.5, n = 34$	(jd 152–205)
DS 96:	$7.4 \pm 0.8, n = 47$	$5.7 \pm 0.5, n = 48$	(jd 162–208)
R 96:	$2.2 \pm 0.3, n = 32$	$2.8 \pm 0.4, n = 36$	(jd 152–201)

Table 3. Females and males mean carbon and nitrogen levels (% dry weight) and C:N ratio (\pm 95% confidence limit) in the gonads of *Ophiothrix fragilis*

	%C	%N	C/N
Females			
DS 95:	44.8 ± 0.6	10.4 ± 0.1	$4.3 \pm 0.04, n = 147$
DS 96:	40.9 ± 0.8	8.7 ± 0.2	$4.8 \pm 0.1, n = 123$
R 96:	42.5 ± 0.9	8.7 ± 0.4	$5.1 \pm 0.2, n = 82$
Males			
DS 95:	40.3 ± 0.6	12.6 ± 0.2	$3.2 \pm 0.04, n = 145$
DS 96:	37.6 ± 0.6	10.5 ± 0.3	$3.7 \pm 0.1, n = 129$
R 96:	39.8 ± 1.0	10.0 ± 0.3	$4.0 \pm 0.1, n = 91$

Carbon and nitrogen contents

Analysis of variance on the three samples series demonstrated significant differences ($p < 0.001$) for % C, % N and C:N ratio between years, between areas and between sexes. No trend occurred in the three samples during the annual cycle (Figure 3). Then we can consider the mean (\pm 95% confidence limit) (Table 3). In order to make comparison, we used the same period that in previous results (June and July).

To assess the output towards the pelagic system, we calculated a growth power function: $DW = a \cdot S^b$ (DW: individual dry weight in mg; S: size in mm) and we obtained for females, $a = 0.004$, $b = 2.268$ ($r^2 = 0.964$; $n = 122$) and for males, $a = 0.003$, $b =$

Table 4. Carbon and nitrogen outputs ($g \cdot m^{-2}$) toward the pelagic system due to the spawn of *Ophiothrix fragilis*

	Females		Males	
	Carbon	Nitrogen	Carbon	Nitrogen
DS 95:	19.37	4.38	8.20	2.76
DS 96:	16.66	3.63	8.42	2.68
R 96:	6.10	1.35	4.13	1.29

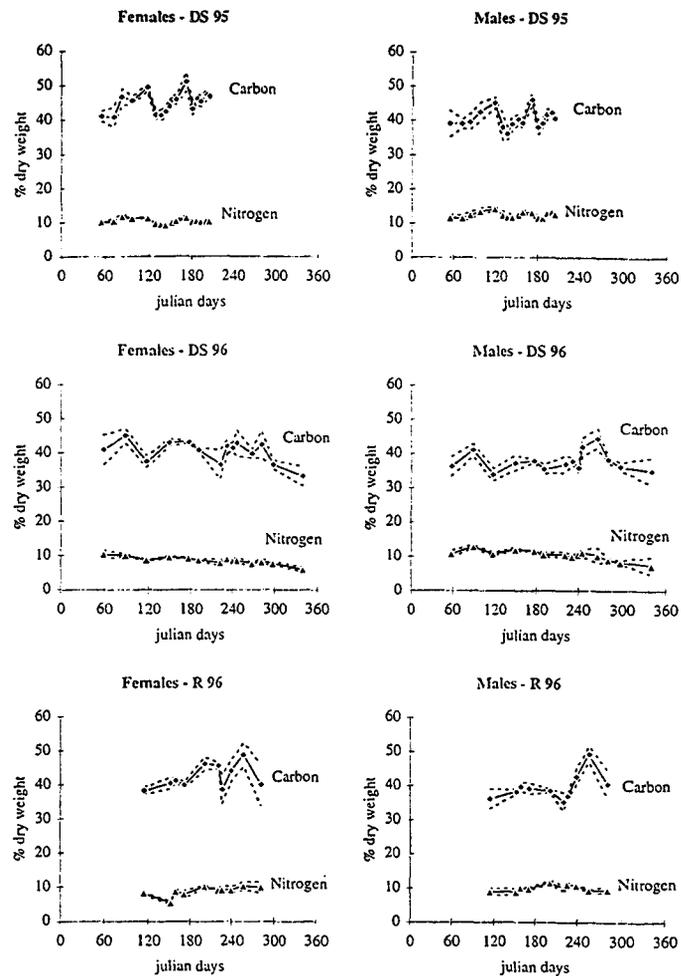


Figure 3. Females and males of *Ophiothrix fragilis*. Seasonal changes in mean (\pm 95% confidence limit) carbon and nitrogen content (%).

2.301 ($r^2 = 0.963$; $n = 122$). Then, we considered a mean gonad index in July for the population (**DS 95**: females = 7.828; males = 4.715 - **DS 96**: females = 7.720; males = 5.483 - **R 96**: females = 2.693; males = 2.341) to set a value on the gonad weight of each size class. With the mean carbon and nitrogen content in July (% dry weight), the carbon and nitrogen quantity was assessed. The same reasoning was applied with values, in September, for gonad index (**DS 96**: females = 0.833; males = 1.108 - **R 96**: females = 0.387; males = 0.384) and mean carbon and nitrogen content. Finally, Table 4 shows the carbon and nitrogen outputs (in g m^{-2}) which correspond with the difference of carbon and nitrogen quantity in July and September. For DS 95, we used the post-spawning results of DS 96. For R 96, we considered the same population density as that in the Dover Strait.

Biochemical analysis

Total protein contents (mg ind^{-1}) of the gonads of *Ophiothrix fragilis* increased between February and July for both sexes in 1995 (Figure 4). In 1996, for females and males, the pattern was approximately the same. After July, protein content decreased to reach low values. Afterwards, a second rise occurred with high values at the end of August. Subsequently, the protein content decreased to reach low values comparable with those of February.

We predicted some constancy in the protein level (mg mg gonad^{-1}), because of the increase of both quantity of proteins and weight of gonads. In fact, the levels in proteins for both sexes in 1995 and 1996 showed a high variability without tendency during the annual cycle. The variability was linked with the

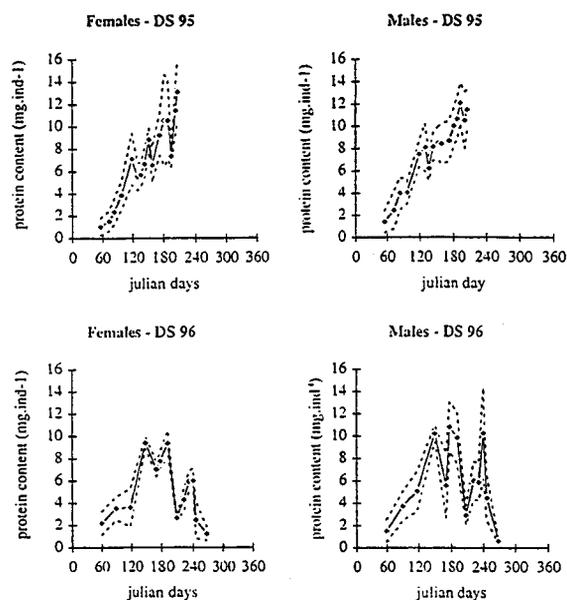


Figure 4. Females and males of *Ophiothrix fragilis*. Seasonal changes in mean (\pm 95% confidence limit) protein content (mg ind^{-1}).

Table 5. Mean Protein, carbohydrate and lipid levels ($\text{mg biochemical component.mg gonad}^{-1} \pm 95\%$ confidence limit) in the gonads of *Ophiothrix fragilis*

	Females	Males
Protein		
DS 95:	0.21 ± 0.04	$0.33 \pm 0.04, n = 16$
DS 96:	0.15 ± 0.04	$0.18 \pm 0.05, n = 13$
Carbohydrate		
DS 95:	0.05 ± 0.01	$0.04 \pm 0.01, n = 16$
DS 96:	0.06 ± 0.02	$0.03 \pm 0.01, n = 14$
Lipid		
DS 95:	0.14 ± 0.03	$0.10 \pm 0.02, n = 16$

method employed. Indeed, gonads for biochemical analysis were not weighted separately; we used a mean gonad weight to assess each value of protein level. Therefore, the protein levels (mean levels in $\text{mg.mg gonad}^{-1} \pm 95\%$ confidence limit) can be summarized (Table 5).

The total carbohydrate content for males in 1995 (Figure 5) also pointed out a variability without tendency during maturation. For females, carbohydrate content was variable, but an increased tendency appeared between April and July. In 1996, the carbo-

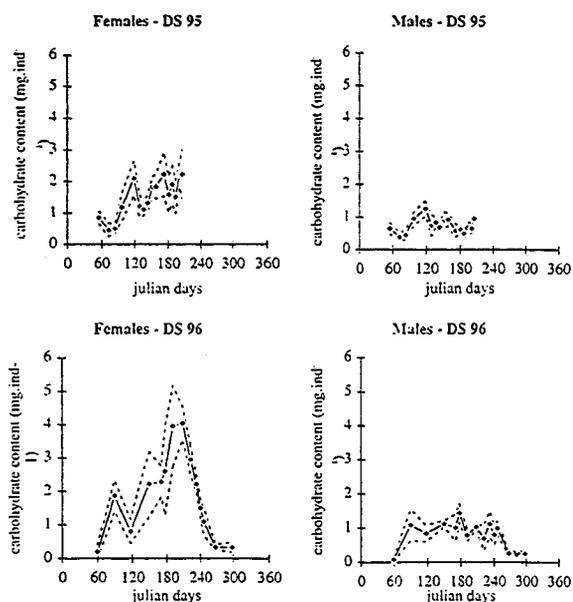


Figure 5. Females and males of *Ophiothrix fragilis*. Seasonal changes in mean (\pm 95% confidence limit) carbohydrate content (mg ind^{-1}).

hydrate content in males showed an increase at the beginning of the season, then a fluctuating stage at higher content and finally, it reached lower values after August. For females, an increasing tendency occurred up to July with higher content than in 1995, then it decreased to reach low values. For the same reasons that for the protein, we summarized the carbohydrate levels (mean in $\text{mg mg gonad}^{-1} \pm 95\%$ confidence limit) in Table 5.

The lipid content in gonads changed in the same way in 1995 as that of protein and carbohydrate (Figure 6): it was low until April then it increased rapidly until June and decreased from July. The lipid content in June was higher for females. In 1996, the lipid content for females and males were unserviceable because of engineering problems during analysis. For the same reason that for protein and carbohydrate, we summarized the lipid levels (mean in $\text{mg mg gonad}^{-1} \pm 95\%$ confidence limit) in Table 5.

The relative proportions of each component in the gonads were assessed in 1995 (as shown in Table 6). Proteins were the most important component, then the lipid and the carbohydrate.

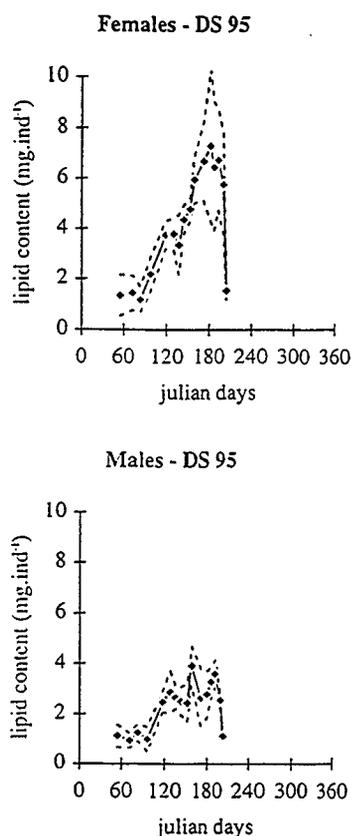


Figure 6. Females and males of *Ophiothrix fragilis*. Seasonal changes in mean ($\pm 95\%$ confidence limit) lipid content (mg ind^{-1}).

Table 6. Protein, carbohydrate and lipid relative proportion (%) in the gonads of *Ophiothrix fragilis*

	Females	Males
DS 95: protein	$53.4 \pm 5.0, n = 16$	$69.5 \pm 4.6, n = 16$
carbohydrate	$12.9 \pm 2.2, n = 16$	$8.1 \pm 2.4, n = 16$
lipid	$33.7 \pm 4.3, n = 16$	$22.4 \pm 3.1, n = 16$

Discussion

Since reproduction is cyclical in many ophiuroids, the gonads vary with time according to their stage of maturation. This makes it necessary to analyse the gonads throughout the cycle (Giese, 1966). To separate gametic and non-gametic tissue, gonad index can be used to describe the general process of gonad development and spawning. No histological examination were done at the same time, but the change of the main biochemical components of the gonads was determined.

Demographic studies showed four annual recruitments for the population of *Ophiothrix fragilis* in the Dover Strait: a main recruitment in September and three of lesser extent in February, April and June (Davoult et al., 1990). The reproductive cycle of *Ophiothrix fragilis* is pronounced, the gonads being very reduced during winter (post-spawning stage: Davoult et al., 1990). Indeed, gonad index was low in winter and increased during the reproductive cycle to reach its maximum value in June–July before the summer spawning with the main benthic recruitment of September. The gonad index was of the same order of magnitude as that in other echinoderms (Greenfield et al., 1958; Gonor, 1972; Lawrence, 1973), but lower than those of *Acrocnida brachiata* (Ophiuroidea) (Bourgoin & GUILLOU, 1990). Since the individual dry weight within a size class was constant during the year for a given area, this increase of the gonad index was linked to the gonad growth phase. Maturation of the sperms accompanied a large enlargement of the testis, which expanded to maximum volume as the lumen filled with sperms (Hendler, 1991). Likewise, oocytes gave rise to enlargement of the ovary as they grew (oocytes diameter growth: 20–40 μm up to 90–140 μm , Davoult et al., 1990). The steady drop of the gonad index in August represents the spawning period. This marked spawning period can be compared with other shallow-water ophiuroid populations: Bowmer (1982) showed an autumn spawning period for *Amphiura filiformis* in Galway Bay (Ireland), Tyler (1977) a spring spawning for *Ophiura albida* (Forbes) in the Bristol Channel, Gentil & Zakardjian (1990) a spring spawning for *Acrocnida brachiata* (Montagu) in the Bay of Seine and Fenaux (1970) an end summer spawning for *Amphiura chiajei* along the French Mediterranean coast. The second rise in gonad weight and gonad index in females for DS 96 (Figures 1 and 2) confirmed the hypothesis of Davoult et al. (1990) where bimodal histogram of oocytes size suggested that *Ophiothrix fragilis* was able to spawn twice per year.

There is also a relationship between variation of gonad index and season characterized by day length, temperature and food availability. Temperature would appear to be involved in the onset of gonadal development and spawning (Fenaux, 1972; Lawrence, 1973; Tyler, 1977). This could be the difference between lower winter and higher summer values of temperature that allowed release of gonado-stimulating substance in *Ophiothrix fragilis* (Shirai & Walker, 1988). Quantitative differences of gonad weight and gonad index occurred between population (Cape Gris-Nez and Ro-

scoff) and between years for the population of the Dover Strait and were undoubtedly linked to difference in environmental conditions. Lower gonad index was observed when the water column temperature was low (7 °C in the Dover Strait and 9 °C offshore Roscoff, in February; M.A.F.F., 1988) and higher values were observed in June–July when temperature was about 17 °C in the Dover Strait (M.A.F.F., 1981; 17.3 °C and 17.6 °C at the end of July 1995 and 1996; this study) and between 14 and 15 °C offshore Roscoff (M.A.F.F., 1981). Moreover, population offshore Roscoff is located deeper (80 m) than the population offshore Cape Gris-Nez (30 m). Although the two areas are well mixed, the annual primary production is not the same (16 g N. m⁻². y⁻¹ offshore Roscoff and 40 g N. m⁻². y⁻¹ offshore cape Gris-Nez; Hoch, 1995), so food availability is lower offshore Roscoff. It is well known that *Ophiothrix fragilis* feeds mainly on phytoplankton (Roushdy & Hansen, 1960; Warner & Woodley, 1975) and that may explain the relationship between the increase of gonad index in spring and the high food availability (phytoplankton bloom) when light and temperature increased. Indeed, this food availability plays an important role in gonadal development of echinoderms (Holland, 1967; Gonor, 1973; Fenaux et al., 1994). In the Dover Strait, the low food availability in winter could be used only for somatic growth by the main cohort. Then, in spring, increasing availability of food could allow both somatic and germinal growth of secondary cohorts (Davoult et al., 1990). Bourgoïn & Guillou (1990) concluded the same in *Acrocnida brachiata* where a minimum of food is necessary for maintenance (survival). Below this threshold, gonad growth does not occur. Just above it, gonad growth can occur but somatic growth is limited. Above a second threshold, both gonad and somatic growth can occur. However, qualitatively, whatever the area was, the same pattern occurred with a ripening period up to July then a spawning time in the end of July, before the gonad weight and the gonad index reached their winter level. Female and male gonad index evolved in a synchronous manner, showing similar cycles of development for both sexes. Whatever the ripening is, the gonad index reached high level at the same time. Hendler (1991) observed the same pattern for the ophiuroids *Amphioplus sepulatus* and *Ophiopholis aculeata*, where individuals had greater synchrony during the spawning period than during periods of gonadal growth. Differences in gonad weight and gonad index values between females and males have already been observed in others echinoderms studies

(Hendler, 1991). This may be a result of differences in the allocation and utilization of nutrients in the ovaries and testes at the histological level.

Carbon and nitrogen levels seem to be independent of the reproductive cycle since they showed no tendency during the year (1995 and 1996) for the populations of *Ophiothrix fragilis* offshore Cape Gris-Nez and offshore Roscoff. Carbon and nitrogen levels was, respectively, twice and 3–4 times higher in gonads of *Ophiothrix fragilis* than the whole ophiurid (Davoult et al., 1992). Spawning represented a very important output towards the pelagic system. For the population of *Ophiothrix fragilis* in the Dover Strait in July, this output was up to 23.5% for females and 8.8% for males of the carbon stock (86.8 g C. m⁻²; Davoult et al., 1998) and up to 19.6% for females and 10.9% for males of the nitrogen stock (23.5 g N. m⁻²; Davoult et al., 1998). Output was lower in Roscoff. If we consider the annual production of the population in the Dover Strait (128.0 g C. m⁻² and 34.5 g N. m⁻²; Davoult et al., 1998), the output represented up to 15.9% for females and 5.9% for males of the carbon production and up to 13.4% for females and 7.4% for males of the nitrogen production.

Since no histological examination was carried out, we used biochemical analysis to characterize the reproductive cycle of *Ophiothrix fragilis*. Hendler (1991) said that "Giese (1966) provides the only account of the major chemical constituents of ophiuroid gonads" and about the resting phase, that "the extent of biochemical activity during this phase has not been determined".

Proteins appeared to be the major component of gonads, as it has already been shown in the asteroids *Sclerasterias mollis* (Barker & Xu, 1991), *Luidia clathrata* (Lawrence, 1973) and the echinoid *Strongylocentrotus franciscanus* (Greenfield et al., 1958). The protein content followed the gonad index during the annual reproductive cycle.

Carbohydrate contents showed seasonal changes in the ovaries in particular. Carbohydrate could be one of the primary nutrient reserves during oogenesis: carbohydrates support vitellogenesis and are transferred from gonads to oocytes to allocate energy for embryonic development (Oudejans & Van der Sluis, 1979; Barker & Xu, 1991). Changes in carbohydrate contents during the annual cycle were also observed in *Sclerasterias* (Barker & Xu, 1991), *Asterias rubens* (Echinodermata: Asteroidea) (Oudejans & Van der Sluis, 1979). However, changes during spermatogenesis were not so important as during oogenesis.

Lipid content showed seasonal variation, particularly in the ovaries. In fact, there is an increasing number of sperm with high phospholipid content which was not shown up by our analytical method. Therefore, the lipid content (without phospholipids) increased slightly during spermatogenesis. Lawrence (1973) and Lawrence et al. (1966) came to similar results with, respectively, the asteroid *Pisaster ochraceus* and also echinoids. Lipid content was higher for females. The high energy value of lipids makes these compounds very useful as a major component of the yolk necessary to support early embryonic development (Barker & Xu, 1991).

Conclusion

Gonad growth is cyclical in *Ophiothrix fragilis* with higher gonad index in June and July and a resting phase between September and February for populations in the English Channel. Gonadic growth showed a weak annual variability for the population offshore the Cape Gris-Nez in the Dover Strait (eastern English Channel) and a strong difference between populations offshore Roscoff (western English Channel) and offshore the Cape Gris-Nez. The population offshore Roscoff had a lower gonad index (for an individual weight equivalent to the one of the population in the Dover Strait) which is probably linked to the lowest summer temperature and poorest food availability during the ripening period. However, whatever the pattern of the gonadic growth was, the spawning period occurred at the same time for both females and males in both areas. Evolution of the biochemical components followed the same pattern as in many echinoderms (Lawrence, 1973; Barker & Xu, 1991): protein appeared as the major component, carbohydrate and lipid are used as energetic reserves for embryologic development.

Outputs of carbon and nitrogen towards the pelagic system linked to the spawn were very important in the Dover Strait. Values for the population offshore Roscoff were lower. Thus, there was a strong energetic investment for reproduction in *Ophiothrix fragilis* and a share of this output will be used in the ecosystem because of mortality, predation. The main factor which could unbalance the population could be the larval stage. Indeed, in the hydrodynamical conditions of the English Channel (particularly in the Dover Strait), the pelagic larvae are brought under hydrodynamical process during four weeks before settlement and meta-

morphosis. Further studies on larval abundance and distribution are also necessary, because 'without a knowledge of the ecology of larvae an understanding of the benthos is quite impossible' (Scheltema, 1986).

Acknowledgements

The authors are grateful to C. Conq and the crews of the RV *Sepia II* and *Pluteus* for their field assistance.

References

- Allain, J. Y., 1974. Ecologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) (Echinodermata: Ophiuroidea) dans le golfe normanno-breton. Cah. Biol. mar. 15: 255-273.
- Barker, M. F. & R. A. Xu, 1991. Population differences in gonad and pyloric caeca of the New Zealand seastar *Sclerasterias mollis* (Echinodermata: Asteroidea). Mar. Biol. 108: 97-103.
- Bligh, E. G. & W. J. Dyer, 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. Can. J. Biochem. Physiol. 37: 911-917.
- Bourgoin, A. & M. Guillou, 1990. Variations in the reproductive cycle of *Acrocnida brachiata* (Echinodermata: Ophiuroidea) according to environment in the Bay of Douarnenez (Brittany). J. mar. biol. Ass. U. K. 70: 57-66.
- Bowmer, T., 1982. Reproduction in *Amphiura filiformis* (Echinodermata: Ophiuroidea): seasonality in gonad development. Mar. Biol. 69: 281-290.
- Bradford, M. M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal. Biochem. 72: 248-254.
- Cabioch, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. Cah. Biol. mar. 9. 5 (suppl.): 493-720.
- Cabioch, L. & R. Glaçon, 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais. C. r. Acad. Sci., Paris (sér. D) 280: 491-494.
- Cabioch, L. & R. Glaçon, 1977. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, du cap d'Antifer à la baie de Somme. C. r. Acad. Sci., Paris (sér. D) 285: 209-212.
- Davoult, D., 1989. Structure démographique et production de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas de Calais (France). Vie Marine, hors série 10: 116-127.
- Davoult, D., 1990. Biofaciés et structure trophique du peuplement des cailloutis du Pas de Calais (France). Oceanol. Acta 13: 335-348.
- Davoult, D., F. Gounin & A. Richard, 1990. Dynamique et reproduction de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas de Calais (Manche orientale). J. exp. mar. Biol. Ecol. 138: 201-216.
- Davoult, D., N. Degros, M. A. Janquin & B. Soyeux, 1992. Biométrie, carbon and nitrogen content in the ophiuroid *Ophiothrix fragilis*. J. mar. biol. Ass. U. K. 72: 915-918.
- Davoult, D., F. Dewailly & A. Migné, 1998. Carbon and nitrogen budget of a dense population of the suspension-feeding ophiuroid *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) in a macrotidal coastal ecosystem. Proceedings of the ninth international echinoderm conference, San Francisco, California, 5-9 August 1996. Mooi & Telford (eds), Balkema, Rotterdam: 337-342.

- Fenaux, L., 1970. Maturation of the gonads and seasonal cycle of planktonic larvae of the ophiuroid *Amphiura chiajei* (Forbes). Biol. Bull. 138: 262-271.
- Fenaux, L., 1972. Evolution saisonnière des gonades chez l'Ophiure *Ophioderma longicauda* (Retzius). Ophiuroidea. Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. 57: 257-262.
- Fenaux, L., 1980. Cycles saisonniers de reproduction et croissance larvaire chez les échinodermes. Oceanis 6: 277-307.
- Fenaux, L., M. F. Strathmann & R. R. Strathmann, 1994. Five tests of food-limited growth of larvae in coastal waters by comparisons of rates of development and form of echinoplutei. Limnol. Oceanogr. 39: 84-98.
- Gentil, F., 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. Thèse 3ème cycle. Univ. Paris VI: 70pp.
- Gentil, F. & B. Zakardjian, 1990. Reproductive cycle of the ophiuroid *Acrocnida brachiata* (Montagu) in the Bay of Seine (English Channel). In De Ridder, Dubois, Lahaye & Jangoux (eds). Echinoderm Research. Balkema, Rotterdam: 83-89.
- Giese, A. C., 1958. Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. Ann. Rev. Pl. Physiol. 21: 547-576.
- Giese, A. C., 1966. On the biochemical constitution of some echinoderms. In Booloitian, R. A. (ed.). Physiology of the Echinodermata. Wiley, New York: 757-796.
- Gonor, J. J., 1972. Gonad growth in the sea urchin, *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of gonad index methods. J. exp. mar. Biol. Ecol. 10: 89-103.
- Gonor, J. J., 1973. Reproductive cycles in Oregon populations of the echinoid *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson). I. Annual gonad growth and ovarian gametogenic cycles. J. exp. mar. Biol. Ecol. 12: 45-64.
- Gounin, F., 1993. L'ophiure *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard): biologie, éthologie alimentaire et rôle molysmologique dans le détroit du Pas-de-Calais (France). Thèse de Doctorat, Univ. Lille I. Station Marine de Wimereux: 210 pp.
- Greenfield, L., A. C. Giese, A. Farmanfarmaian & R. A. Booloitian, 1958. Cyclic biochemical changes in several echinoderms. J. exp. Zool. 139: 507-524.
- Guille, A., 1964. Contribution à l'étude de la systématique et de l'écologie d'*Ophiothrix quinque maculata*. Vie Milieu 15: 243-308.
- Guillou, J. & R. Robert, 1980. Principaux aspects de la dynamique d'une population d'*Ophiura texturata* en baie de Douarnenez. In Jangoux, M. (ed.). Echinoderms Present and Past. Balkema Rotterdam: 171-177.
- Hendler, G. & P. A. Tyler, 1986. The reproductive cycle of *Ophioderma brevispinum* (Echinodermata: Ophiuroidea). Mar. Ecol. 7: 115-122.
- Hendler, G., 1991. Echinodermata: Ophiuroidea. Chapter 6. In Giese, A. C., J. S. Pearse & V. B. Pearse (eds). Reproduction of Marine Invertebrates. Volume 6. Echinoderms and Lophophorates. Boxwood Press, Pacific Grove, California: 355-511.
- Hoch, T., 1995. Modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant la production biologique en Manche (N, P, Si). Thèse de Doctorat de l'université de Paris VI: 205 pp.
- Holland, N. D., 1967. Gametogenesis during the annual reproductive cycle of a cidaroid sea urchin (*Stylocidaris affinis*). Biol. Bull. 133: 578-590.
- Holme, N. A., 1966. The bottom fauna of the English Channel. J. mar. biol. Ass. U. K. 57: 339-354.
- Lawrence, J. M., A. L. Lawrence & A. C. Giese, 1966. Role of the gut as a nutrient-storage organ in the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*). Physiol. Zool. 39: 281-290.
- Lawrence, J. M., 1973. Level, content, and caloric equivalents of the lipid, carbohydrate, and protein in the body components of *Luidia clathrata* (Echinodermata: Platysterida) in Tampa Bay. J. exp. mar. Biol. Ecol. 11: 263-274.
- Migné, A., 1996. Rôle des organismes suspensivores dans les transferts pelago-benthique d'une zone de fort hydrodynamisme (Détroit du Pas de Calais, Manche orientale): flux et bilans d'azote et de carbone. Thèse. Univ. Lille I: 181 pp.
- Migné, A. & D. Davoult, 1997. Distribution quantitative de la macrofaune benthique du peuplement des cailloutis dans le détroit du Pas de Calais (Manche orientale, France). Oceanol. Acta 20: 453-460.
- Ministry of Agriculture, Fisheries and Food (M.A.F.F.), 1981. Atlas of the Seas around the British Isles.
- Minor, M. A. & R. E. Scheibling, 1997. Effects of food ration and feeding regime on growth and reproduction of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. Mar. Biol. 129: 159-167.
- Oudejans, R. C. H. M. & I. Van der Sluis, 1979. Changes in the biochemical composition of the ovaries of the seastar *Asterias rubens* during its annual reproductive cycle. Mar. Biol. 50: 255-261.
- Pande, S. V., R. Parvin Khan & T. A. Venkatasubramanian, 1963. Microdetermination of lipids and serum total fatty acids. Anal. Biochem. 6: 415-423.
- Parsons, T. R., M. Yoshiaki & M. C. Lalli, 1984. A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater analysis. Pergamon Press: 250 pp.
- Pearse, J. S., 1965. Reproductive periodicities in several contrasting populations of *Odontaster validus* Koehler, a common Antarctic asteroid. Antarctic Res. 5: 39-85.
- Retière, C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton. Thèse d'Etat. Univ. Rennes: 421 pp.
- Roushdi, H. M. & V. K. Hansen, 1960. Ophiurids feeding on phytoplankton. Nature 188: 517-518.
- Scheltema, R. R., 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates: an eclectic overview and summary of problems. Bull. mar. Sci. 39: 290-322.
- Scherrer, B., 1984. Biostatistiques. Gaëtan Morin. Canada: 850 pp.
- Shirai, H. & C. W. Walker, 1988. Chemical control of asexual and sexual reproduction in Echinoderms. Endocrinology of selected invertebrates types: 453-476.
- Vevers, H. G., 1949. The biology of *Asterias rubens* (L.). I. Growth and reproduction. J. mar. biol. Ass. U. K. 28: 165-187.
- Vevers, H. G., 1952. A photographic survey of certain areas of sea-floor near Plymouth. J. mar. biol. Ass. U. K. 31: 215-221.
- Warner, G. F., 1971. On the ecology of a dense bed of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. J. mar. biol. Ass. U. K. 51: 267-282.
- Warner, G. F. & J. D. Woodley, 1975. Suspension-feeding in the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. J. mar. biol. Ass. U. K. 55: 199-210.

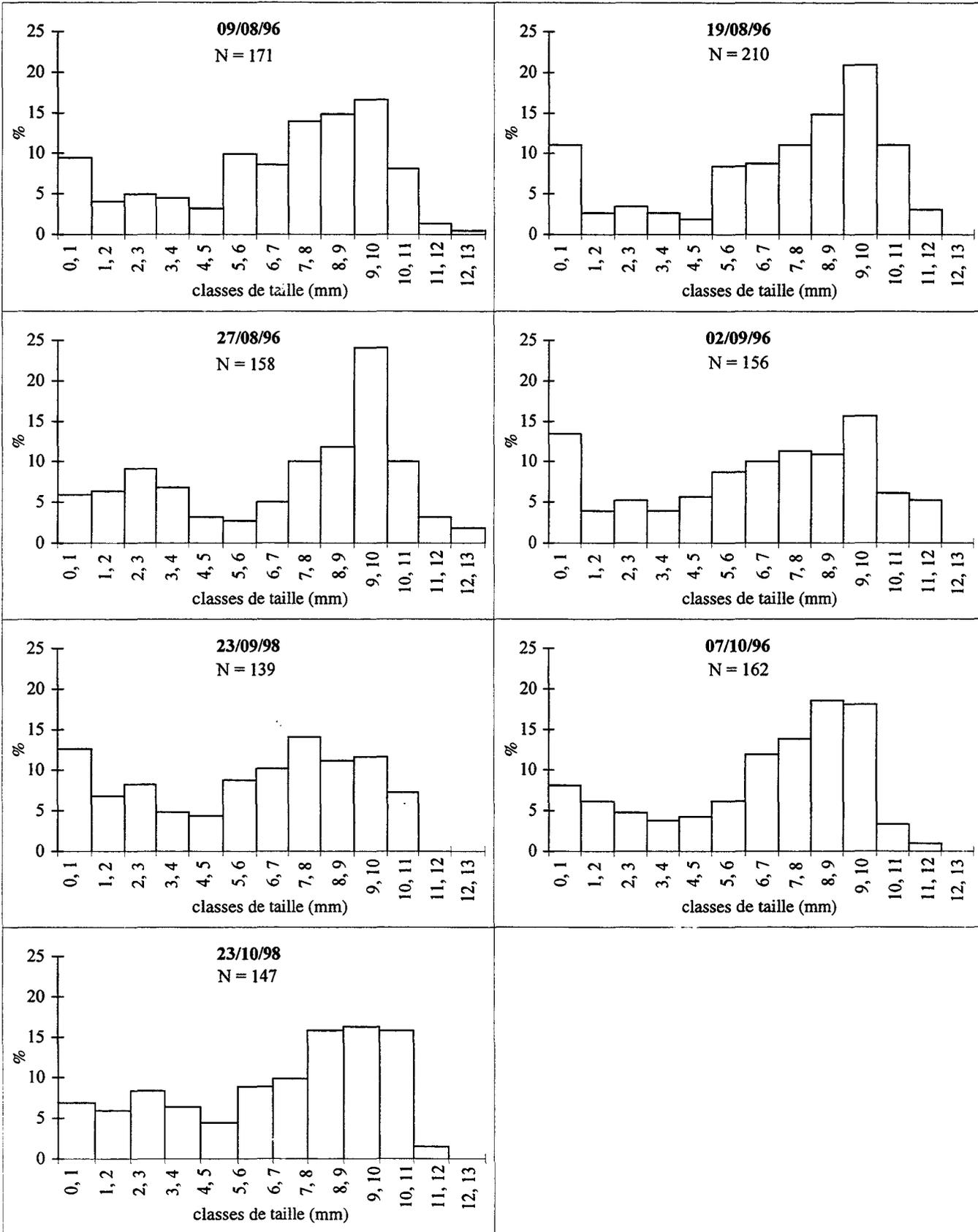


Figure 20 : Histogramme de distribution des fréquences de taille (diamètre du disque) chez *Ophiothrix fragilis* entre fin août et fin octobre 1996 (N : Nombre total d'individus observés).

IV.1.1. Structure démographique et cinétique de ponte de la population d'*Ophiothrix fragilis* dans le détroit du Pas de Calais

Le suivi démographique de la population du détroit du Pas de Calais du 09/08/96 au 23/10/96, c'est à dire suite à la période de libération massive des gamètes, met en évidence une structure de population bimodale (Figure 20). A la structure gaussienne des adultes dont la classe de taille [9, 10[mm est généralement la plus importante, s'ajoute un pic d'abondance dans la plus petite classe de taille [0, 1[mm. Ces individus correspondent à des juvéniles nouvellement sédentarisés. Ils ne représentent jamais plus de 15 % de la population et cette proportion évolue peu lorsque l'on considère que le recrutement principal se fait en septembre. Cependant, l'atténuation ou l'accentuation de la répartition gaussienne des adultes suggèrent une intégration d'individus plus petits, notamment le 02/09, le 23/09 et le 23/10/96.

La faible proportion de juvéniles mis en évidence dans cette étude est très certainement liée au mode de conservation des individus issus des dragages. En effet, leur maintien dans des bacs de 50 l en circuit ouvert doit engendrer la perte d'une partie des petits individus dans le siphon, ou lors du sous-échantillonnage nécessaire à l'étude, les plus petits individus répartis dans le fond du bac, sous les adultes, sont sous-représentés.

Au cours de la même période, la proportion d'individus de la classe de taille [9,10[mm en état de post-ponte augmente progressivement tel que plus de 50 % de la population présentent des signes de ponte le 02/09/96 et 100 % de la population présente des signes de ponte le 23/09/96. Chez les mâles, cette proportion diminue le 07/10 pour atteindre de nouveau 100 % le 23/10/96 (Tableau 4).

Tableau 4 : Evolution de la proportion d'ophiures mâles et femelles de la classe de taille [9,10[mm présentant des signes de ponte (JJ Jours Juliens).

Dates	JJ	Mâles			Femelles		
		non ponte	ponte	% ponte	non ponte	ponte	% ponte
9/08/96	222	14	3	17,6	17	3	15,0
19/08/96	232	21	5	19,2	21	9	30,0
27/08/96	240	16	9	36,0	20	8	28,6
2/09/96	246	9	17	65,4	2	9	81,8
23/09/96	267	0	13	100,0	0	11	100,0
7/10/96	281	2	17	89,5	0	2	100,0
23/10/96	297	0	21	100,0	0	11	100,0

Si l'on considère l'ensemble de la population, c'est à dire les individus mâles et femelles dont la taille se situe depuis la classe de taille [0,1[mm jusqu'à la classe de taille [12,13[mm, l'évolution de la proportion des individus qui ont pondu est très nette sur la période considérée

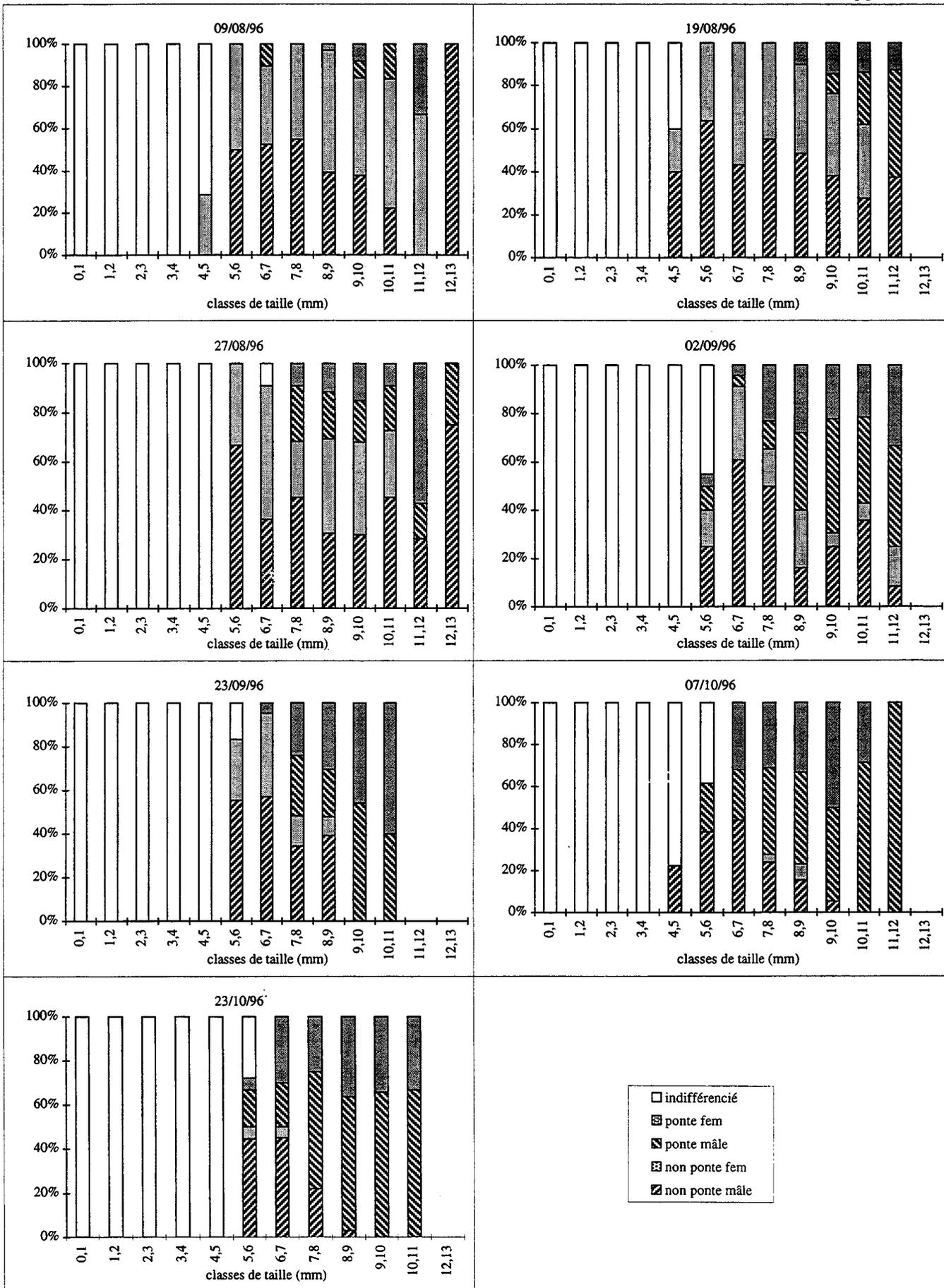


Figure 21 : Evolution temporelle de la proportion d'individus non sexuellement différenciés ou mâtures sans signe de ponte ou présentant des signes caractéristiques d'une émission de gamètes pour les classes de taille de [0, 1[à [12, 13[mm chez *Ophiothrix fragilis* .

(Figures 21 & 22). La proportion d'individus dits indifférenciés, c'est à dire dont ni le stade (mature ou post-ponte), ni le sexe ne peuvent être déterminés, représente entre 20 et 40 % de la population. Ces individus appartiennent essentiellement aux classes de taille [0,1[mm à [4,5[mm qui ne sont pas considérés comme pouvant montrer une maturation gonadique (Smith, 1940). Pour les individus plus grands dont l'activité sexuelle est plus nette, les individus indifférenciés pourraient correspondre à des individus qui ont pondu depuis longtemps ou à des individus qui n'ont pas présenté de maturation gonadique.

IV.1.2. Effet de la taille des individus sur celle des gonades

Les indices gonadiques des individus des classes de taille [5,6[mm, [7,8[mm, [9,10[mm et [11,12[mm (Figure 23) issus de la population du détroit du Pas de Calais en 1995 (estimation globale pour les deux sexes, sauf pour la classe [9,10[mm) mettent en évidence que la part respective des gonades est différente entre les classes de tailles échantillonnées. Les indices gonadiques de ces différents individus présentent une tendance à l'augmentation sur la période considérée (Tau de Kendall, $p > 0,05$). La taille des gonades comparée à la taille du corps semble être d'autant plus importante que les individus approchent une taille de 9 à 10 mm. En effet, les individus des classes [5,6[mm et [7,8[mm présentent un RGS plus faible que les individus de la classe de taille [9,10[mm, alors que les individus de la classe [11,12[mm présentent un RGS comparable à ces derniers. Ces résultats confirment combien il est important de considérer l'effet de la taille des individus sur la taille des gonades lors de l'utilisation de méthode comme celle des indices gonadiques (Gonor, 1972).

La production de gamètes lors de la reproduction des individus appartenant à une classe de taille peut être défini comme étant le facteur multiplicatif permettant de passer de l'indice gonadique minimal de début de saison à l'indice le plus élevé proche de la période présumée de la ponte. Ainsi, cette production augmente légèrement de la classe [5,6[mm à la classe [7,8[mm, puis de la classe [7,8[mm à la classe [9,10[mm, alors qu'elle est minimale pour la classe [11,12[mm.

Classes de taille :	Production lors de la reproduction :
[5,6[mm	3,46
[7,8[mm	4,29
[9,10[mm	4,80 chez les mâles ; 7,61 chez les femelles
[11,12[mm	2,43

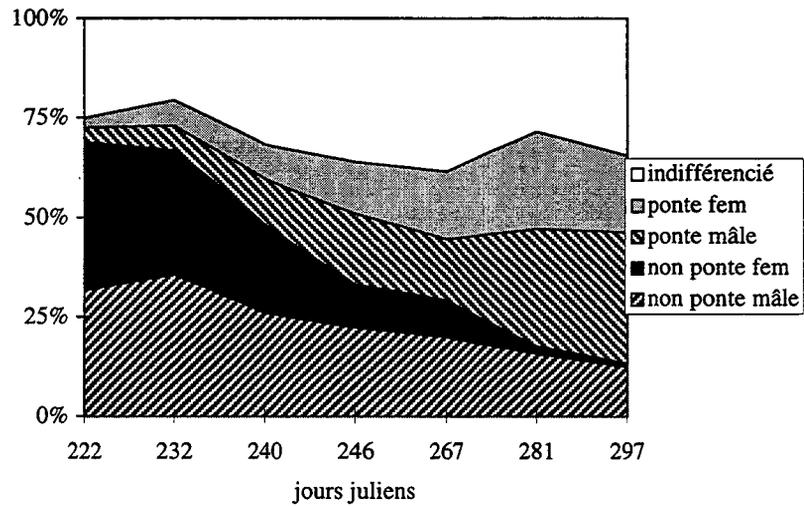


Figure 22 : Evolution de la proportion d'individus non sexuellement différenciables ou matures sans signe de ponte ou présentant des signes caractéristiques d'une émission de gamètes pour l'ensemble des classes de taille de $[0, 1 [$ à $[12, 13 [$ mm chez *Ophiothrix fragilis* .

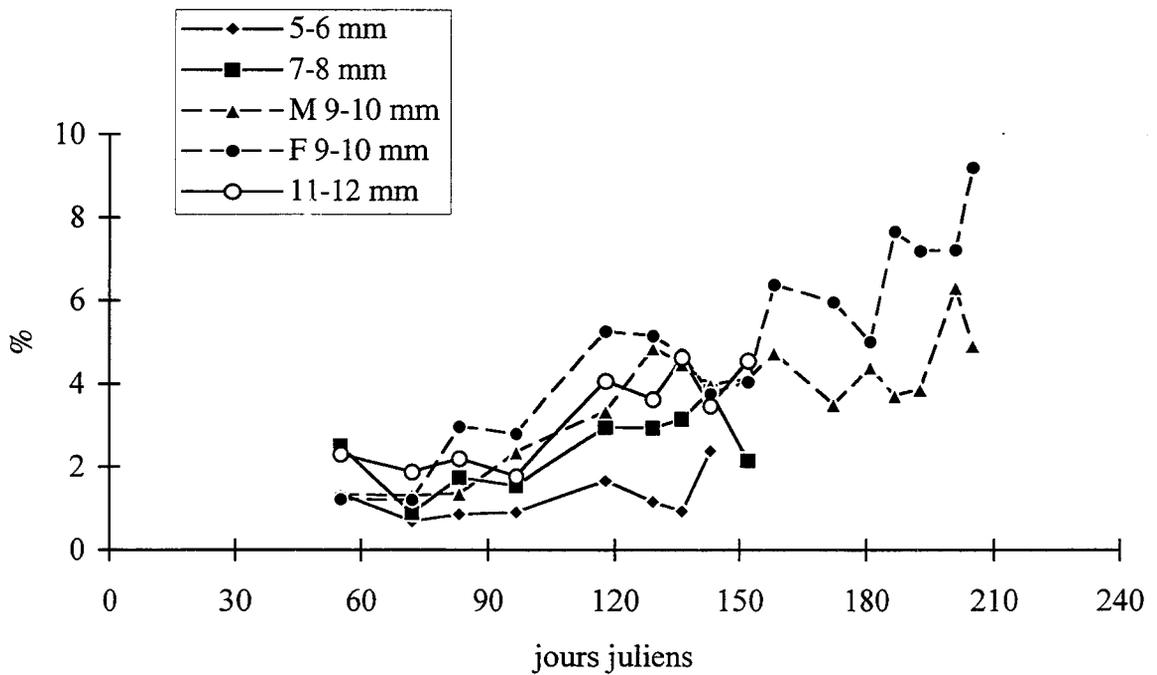


Figure 23 : Evolution temporelle du rapport gonado-somatique (%) pour les classes de taille $[5, 6 [$, $[7, 8 [$, $[9, 10 [$ et $[11, 12 [$ mm chez *Ophiothrix fragilis*.

IV.1.3. Complément au dosage des constituants principaux dans les gonades

Les différences d'évolution observées entre les mâles et les femelles au niveau du contenu lipidique des gonades ont soulevé le problème du non-dosage des phospholipides (lipides polaires) par notre méthode. Ces constituants sont en effet reconnus comme pouvant expliquer les écarts du niveau lipidique entre les sexes (Lawrence *et al.*, 1966 ; Lawrence, 1973) par augmentation du nombre de spermatozoïdes avec un haut contenu en phospholipides.

Les quatre dates de prélèvement choisies correspondent à des étapes clefs du cycle de reproduction : ce sont les périodes de repos hivernal, de maturation, de ponte et de post-ponte de fin de cycle. L'importance de répartir les dosages d'organes susceptibles de présenter des variations au cours d'un cycle a déjà été signalée par Boolootian (1966).

Les pesées des fractions polaires et neutres n'ont pu être réalisées avec la précision désirée, ainsi seules les proportions relatives de l'une ou de l'autre des fractions lipidiques, neutre ou polaire (Neu + Pol = 100%) seront utilisées.

Les dosages de lipides sous forme d'une fraction neutre et d'une fraction polaire révèlent une évolution identique chez les femelles et chez les mâles. La proportion des lipides neutres diminue de la période de repos hivernal jusqu'au moment proche de la ponte principale, puis augmente légèrement en période de post-ponte. La proportion des lipides neutres montrent une évolution tout à fait opposée à la précédente (Figure 24).

IV.1.4. Rôle des facteurs extrinsèques lors de la maturation et de la ponte

IV.1.4.1. Le cycle lunaire

L'évolution des indices gonadiques des femelles et des mâles lors du suivi du processus de maturation gonadique en 1995 et en 1996 aussi bien au niveau de la population d'*Ophiothrix fragilis* dans le détroit du Pas de Calais qu'au large de Roscoff ne semble pas révéler de changement au niveau de la maturation, de la libération de gamètes et de la restauration du stock gamétique lié au cycle lunaire (Figure 25). Il faut noter cependant que le pas d'échantillonnage appliqué lors de ces suivis n'a jamais permis d'observer des individus en cours de ponte et donc de situer précisément (au jours près) par rapport au cycle lunaire le moment de la libération des gamètes.

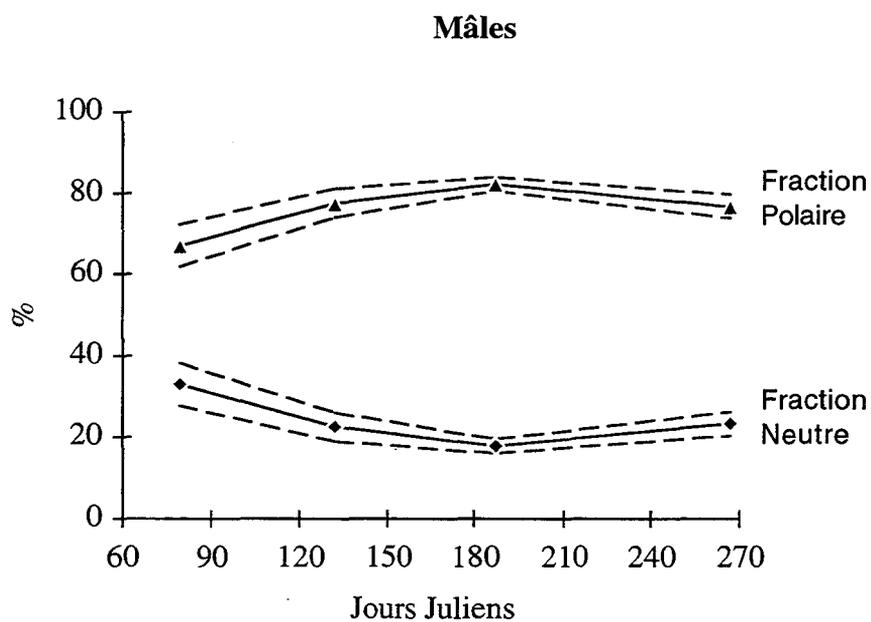
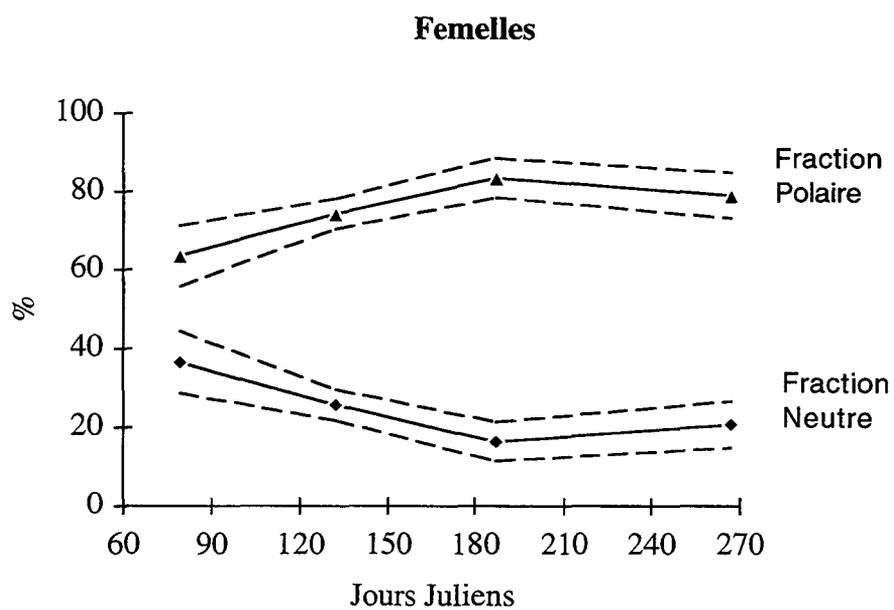


Figure 24 : Evolution temporelle des fractions lipidiques neutres et polaires (% de lipides totaux) dans les gonades des mâles et des femelles chez *Ophiothrix fragilis*.

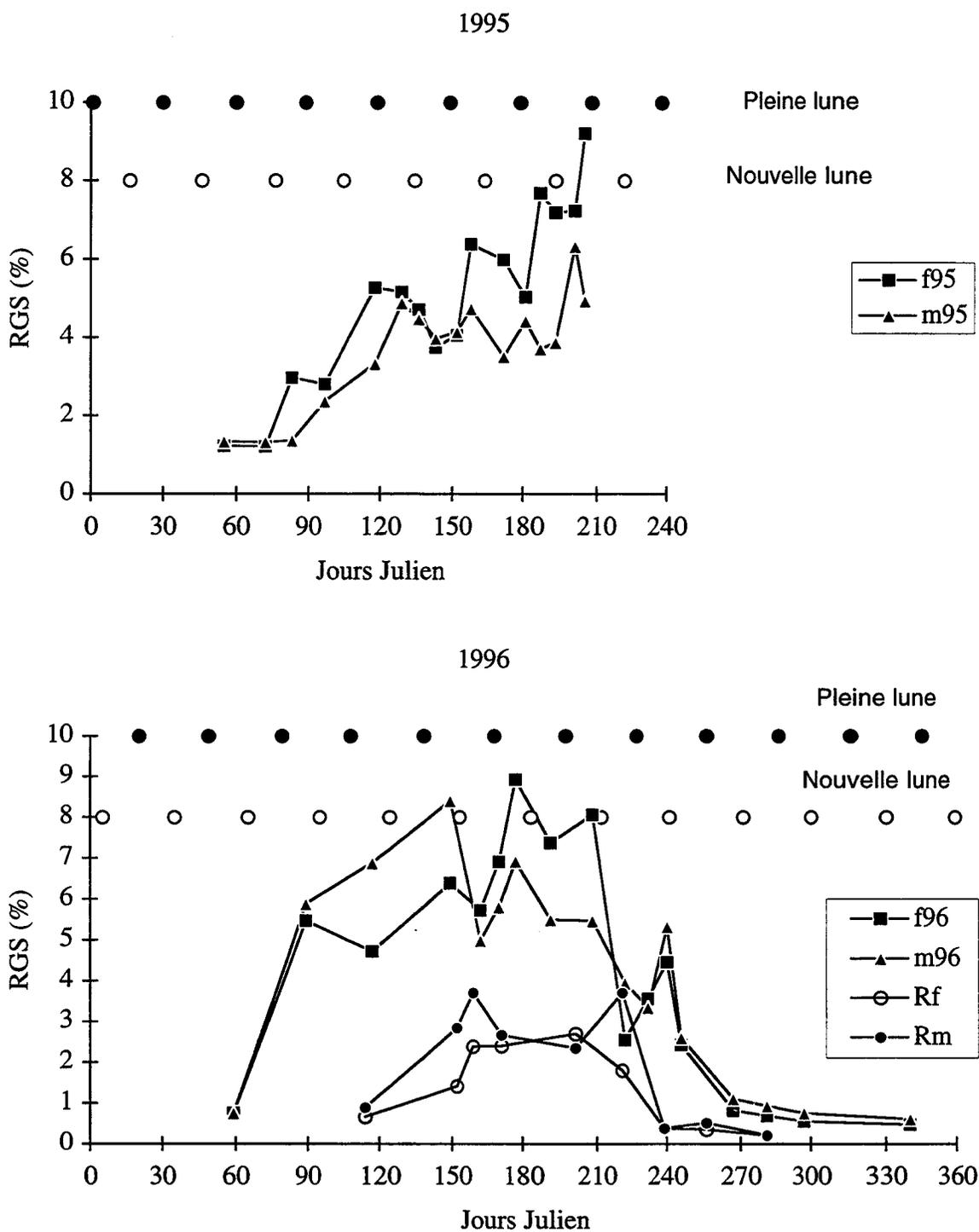


Figure 25 : Changement de phase de la lune et évolution temporelle de l'indice gonadique des populations d'*Ophiothrix fragilis* du détroit du Pas de Calais en 1995 et en 1996 et de Roscoff en 1996 (m : mâle ; f : femelles ; R : Roscoff).

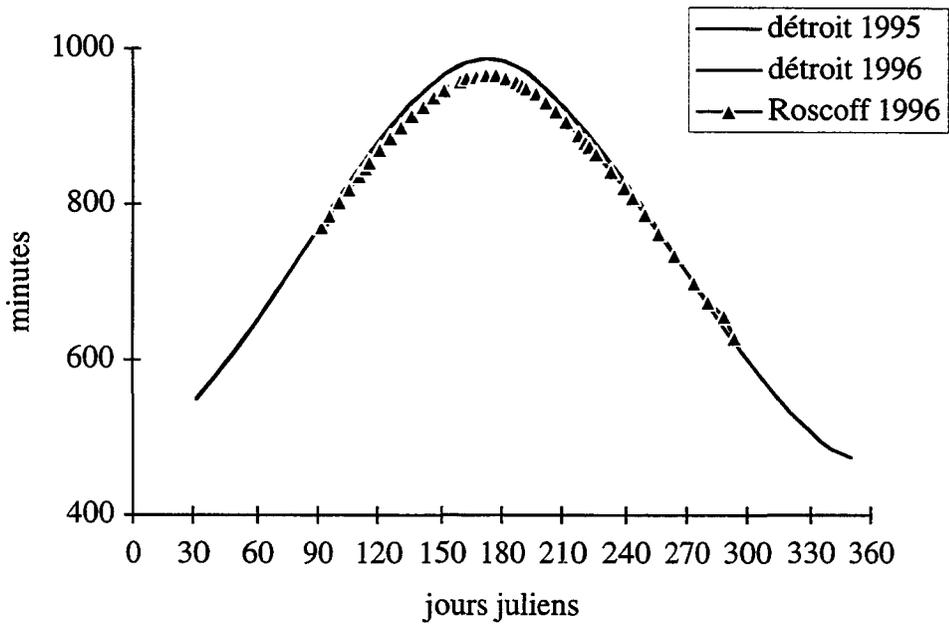


Figure 26 : Evolution temporelle de la durée du jour (minutes) dans le détroit du Pas de Calais en 1995 et en 1996 et au large de Roscoff en 1996.

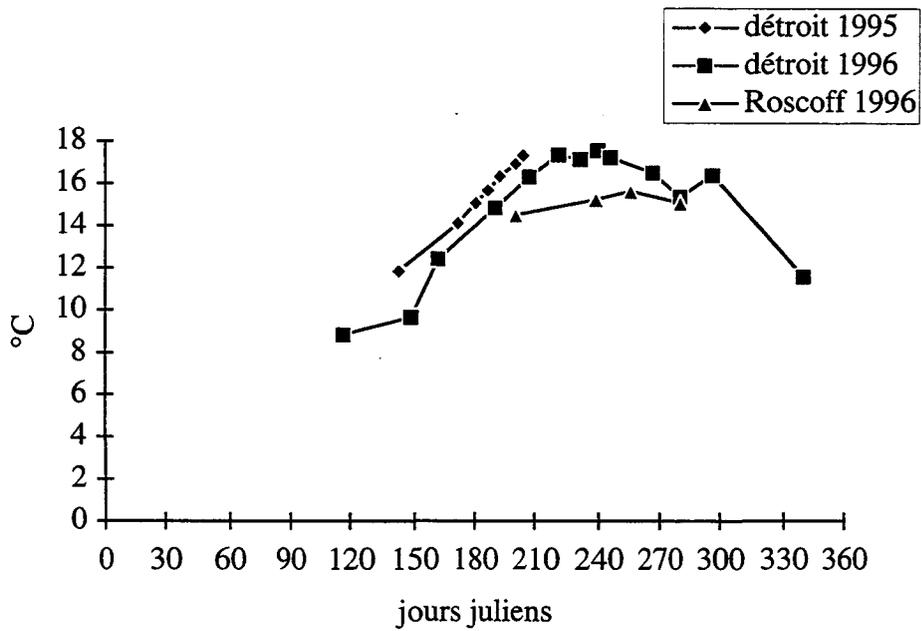


Figure 27 : Evolution temporelle de la température intégrée sur la colonne d'eau (°C) dans le détroit du Pas de Calais en 1995 et en 1996 et au large de Roscoff en 1996.

IV.1.4.2. La photopériode et les paramètres associés

Ce paramètre est pris en compte en tant qu'initiateur d'autres phénomènes hydrologiques et biologiques, tels que le réchauffement des eaux, la production primaire avec notamment les efflorescences algales.

La durée du jour est maximale (environ 16h30) à la fin du mois de juin quels que soient l'année et le site considéré (détroit du Pas de Calais 1995 : jour julien 172 ; 1996 : jour julien : 170 - Roscoff 1996 : jours juliens 171 à 177) (Figure 26). Ainsi, l'initiation de la maturation gonadique débute alors que la durée du jour s'allonge (environ 11h en février), et l'épisode le plus important de libération des gamètes débute lorsque cette durée diminue (environ 15h fin juillet).

Le réchauffement global lié à l'insolation croissante se répercute sur les masses d'eaux. Ainsi, en 1996 dans le détroit du Pas de Calais, le suivi de la température sur toute la colonne d'eau ayant été plus intensif, il est possible d'observer que les températures maximales sont atteintes fin août - début septembre. Les quelques données de 1996 sur ce même site et les données de 1996 à Roscoff semblent confirmer ce schéma d'évolution (Figure 27).

Ces augmentations de température des masses d'eau ont un rôle important sur la biomasse phytoplanctonique (appréciée par l'estimation des concentrations en chlorophylle *a*) et sur sa production. Dans le détroit du Pas de Calais en 1996, les concentrations en chlorophylle *a*, au fond et en surface, sont relativement importantes fin avril (proche de $4 \mu\text{g.l}^{-1}$) puis atteignent des niveaux plus bas ($< 2 \mu\text{g.l}^{-1}$) dès la fin du mois de mai (Figure 28 A et Annexe 4). A Roscoff en 1996, la concentration en chlorophylle *a* est moins importante en début de saison ($< 1 \mu\text{g.l}^{-1}$) puis augmente légèrement pour atteindre $1,2 \mu\text{g.l}^{-1}$ en surface et $2,4 \mu\text{g.l}^{-1}$ au fond à la mi-août (Figure 29 A et Annexe 4).

IV.1.4.3. Les autres paramètres hydrologiques

IV.1.4.3.1. *Détroit du Pas de Calais*

Les matières en suspension dans la masse d'eau présentent peu de variations lors du suivi de 1996. Les valeurs de surface et du fond sont comprises entre $17,4$ et $22,9 \text{ mg.l}^{-1}$, et $15,2$ et $23,7 \text{ mg.l}^{-1}$, respectivement. Les valeurs recueillies en surface et au fond sont comparables tout en restant sensiblement supérieures dans la masse d'eau proche du fond. En fin d'année, cette différence s'accroît (Figure 28 B et Annexe 4).

Le rapport C/N (carbone organique particulaire/azote organique particulaire) évolue de façon caractéristique au cours de l'année : il est d'abord représentatif d'un développement phytoplanctonique et de la matière organique inerte en début de saison (C/N entre 6 et 10), puis diminue à la fin du mois d'avril pour devenir caractéristique de la fraction phytoplanctonique (rapport proche de 6) puis de la fraction zooplanctonique et bactérienne (rapport proche de 4)

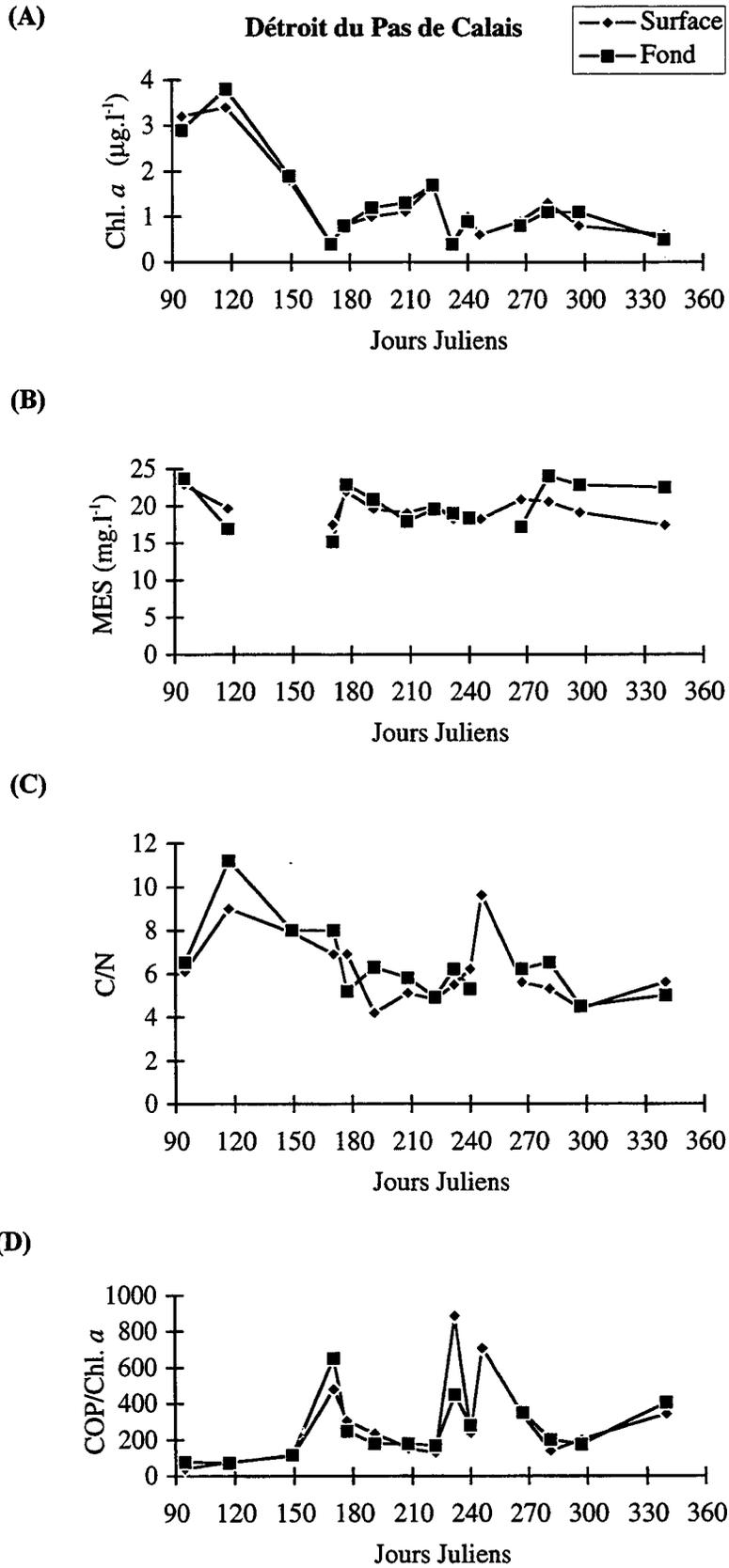


Figure 28 : Evolution temporelle (A) de la concentration en Chlorophylle *a* (Chl *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$), (B) de la quantité de matière en suspension (MES en mg.l^{-1}), (C) du rapport entre le carbone et l'azote organique particulaire (COP/NOP) et (D) du rapport entre le carbone organique particulaire et la concentration en Chlorophylle *a* (COP/Chl *a*) dans le détroit du Pas de Calais entre avril et décembre 1996.

jusqu'à la fin de l'année (Figure 28 C et Annexe 4). L'évolution du rapport COP/Chl *a* (carbone organique particulaire/chlorophylle *a*) confirme cette évolution. Les valeurs sont faibles en début de saison, caractéristiques d'une biomasse phytoplanctonique importante, qui va se dégrader et sera consommée, ce qui se traduira par une augmentation de ce rapport en mai et juin. Les valeurs redeviennent plus faibles de fin juin à début août, pour augmenter de nouveau jusque fin septembre. De fin septembre à fin octobre, le rapport est faible, signe d'un développement phytoplanctonique. Finalement, COP/Chl *a* deviendra caractéristique d'une population phytoplanctonique vieillissante ou soumise à la consommation (Figure 28 D et Annexe 4).

IV.1.4.3.2. Roscoff

Les matières en suspension dans la masse d'eau présentent une tendance nette à l'augmentation au fond de fin mai à début août (environ 4,5 à 20,5 mg.l⁻¹), puis une diminution pour atteindre 10,8 mg.l⁻¹ début septembre. Les valeurs de surface sont plus importantes qu'au fond dès le mois de mai et ne présentent pas de tendance significative au cours du suivi (τ de Kendall, $p < 0,05$). La quantité de matière en suspension en surface peut alors être proposée sous la forme d'une moyenne \pm écart type : 15,0 \pm 3,1 mg.l⁻¹ (Figure 29 B et Annexe 4).

Suite à des problèmes de conservation des échantillons, seuls quelques résultats des analyses élémentaires sont disponibles. Le rapport C/N (carbone organique particulaire/azote organique particulaire) évolue entre des valeurs caractéristiques de la matière organique inerte et celles du phytoplancton sans présenter de tendance attribuable à une succession classique : matière organique, phytoplancton, zooplancton (Figure 29 C et Annexe 4). Le rapport COP/Chl *a* est caractéristique de la faible concentration en chlorophylle *a* du site et son augmentation de fin mai à mi-juillet indique un vieillissement de la population phytoplanctonique ou un phénomène de grazing (Figure 29 D et Annexe 4).

IV.2. DISCUSSION

Le succès de la fécondation est un élément important dans le cycle de vie des espèces d'invertébrés benthiques marins à fécondation externe (Mortensen, 1931 ; Thorson, 1946 ; Chia & Bickell, 1983). Chez de nombreux Echinodermes, malgré la production massive de gamètes, le taux de recrutement reste faible. Chez ces organismes, les populations sont peu denses et les individus doivent présenter un comportement de regroupement au moment de la ponte pour augmenter le succès de la reproduction. Chez *Ophiothrix fragilis*, les populations denses sont reconnues pour avoir, entre autres, l'avantage de favoriser la rencontre des gamètes aussitôt après leur émission, dans la mesure où la ponte est synchronisée entre les mâles et les femelles (Thorson, 1946 ; Mileikovsky, 1967 ; Warner, 1971 ; Broom, 1975 ; Wilson, 1977 ; Pennington, 1985). Les conditions de base nécessaires au succès de la fécondation étant réunies, dans quelles conditions se déroule le cycle de reproduction de l'espèce et quels vont

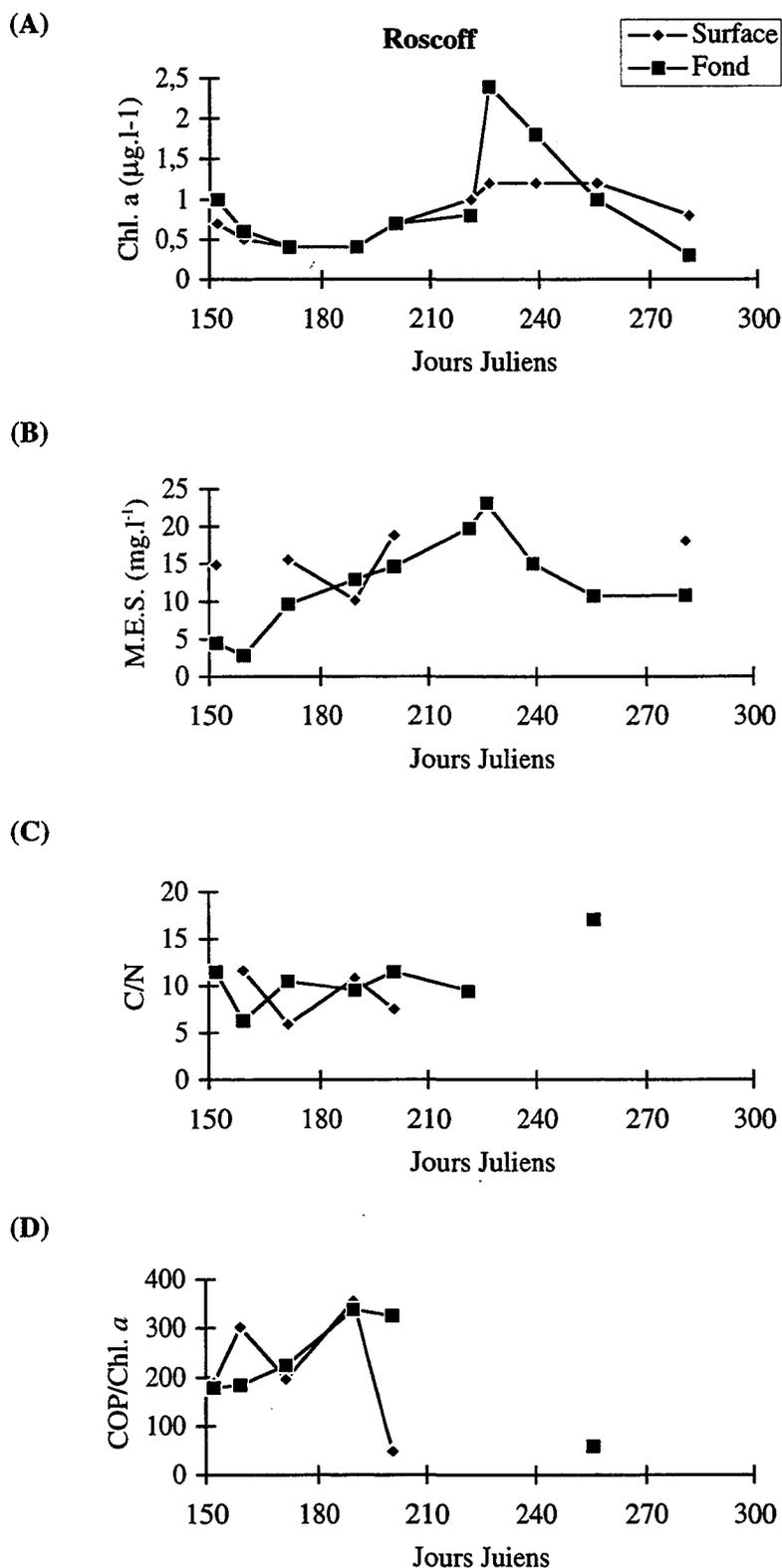


Figure 29 : Evolution temporelle (A) de la concentration en Chlorophylle a (Chl a en $\mu\text{g.l}^{-1}$), (B) de la quantité de matière en suspension (MES en mg.l^{-1}), (C) du rapport entre le carbone et l'azote organique particulaire (COP/NOP) et (D) du rapport entre le carbone organique particulaire et la concentration en Chlorophylle a (COP/Chl a) au large de Roscoff entre mai et octobre 1996.

être les facteurs internes ou environnementaux qui vont stimuler ou inhiber la maturation gonadique et la ponte ?

Cette étude de la maturation gonadique porte essentiellement sur des individus dont le diamètre de disque appartient à la classe de taille [9,10[mm, celle-ci étant la classe dominante de la population du détroit du Pas de Calais (Davoult, 1990). L'analyse des indices gonadiques révèle que ce rapport est dépendant de la classe de taille échantillonnée. La diminution de la production lors de la reproduction chez les individus les plus grands de notre échantillon (classe de taille [11,12[mm) est un phénomène connu chez les Echinodermes et est probablement lié à une diminution de l'activité de nutrition et métabolique avec l'âge (Guillou & Luningas, 1999). L'évolution des indices gonadiques est telle que les valeurs sont généralement supérieures à 0,5 % ce qui en fait un bon indicateur du déroulement du cycle de reproduction de l'espèce (Barker & Xu, 1991).

La population d'*Ophiothrix fragilis* du détroit du Pas de Calais est connue pour présenter 4 recrutements annuels : un recrutement principal en septembre, plus trois recrutements de moindre ampleur en février, avril et juin (Davoult *et al.*, 1990a). Le cycle de reproduction est marqué par des changements importants dans la constitution histologique (Gounin, 1993) et dans la taille des gonades. Les indices gonadiques évoluent, dans un premier temps, d'un niveau hivernal où les gonades sont en état de repos ou post-ponte. Les indices sont alors inférieurs à 1,5 % chez les femelles et chez les mâles. Puis, la maturation gonadique sera caractérisée par un accroissement du poids et du volume gonadique, tels que les indices les plus importants seront atteints en juin-juillet (entre 4,5 et 7,4 % selon l'année et le sexe). La libération massive des gamètes sera marquée par une chute importante des indices gonadiques fin juillet - début août qui présenteront alors des valeurs comparables à celles de début de saison. Ce schéma d'évolution est comparable pour les années 1995 et 1996, mais les niveaux atteints par les indices gonadiques sont sensiblement différents. Ce suivi régulier de l'évolution de la maturation gonadique grâce à l'utilisation d'un indice corporel confirme les résultats de Gounin (1993) dont l'indice de maturité (Patent, 1969) évolue de façon similaire sur une population échantillonnée de 1987 à 1989. A la vue des variations des différents stades gonadiques (stades I à V) au cours du cycle de reproduction (Gounin, 1993), il apparaît que la plus grande hétérogénéité des indices gonadiques mâles et femelles observée dans notre étude lors de la maturation soit liée à la présence simultanée de différents stades gonadiques avec une tendance à l'homogénéisation avant la ponte. Le suivi des diamètres ovocytaires (Davoult *et al.*, 1990a ; Gounin, 1993) confirme ce mélange d'individus de stades différents puisque les histogrammes mettent en évidence deux groupes d'ovocytes de tailles différentes. Cette homogénéisation progressive serait liée à une croissance différenciée, avec les individus issus du recrutement principal qui se développent plus lentement (du point de vue de la croissance somatique et germinale) que les individus des recrutements secondaires (Davoult *et al.*, 1990a ; Gounin, 1993).

La population d'*Ophiothrix fragilis* au large de Roscoff se caractérise par un schéma de maturation gonadique qualitativement identique, mais quantitativement différent. Le cycle est marqué par une évolution des indices gonadiques d'un niveau hivernal (< 1 %) à un niveau estival significativement différent, mais très inférieur (proche de 2,7 % chez les femelles et de 3,7 % chez les mâles) à celui atteint par les individus de la population du détroit du Pas de Calais.

Le cycle reproducteur de nombreux Echinodermes a été caractérisé en terme de changements de la composition biochimique de certains organes. Ces études sont, soit motivées par l'intérêt commercial de certaines espèces d'échinides (Fernandez, 1997), soit par l'étude de transfert énergétique entre deux organes clés des astérides (Lawrence, 1973 ; Barker & Xu, 1991), les gonades et les glandes digestives. Une telle approche a rarement été entreprise chez les ophiurides comme le signalait déjà Hendler (1991) dans sa revue sur la reproduction de cette famille. Les gonades d'*Ophiothrix fragilis* présentent une augmentation de leur contenu (mg.ind⁻¹) en protéines, glucides et lipides au cours de la maturation. Cependant, en terme de concentration de ces constituants biochimiques (mg.mg⁻¹ de gonades), bien que des variations existent, aucune n'apparaît corrélée à des événements du cycle reproducteur. Les protéines restent les constituants majeurs, devant les glucides puis les lipides. Ces deux derniers constituants sont bien connus comme forme de stockages énergétiques dans les gonades des échinides et dans les glandes digestives des astérides. Leur évolution dans les gonades d'*Ophiothrix fragilis* ne semble pas impliquer un rôle de réserve énergétique de ces gonades. De part leur proximité, l'estomac et les gonades sont en étroites relations et le transfert nutritif de l'un vers l'autre apparaît possible via les systèmes hémal, péri-hémal et le coelome péri-viscéral (Fergusson, 1982 ; Gounin, 1993). Les réserves accumulées dans la région basale des entérocytes de l'estomac sont conditionnées par la disponibilité de nourriture. Ainsi, pendant la période hivernale, ces réserves seront utilisées principalement pour la croissance somatique. Dès l'apparition de l'efflorescence algale printanière, les réserves se reconstituent et seront transférées aux gonades pour favoriser la maturation. Le milieu semble alors assez riche pour assurer aux ophiures des apports leur permettant la croissance somatique et germinale. Le stockage d'énergie dans les gonades n'est donc pas une nécessité. Les dosages permettant la séparation des lipides en une fraction de neutres et de polaires semblent confirmer ces observations. En effet, pour les femelles comme pour les mâles, la proportion de lipides polaires impliqués dans la constitution des structures membranaires augmente lors de la maturation (constitution du stock de gamètes) aux dépens de la proportion des lipides neutres qui sont une forme de stockage de l'énergie. Les conclusions de Lawrence *et al.* (1966) et Lawrence (1973) sur l'augmentation du nombre de spermatozoïdes avec un haut contenu en phospholipides qui marquerait les différences d'évolution du niveau lipidique dans les gonades entre les femelles et les mâles d'astérides et d'échinides ne s'appliquent donc pas à l'ophiure *Ophiothrix fragilis*.

L'évolution saisonnière des gonades d'*Ophiothrix fragilis* peut donc se résumer par une période de repos sexuel pendant l'automne et l'hiver, une période de différenciation puis de croissance au printemps, une période de maturité en été. Bien que les niveaux atteints par les indices gonadiques soient différents entre les femelles et les mâles, la période de libération massive des gamètes responsables du recrutement principal de septembre apparaît synchronique. Des observations de libérations spontanées de gamètes par les mâles lors des manipulations au laboratoire (cette étude ; F. Gentil, comm. pers.) semblent confirmer une initiation de la ponte par les mâles. Ce type de comportement a été observé chez de nombreuses ophiures : *Ophiura ophiura*, *Amphiura filiformis*, *Ophiocoma echinata*, *Ophioderma brevispinum*, *Ophiopholis aculeata*, *Ophiothrix orstedii* (Grave, 1916 ; Mortensen, 1920 ; Taylor, 1958 ; Mladenov, 1979 ; Litvinova, 1981 ; Hendler, 1991). Cependant, l'indice gonadique mâle étant moins élevé que celui des femelles, aucune adaptation ne semble exister pour augmenter la quantité de sperme nécessaire pour induire la ponte des femelles et pour féconder les oeufs qui seront dispersés (Hendler, 1991). A partir de ce schéma de maturation, plusieurs auteurs ont proposé de définir plus précisément les limites de ces différentes phases. Ainsi, McBride (1907) définit une période de ponte de mi-juin à mi-septembre pour une population de Plymouth. Mortensen (1931) réduit cette période de août à septembre. Cherbonnier (1951) situe la période de ponte entre mai et juillet pour une population de Roscoff. Allain (1974) la situe au même moment pour une population du golfe Normano-Breton. Dans sa revue sur la reproduction des ophiures, Hendler (1991) définit une période majeure de ponte de mai à septembre et une période mineure ou occasionnelle débutant dès le mois de mars et se prolongeant jusque novembre. Bien que les techniques utilisées dans ces études soient différentes : utilisations d'indice corporel, observations de la présence de nouvelles cohortes larvaires ou de juvéniles, ..., il peut être intéressant de considérer que les variations observées au niveau de la période de ponte soient liées à des différences environnementales modifiant le schéma global de la reproduction, favorisant certaines phases et en inhibant d'autres. Les facteurs généralement reconnus comme essentiels sont la disponibilité de nourriture, la température, la photopériode, comme cela a pu être suggéré par Boolootian (1966), Fenaux (1970 et 1972), Bowmer (1982), Byrne (1990), Barker & Xu (1991), George (1995). L'intérêt de la comparaison de plusieurs populations géographiquement différentes mais de la même espèce est de pouvoir distinguer le ou les facteur(s) important (s) dans le processus de maturation gonadique et éventuellement de le ou de les distinguer des facteurs responsables de la ponte (Lane & Lawrence, 1979 ; Hendler & Tyler, 1986).

Le contrôle du cycle reproducteur et notamment de la maturation gonadique et de la ponte chez de nombreux Echinodermes (essentiellement des échinides, des astérides) est reconnu comme fortement lié à des changements de seuils au niveau de facteurs comme la température, la salinité ou apparaît sous influence des cycles lunaires et tidaux, des changements qualitatifs et quantitatifs de l'illumination, des modifications dans la disponibilité de nourriture (revue par Giese, 1959 ; Boolootian, 1966 ; Giese & Pearse, 1974 ; Himmelman, 1981 ; Chia & Bickell,

1983). Chez l'ophiure *Ophiothrix fragilis*, le cycle lunaire ne semble pas avoir de rôle essentiel dans la mesure où l'initiation de la maturation n'est pas un phénomène brutal et que la ponte apparaît étalée sur plusieurs mois. Cette absence de relation entre le cycle lunaire et le cycle de reproduction est généralement admise chez les ophiures (Hendler, 1991). Cet auteur considère le résultat de Smith (1940) quant à une possible relation positive chez *Ophiothrix fragilis* comme une absence de rigueur dans l'étude. De plus, les rythmes endogènes dont la période est sous contrôle du cycle lunaire sont généralement insensibles aux variations de température, ce qui, nous le verrons, n'est pas le cas chez *Ophiothrix fragilis*, et sont généralement caractéristiques d'espèces habitant des régions où les amplitudes de marée sont faibles (Barnes, 1975).

La photopériode semble avoir un rôle sur la maturation et la ponte. La maturation gonadique d'*Ophiothrix fragilis* débute lorsque la durée du jour s'allonge et la ponte se déroule lorsque celle-ci diminue. L'espèce est reconnue comme possédant une photosensibilité dermale (Booolootian, 1966), mais aucune information n'est disponible quant à sa sensibilité vis à vis des modifications qualitatives et quantitatives de l'illumination. Cette apparente liaison avec la photopériode pourrait être liée à une sensibilité aux modifications de la température du milieu en réponse aux modifications de l'éclairement. En effet, les processus de reproduction sont plus sensibles à la température que n'importe quelles autres activités (Barnes, 1975). L'évolution de la température des masses d'eau est reconnue pour avoir un rôle dans le cycle de reproduction de nombreux Echinodermes et notamment les ophiures (Fenaux, 1970 et 1972 ; Tyler, 1977 ; Bowmer, 1982 ; Hendler & Tyler, 1986). Chez les deux populations étudiées, l'évolution des indices gonadiques se fait parallèlement à l'augmentation de température des masses d'eau en début de saison. Les individus seraient alors capables de percevoir des variations croissantes de température de l'ordre de quelques dixièmes de degré à partir des niveaux hivernaux les plus bas, puisque les plus fortes différences de température ne sont observées que quelque temps après le début de la maturation. La période de ponte principale a lieu lorsque les températures sont maximales. Les températures ont tendance à se stabiliser durant cette période, les ophiures détecteraient alors un seuil de température optimale pour la ponte.

Un autre facteur largement reconnu comme très important dans les processus de reproduction des Echinodermes est la quantité de nourriture disponible. La ponte est parfois directement sous le contrôle du phytoplancton en tant que source de nourriture afin d'assurer le succès du développement larvaire et la sédentarisation des jeunes recrues (Starr *et al.*, 1990 ; Hendler, 1991). La production phytoplanctonique au cours d'un cycle annuel classique présente une efflorescence algale printanière qui correspond à une grosse partie de la production, suivie de poussées estivales et automnales, aussi bien dans le détroit du Pas de Calais qu'au large de Roscoff (Quisthoudt, 1988 ; Sournia *et al.*, 1987). Les niveaux de concentrations en chlorophylle *a* atteints lors de ces blooms au large de Roscoff sont très inférieurs à ceux du détroit. De même, la production annuelle est moins importante au large de Roscoff (16 g N.m⁻².an⁻¹) que dans le détroit (40 g N.m⁻².an⁻¹) (Hoch, 1995). Lors des augmentations printanières de chlorophylle *a*, les organismes se trouvent alors dans des conditions où ils

dépassent un état d'équilibre entre la demande (métabolisme, développement gonadique, croissance) et la nourriture disponible. Au-delà de cet équilibre nécessaire à la maintenance seule, la croissance gonadique, puis somatique (fonction du gradient d'apport de nourriture) devient possible (Lawrence, 1987 ; Bourgoïn *et al.*, 1991). Les travaux sur le métabolisme d'*Ophiothrix fragilis* dans le détroit du Pas de Calais mettent en évidence des changements d'activité à différents moments du cycle annuel. Ainsi, avec l'augmentation de la disponibilité de la nourriture, la nutrition augmente, ceci étant révélé par l'augmentation de la production de pelotes fécales de mars à mi-mai (Davoult & Gounin, 1995b). L'excrétion ammoniacuée, considérée comme un indicateur indirect de l'état nutritionnel des ophiures (Davoult *et al.*, 1991) augmente considérablement de mars à juillet, c'est à dire du début de la maturation gonadique jusqu'à la ponte. Les ophiures ne semblent donc pas limitées par la nourriture lors du développement gonadique dans le détroit du Pas de Calais. Les indices gonadiques plus faibles mis en évidence sur la population au large de Roscoff sont certainement liées à la différence de nourriture disponible dans cet environnement dont les caractéristiques hydrologiques sont reconnues comme modifiant la chronologie d'apparition de l'efflorescence de diatomées. Par exemple, Sournia *et al.* (1987) ont mis en évidence une concentration maximale en chlorophylle *a* de 5,5 $\mu\text{g.l}^{-1}$ en juin 1985.

Il n'existe donc pas de facteur unique responsable de la maturation et de la ponte. Les individus répondent aux modifications saisonnières de l'environnement par un rythme saisonnier de reproduction. Certains facteurs comme la disponibilité de nourriture, la température de l'eau sont plus importants que d'autres (photopériode, température de l'air), qui ne servent que de catalyseur. Les tendances saisonnières nettes observées dans les variations de ces différents paramètres sont responsables de la synchronisation des processus de reproduction. Dans les zones tropicales, où la température, la lumière, la nourriture sont "constantes" ou fluctuent sans grande tendance autour d'une valeur moyenne, la synchronisation ne sera pas toujours observée (Barnes, 1975).

CHAPITRE V

CYCLE SAISONNIER DE PRESENCE LARVAIRE

CHEZ *OPHIOTHRIX FRAGILIS*

CHAPITRE V

CYCLE SAISONNIER DE PRESENCE LARVAIRE CHEZ *OPHIOTHRIX FRAGILIS*

INTRODUCTION

Selon la théorie du "supply-side ecology", la disponibilité des larves est souvent considérée comme une cause déterminante de la limitation du recrutement et de sa variabilité spatiale et temporelle (Gaines & Rougharden, 1985). Les études du recrutement des populations à cycle de vie benthopélagique considèrent généralement trois étapes : la dispersion larvaire, les processus en couche limite de fond et la dynamique des populations de post-larves et de juvéniles (Cameron & Schroeder, 1980 ; Harold *et al.*, 1991 ; Thiébaud *et al.*, 1992 ; Olivier, 1997).

Au commencement de la phase pélagique, la distribution horizontale des larves d'invertébrés marins correspond à celle des parents et donc à des aires favorables à la sédentarisation et à la survie des juvéniles (Young & Chia, 1987). Les courants et les turbulences qui sont des processus très importants pour ces organismes de petite taille et à faible capacité de déplacement que sont les larves (Rotschild & Osborn, 1988 ; Raby *et al.*, 1994) vont être responsables de leur advection loin des sites de ponte et la distance ainsi parcourue sera fonction de la durée de la phase larvaire pélagique (Okubo, 1980 ; Pedrotti & Fenaux, 1992 ; Shanks, 1995). Cette dispersion dépend également des capacités de déplacement actif de ces larves et de la période de ponte (Hill, 1991). Dans les zones côtières, les processus hydrodynamiques sont considérés comme les agents principaux de la distribution horizontale du zooplancton (Haury, 1976 ; Haury & Wiebe, 1982).

La Manche constitue un modèle idéal de zone soumise à un régime hydrodynamique hautement advectif et dispersif. L'importance écologique d'*Ophiothrix fragilis* justifie l'intérêt de l'étude du recrutement, cependant un étalement de la période de ponte ne favorise pas l'étude du transport larvaire (Gaines & Bertness, 1992).

Les premiers résultats de l'étude du recrutement d'*Ophiothrix fragilis* ont suggéré que l'hypothèse la plus probable, quant à l'origine des larves, est une population située au sud, susceptible d'alimenter celle du détroit du Pas de Calais grâce à la dérive résiduelle moyenne. Cependant, compte tenues des possibilités de transport inverse sur des périodes plus ou moins longues dominées par des vents de secteur nord-est (Belgrano *et al.*, 1990 ; Salomon, 1991), un autorecruement d'au moins une faible partie des larves autochtones ne peut être exclu (Davoult *et al.*, 1990a). L'individualisation d'une masse d'eau côtière, canalisée par les courants de marée et limitée par une structure frontale (Brylinski & Lagadeuc, 1990), pourrait jouer un rôle important dans la limitation de la dispersion larvaire.

Dans cette étude de la variabilité spatio-temporelle de la distribution et de l'abondance des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* dans un environnement macrotidal, les principaux processus

physiques et biologiques qui contrôlent les flux d'individus entre les différentes écophases et assurent la pérennité des stocks adultes seront envisagés. Plus précisément, dans quelles conditions la production larvaire est-elle couronnée de succès ? Quels sont les mécanismes qui peuvent limiter la dispersion des larves ? Les larves sont-elles actives ou passives vis à vis de l'hydrodynamisme ? Cette approche devrait permettre de poser quelques hypothèses sur les mécanismes de contrôle de l'abondance des jeunes recrues à l'interface eau/sédiment.

V.1. RESULTATS

V.1.1. Evolution spatio-temporelle de l'abondance des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*

La variabilité spatiale et temporelle de l'abondance des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* dans le détroit du Pas de Calais a été caractérisée grâce à une série de prélèvements zooplanctoniques entre 1995 et 1996. Les principaux enseignements acquis ont fait l'objet d'une publication.

→ Lefebvre A. & D. Davoult, 2000. Larval distribution of *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata: Ophiuroidea) in a macrotidal area, the Dover Strait (eastern English Channel, France). *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, in press.

LARVAL DISTRIBUTION OF *OPHIOTHRIX FRAGILIS* (ECHINODERMATA: OPHIUROIDEA) IN A MACROTIDAL AREA, THE DOVER STRAIT (EASTERN ENGLISH CHANNEL, FRANCE).

Lefebvre A. and D. Davoult *

Station Marine de Wimereux, Université des Sciences et Technologies de Lille, UPRES-A 8013 du CNRS, BP 80, 62930 WIMEREUX, France.

E-mail : lefebvra@pop.univ-lille1.fr

* present adress: Université du Littoral Côte d'Opale, Maison de la Recherche en Environnement Naturel, UPRES-A 8013 du CNRS, BP 59, 62930 WIMEREUX, France.

Seasonal and spatial variations in the distribution and abundance of *Ophiothrix fragilis* larvae (2-arm to 8-arm stages) were determined from a series of plankton net tows in the Dover Strait in 1995 and 1996. Ophioplutei appeared in the plankton between June and September. Larval population was constituted by ophioplutei from different spatio-temporal origins. A major fraction of the ophioplutei observed in the Dover Strait might come from a population localised southward.

Reproduction of *Ophiothrix fragilis* in the Dover Strait is cyclical with higher gonad index in June and July which leads to a main benthic recruitment in September and a resting phase between September and February (Davoult et al., 1990; Lefebvre et al., 1999). In the peculiar hydrodynamical conditions of the Dover Strait, eggs then planktonic larvae will be scattered in the water mass mainly by advection and diffusion (Thorson, 1950 ; Mileikovsky, 1971). Nevertheless, the low variability of recruitment and abundance of the population contrasts with the environmental variability, with the fluctuation of abundance and the switch of dominance of species in neighbouring communities (Dewarumez et al., 1986; Dauvin et al., 1993). To understand and to predict abundances, population growth rate and population structure of a species with a benthic-pelagic life cycle, it is necessary to understand the importance of the physical, chemical and biological properties and processes that affect individuals within both planktonic and benthic phases. A first approach on the pelagic stage was composed of the study of the seasonal and spatial variations in the distribution and abundance of *O. fragilis* larvae (2 to 8-arm stages) determined from a series of plankton net tows in the Dover Strait in 1995 and 1996.

Along the French coast of the eastern English Channel, a macrotidal area governed by tidal currents alternating and parallel to the coast, fluvial supplies, distributed from the Bay of Seine to Cape Gris-Nez, generate a frontal area (Brylinski & Lagadeuc, 1990). In the Dover Strait, gravels and pebbles are colonised by a sessile epifaunal community, where the brittle-star *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) is dominant. This species has a density of 1500-2000 ind.m⁻²

(Davoult, 1990) and accounts for approximately 63 % of the total biomass of the community (281 gAFDW.m⁻²) (Migné & Davoult, 1997).

The different plankton samples were taken with vertical tows (200 µm mesh net) from the bottom to the surface off Cape Gris-Nez at station B (50°55'800 N; 1°34'720 E) located in the area of maximum adult population of *O. fragilis* (Davoult et al., 1990) and at an inshore and an offshore stations (outside the area of the adult population), respectively, stations A (50°55' N; 1°36'190 E) and C (50°56'580 N; 1°33'285 E). Sampling was carried out from February to July 1995 at the three stations and from February to december 1996 at the station B and from June to October 1996 at stations A and C . In 1996, plankton tows were made near the end of the flood tide in order to sample a new water mass. The mean sample volume was approximately 5.5 m³ at station A, 8 m³ at station B and 11 m³ at station C (mean depth of 22 m, 32 m and 44 m, respectively). After sampling, the zooplankton was immediately fixed in 5 % formaldehyde. Representative aliquots of 20 % were taken from samples after homogenisation according to Frontier's method (1972) and were observed under a binocular microscope. The different larval stages (2, 4, 6 and 8 arm-stages) of *O. fragilis* were isolated using the identification keys of McBride (1907). For almost each date, water masses were characterized by probe profile using pressure, temperature, density and salinity data.

Temporal variations of temperature on the whole water column followed a typical bell curve, with temperature approximately 12 °C at the beginning of June rising to 18 °C at the end of August before the winter lower values. At the annual scale, the water column was homogeneous with salinity differences in the whole water column which did not exceed 0.1 p.s.u.. Salinity ranged from 33.4 to 34.9 p.s.u. inshore to offshore. Adult population of *Ophiothrix fragilis* was then in typical coastal or intermediate waters (Brylinski et al., 1984). From June to September, anticyclonic conditions (wind from the north-east sector) occurred during a period of several days (up to 18 consecutive days in 1995, 14 in 1996). Consequently, water transport was reduced or even reversed (Belgrano et al., 1990), thus favouring larval retention of larvae near the releasing area, allowing self recruitment.

Temporal and spatial changes of abundances or relative frequencies of the different larval stages of *O. fragilis* showed high variations during the periods sampled (Table 1 and Figure 1). In 1995 and 1996, *O. fragilis* ophioplutei appeared in the plankton at the beginning of June to the end of September. This period of occurrence of ophioplutei was in agreement with the reproductive period of the adults of the local population and confirmed that gamete release was spread out over several months (Davoult et al., 1990).

The input of 2-arm larval stage at the end of July 1995 or at the beginning of August 1996 and the change in the relative abundance of the different larval stages: preponderance of older larval stage with competent larvae able to settle at the end of August and at the beginning of September (100 % of 6- and 8-arm stages, with up to 620 8-arm larvae.m⁻² the 02.09.1996), confirmed the demographic observations of Davoult et al. (1990) who found the major benthic recruitment to be in the beginning of September. All the inputs of 2-arm larval stage (1,5 days

old according to McBride, 1907) corresponded to an autochthonous spawning, whereas older larvae might have an allochthonous origin. This latter hypothesis was confirmed by Salomon simulation in the English Channel (1990) and by Lagadeuc & Brylinski (1987) who concluded that settled individuals of the Annelid *Polydora ciliata* observed in the Dover Strait were of allochthonous origin. It seemed that ophioplutei observed in the area between June and September were constituted by cohorts from different spatial and temporal origins. As gamete release was more important around station B (because of adults concentration), this distribution revealed that larvae were dispersed in the water mass. The frontal area could limit or allow the offshore expansion of ophioplutei according to the tidal cycle, whereas the Cape Gris-Nez could favour the projection of inshore water. This phenomenon was certainly dependent upon the intensity, direction and variability of the local hydrodynamism. Further investigations will be needed to achieve informations on the vertical and horizontal distribution of the ophioplutei in different tidal conditions (neap-tide and spring-tide) and during a tidal cycle (ebb-tide and flood-tide).

REFERENCES

- Belgrano, A., Vincx, M., Dewarumez, J. M., Richard, A., Craeymeersch, J. & Heip, C., 1990. Recruitment of meroplanktonic larvae in the Southern Bight of the North Sea. *Oceanis*, **16**, no. 3, 225-243.
- Brylinski, J.M, Dupont J. & Bentley D., 1984. Conditions hydrologiques au large du cap Gris-Nez (France) : Premiers résultats. *Oceanologica Acta*, **9**, 457-467.
- Brylinski, J.M. & Lagadeuc, Y., 1990. L'interface eaux côtières/eaux du large dans le Pas-de-Calais (côte française) : une zone frontale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **311**, 2, 535-540.
- Davoult, D., 1990. Biofaciès et structure trophique du peuplement des cailloutis du Pas-de-Calais (France). *Oceanologica Acta*, **13**, 335-348.
- Davoult, D., Gounin, F. & Richard, A., 1990. Dynamique et reproduction de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas de Calais (Manche orientale). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **138**, 201-216.
- Dauvin, J.-C., Dewarumez, J.M., Elkaim, B., Bernardo, D., Fromentin, J.M. & Ibanez, F., 1993. Cinétique de *Abra alba* (Mollusque bivalve) de 1977 à 1991 en Manche-Mer du Nord. Relation avec les facteurs climatiques. *Oceanologica Acta*, **16**, 413-422.
- Dewarumez, J.M., Quisthoudt, C. & Richard, A., 1986. Suivi pluri-annuel du peuplement à *Abra alba* dans la partie méridionale de la Mer du Nord (région de Dunkerque-France). *Hydrobiologia*, **142**, 187-197.
- Frontier, S., 1972. Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **8**, 121-132.
- Lagadeuc, Y. & Brylinski, J. M., 1987. Transport larvaire et recrutement de *Polydora ciliata* (annélide polychète) sur le littoral boulonnais. *Cahier de Biologie Marine*, **28**, 537-550.

- Lefebvre A., D. Davoult, F. Gentil & Janquin M.A., 1999. Spatio-temporal variability in the gonad growth of *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata: Ophiuroidea) in the English Channel and estimation of carbon and nitrogen outputs towards the pelagic system. *Hydrobiologia*, **414**, 25-34.
- McBride, C.W., 1907. The development of *Ophiothrix fragilis*. *Quarterly Journal of Microscopical Science*, **51**, 557-606.
- Mileikovsky, S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance : a re-evaluation. *Marine Biology*, **10**, 193-213.
- Migné, A. & Davoult, D., 1997. Distribution quantitative de la macrofaune benthique du peuplement des cailloutis dans le détroit du Pas de Calais (Manche orientale, France). *Oceanologica Acta*, **20**, 453-460.
- Salomon, J.C., 1990. Role of instantaneous and long-term water movements on the recruitment and life of benthic fauna in the English Channel. *La mer*, **28**, 211-217.
- Thorson, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Review*, **25**, no.1, 1-45.

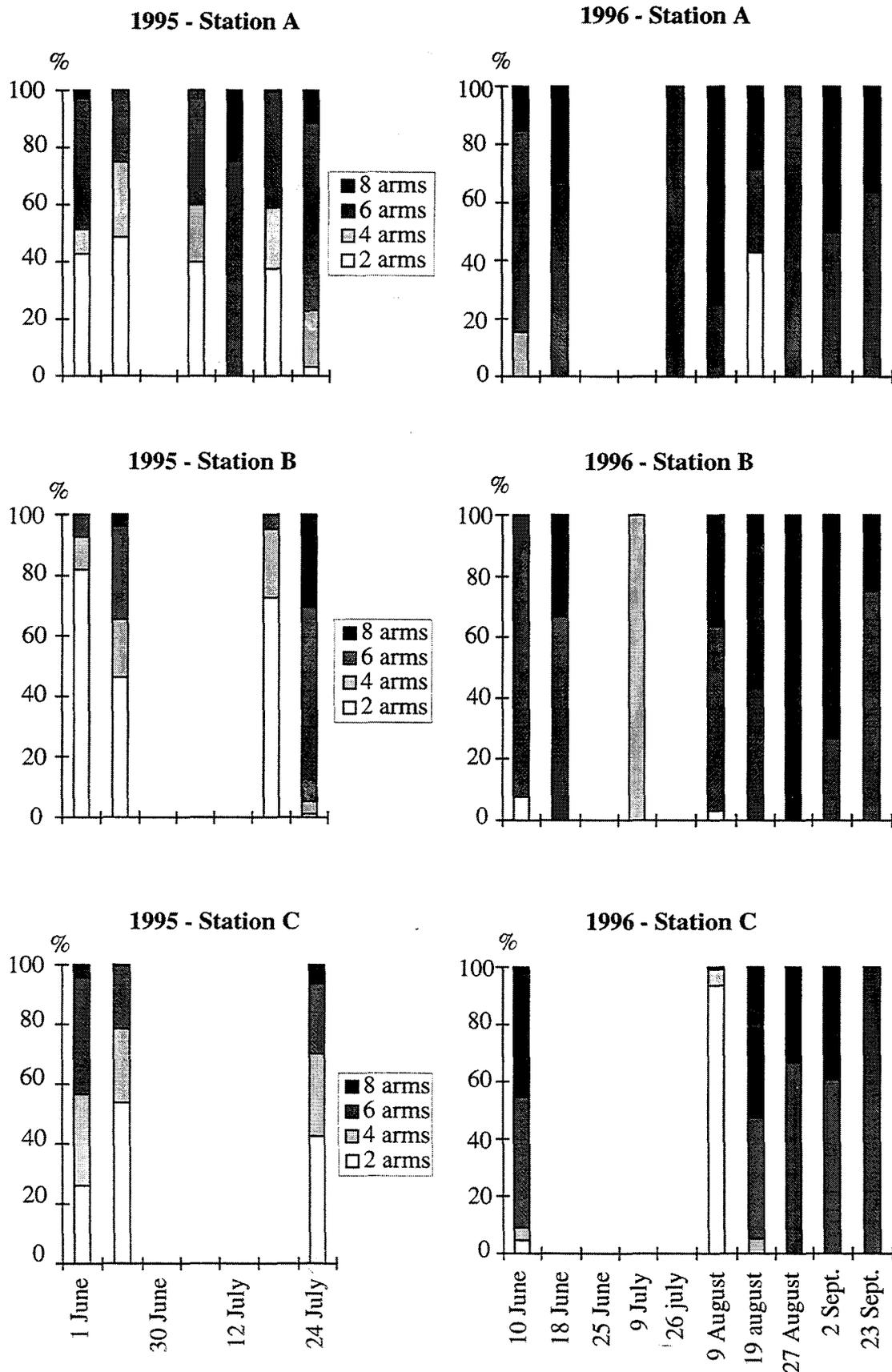


Figure 1: Spatio-temporal changes in the relative abundance of the different larval stages in *Ophiothrix fragilis* in 1995 and 1996.

Table 1. *Change in space and time of the different larval stages total abundance (ind.m⁻²) of Ophiothrix fragilis during the 1995 and 1996 cruises.*

	Date	Station A	Station B	Station C
1995	1 June	1440	552	960
	21 June	2768	200	2992
	30 June	0	0	0
	6 July	40	0	0
	12 July	32	0	0
	20 July	2768	1984	0
	24 July	968	4320	376
		Station A	Station B	Station C
1996	10 June	208	260	880
	18 June	24	24	0
	25 June	0	0	0
	9 July	8	0	0
	26 July	0	16	0
	9 August	1528	80	512760
	19 August	352	140	380
	27 August	40	12	60
	2 September	480	680	1020
23 September	32	440	64	

V.1.1.1. Distribution larvaire

Le schéma global d'évolution de l'abondance des ophioplutei est présenté dans l'article sus-cité. Les principaux éléments à retenir sont les suivants :

- La présence des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* s'étend de juin à septembre dans le détroit du Pas de Calais.

- Les échantillons sont constitués d'un mélange d'ophioplutei de différents stades larvaires et suggèrent ainsi une origine spatio-temporelle différente des larves.

- L'évolution des abondances des stades les plus âgés permet de conclure à une alimentation en larves compétentes de la population d'adultes dès le mois de juin. Les plus fortes abondances des stades à 8 bras en fin d'été confirment les observations de Davoult *et al.* (1990a) quant à un recrutement principal en septembre.

V.1.1.2. Facteurs abiotiques

L'évolution globale de la température, de la salinité dans le détroit du Pas de Calais en 1995 et 1996 est résumée dans l'article sus-cité.

L'observation de la vitesse et de la direction du vent dans le détroit du Pas de Calais entre juin et septembre en 1995 et 1996 confirme l'importance des périodes de vents de secteurs sud-ouest et des périodes anticycloniques avec des vents de secteur nord-est. La vitesse de ces vents reste modérée. Elles sont généralement de l'ordre du niveau 3 sur l'échelle de Beaufort, c'est à dire comprises entre 3,3 et 5,3 m.s⁻¹ (Figures 30, 31 et 32).

V.1.2. **Biométrie larvaire**

L'étude du recrutement nécessite la connaissance de la biologie larvaire, ainsi le développement d'*Ophiothrix fragilis* du stade larvaire à 2 bras jusqu'au stade à 8 bras a été caractérisé par la mesure de la longueur du corps et du bras postéro-latéral (+ baguette somatique). Le rôle de certains paramètres environnementaux dans le déroulement de cette phase larvaire ainsi que dans l'enchaînement des différents stades est discuté. L'ensemble de ces résultats a fait l'objet d'une publication.

→ Lefebvre A. & D. Davoult, 1997. *Recrutement d'Ophiothrix fragilis (Echinoderme : ophiuride) en Manche orientale : étude biométrique. J. Rech. Océanogr., 22 (3) : 109-116.*

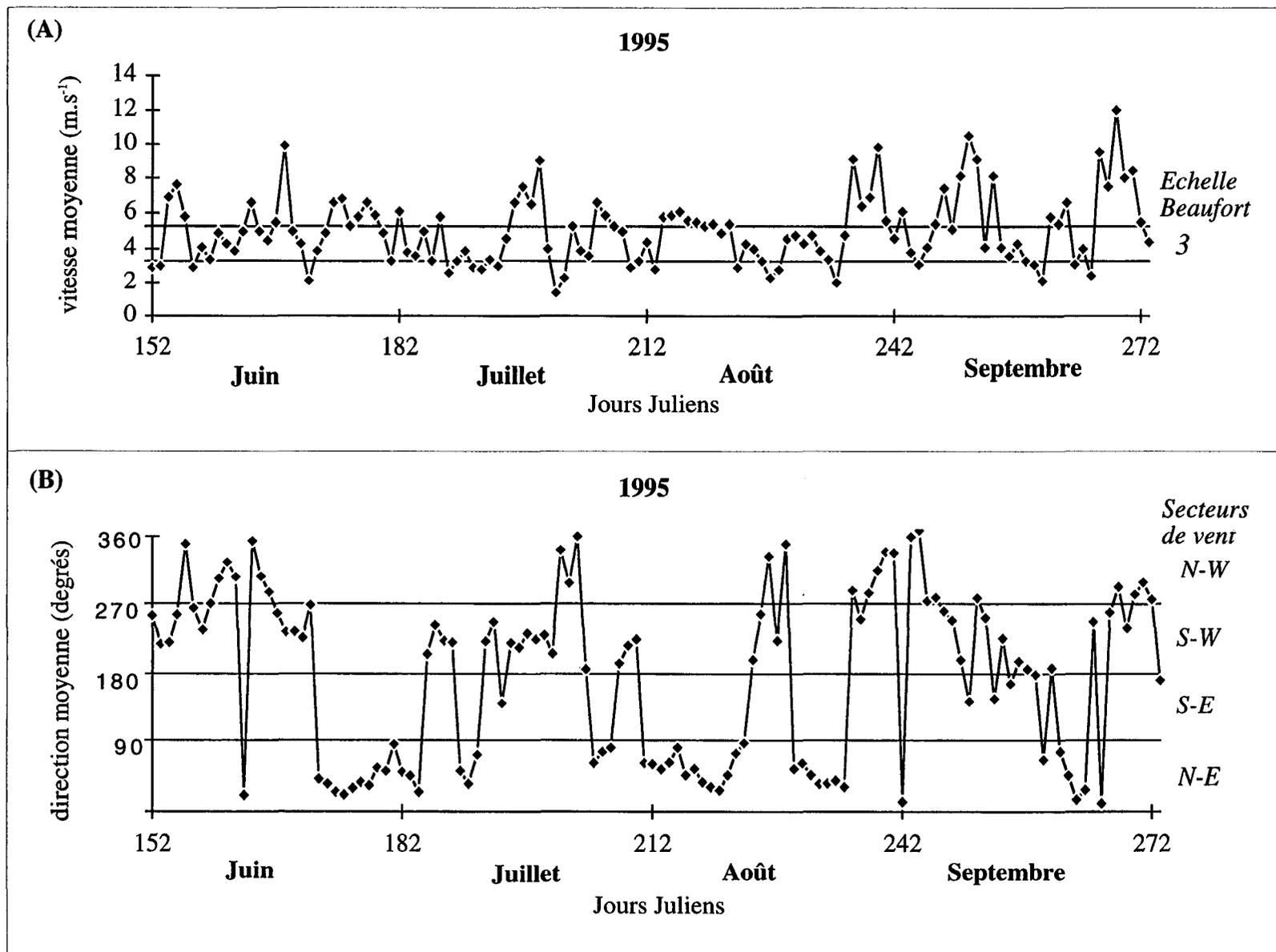


Figure 30 : Conditions de vent lors de la période de présence larvaire d'*Ophiothrix fragilis* en 1995.
 (A) Vitesse journalière moyenne (m.s⁻¹). (B) Direction journalière moyenne (degrés).

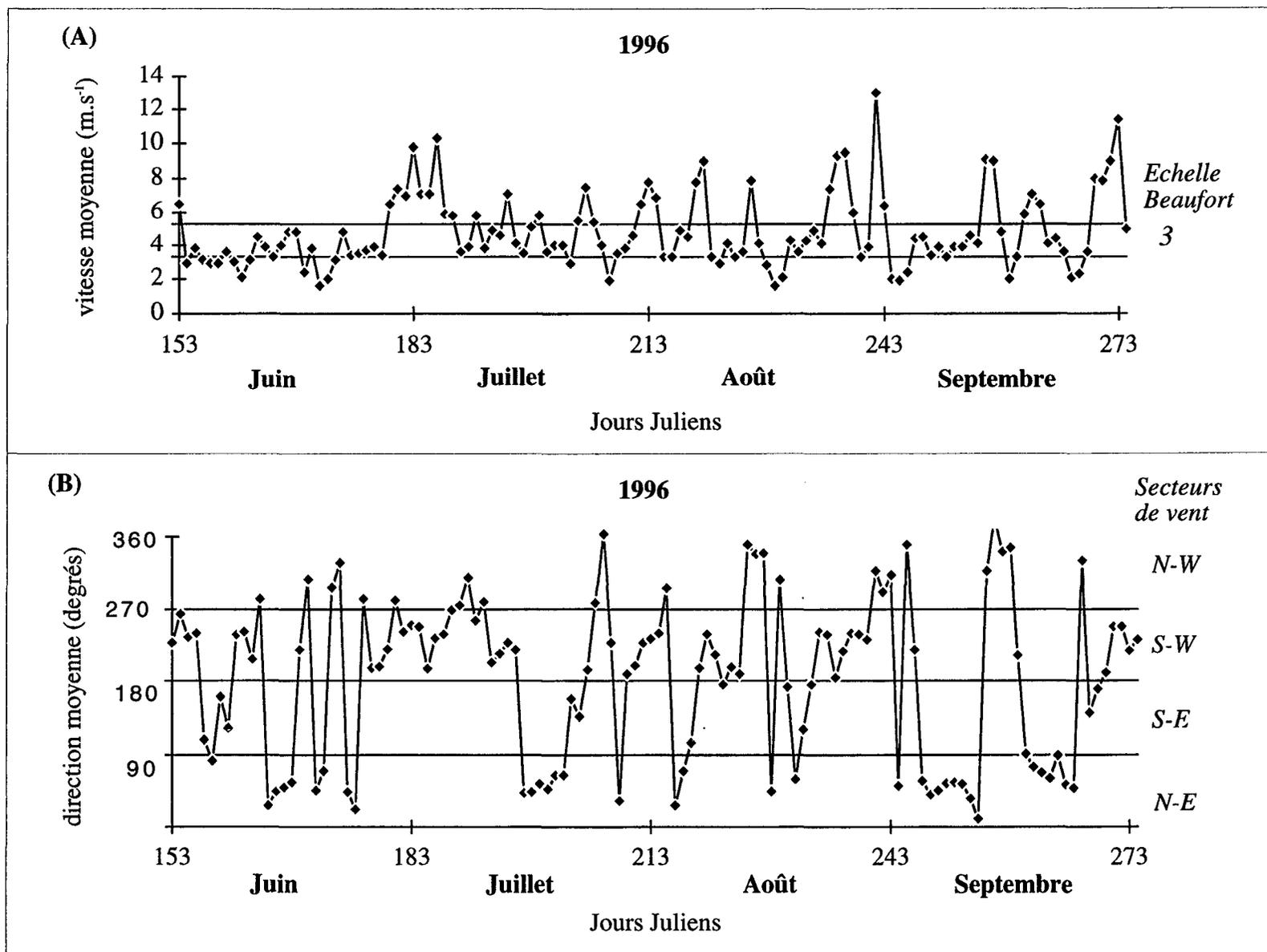


Figure 31 : Conditions de vent lors de la période de présence larvaire d'*Ophiothrix fragilis* en 1996.
 (A) Vitesse journalière moyenne (m.s⁻¹). (B) Direction journalière moyenne (degrés).

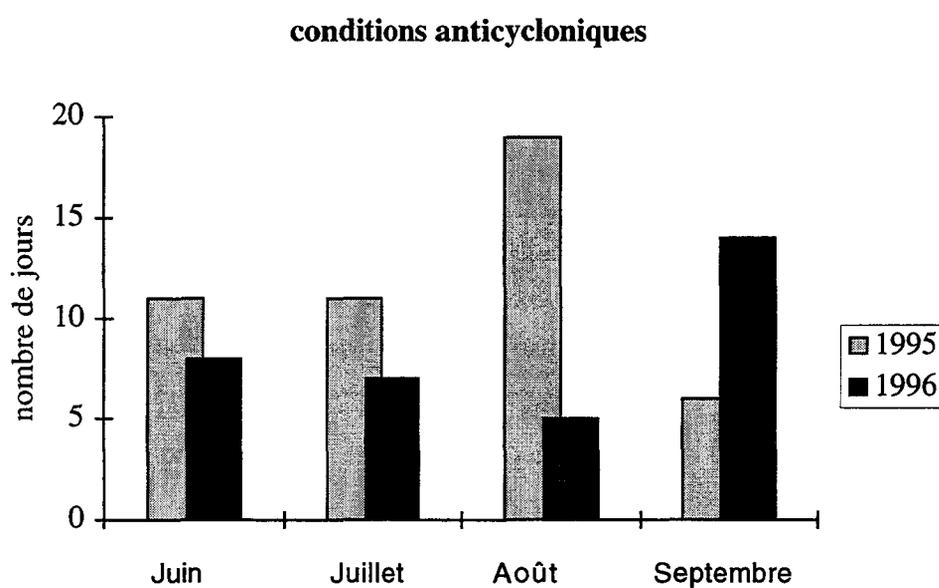


Figure 32 : Nombre de jours de conditions anticycloniques (vent de secteur nord-est) en 1995 et en 1996 lors de la période de présence larvaire d'*Ophiothrix fragilis* .

RECRUTEMENT D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS* (ÉCHINODERME : OPHIURIDE) EN MANCHE ORIENTALE : ÉTUDE BIOMÉTRIQUE

Alain LEFEBVRE et Dominique DAVOULT

Université des Sciences et Technologies de Lille, E.R.S. 395 du CNRS
Station Marine de Wimereux, 28 Avenue Foch, B.P. 80, 62930 Wimereux, France

Mots clés : Ophiure, recrutement, biométrie, distribution larvaire.

Résumé : Dans le contexte hydrodynamique mégatidal de la Manche, la communauté benthique à épibiose sessile des fonds grossiers du détroit du Pas de Calais est dominée par le suspensivore *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard). Cette espèce forme une population très dense (1000 à 2000 ind.m⁻²) qui joue un rôle important dans les flux de matières à l'interface eau-sédiment. L'étude du recrutement de l'espèce nécessite la connaissance de la biologie larvaire. Les larves *ophioplutei*, dont le développement est marqué par l'apparition chronologique des bras (stades à deux, quatre, six et huit bras), ont été caractérisées par des mesures biométriques grâce à un analyseur d'images. Les mesures portent sur la longueur du corps et du «bras» (baguette postéro-latérale + baguette somatique). Les relations mises en évidence évoluent significativement au cours du développement larvaire. La longueur moyenne du corps (C) varie de $0,157 \pm 0,005$ à $0,274 \pm 0,004$ mm entre les stades deux et huit bras et celle du bras (B) évolue de $0,355 \pm 0,014$ à $0,583 \pm 0,013$ mm. Certains individus des stades quatre et six bras présentent une longueur du corps et un rapport de la longueur du bras sur la longueur du corps (B/C) semblables à ceux du stade deux bras. D'autres ont une longueur du corps qui augmente et un rapport B/C qui est plus faible. Cette fraction de la population atteint le stade huit bras, alors que l'autre disparaît. Ainsi, le stade ultime (huit bras) avant métamorphose et sédentarisation se caractérise par une forte homogénéité de la longueur du corps des *ophioplutei* et une faible dispersion du rapport B/C. Il semble exister une compétition intraspécifique ou une variabilité génétique au sein de la population larvaire permettant ainsi d'assurer le développement normal d'une partie de cette population dans des conditions données. Une caractérisation des larves issues de la population du détroit du Pas de Calais serait un des éléments permettant d'estimer l'origine autochtone ou allochtone des *ophioplutei* qui sédentarisent au niveau de la population du détroit du Pas de Calais.

RECRUITMENT OF *OPHIOTHRIX FRAGILIS* (ECHINODERM: OPHIUROID) IN THE EASTERN ENGLISH CHANNEL: BIOMETRICAL APPROACH

Key words: Ophiuroid, recruitment, biometry, larval distribution.

Abstract: In the hydrodynamical situation of the Eastern English Channel (strong tidal currents), the sessile epifauna community of the coarse sediment in the Dover Strait is dominated by the suspension feeder *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard). The high density of the population (1000 to 2000 ind.m⁻²) plays a leading role in the exchanges of matter at the bottom boundary layer. Recruitment studies need the knowledge of the larval biology. The *ophioplutei* development marked by the chronological appearance of the arms (stages with two, four, six and eight arms) was characterized by a biometrical approach through a picture analyser. The body length (C) and the «arm» length (B) (postero-lateral rod + somatic rod) are considered here. Relationships between body length and arm length show a significant evolution during the larval development. Between the two-arm and eight-arm stages, the mean body length is 0.157 ± 0.005 to 0.274 ± 0.004 mm, and the mean arm length is 0.355 ± 0.014 to 0.583 ± 0.013 mm. A part of the larval population from the four-arm and six-arm stages shows the same body length and the same arm length / body length ratio that the larvae of the two-arm stage have. Others have an increasing body length and a decreasing arm length/body length ratio. These will reach the eight-arm stage, while the others will disappear. Thus, the eight-arm stage (before metamorphosis and settlement) shows an homogeneous body length and little variations in the arm length/body length ratio. It seems that an intraspecific competition or a genetic variability may exist in the larval population that makes a normal development possible in given conditions. A characterization of larvae from the population of the Dover Strait should allow us to determine the autochthonous or the allochthonous origin of the *ophioplutei* settled in the Dover Strait.

INTRODUCTION

La Manche orientale et le détroit du Pas de Calais sont soumis à un régime mégatidal, suscitant des courants alternatifs et parallèles à la côte (Anonyme, 1968). Le flux moyen est orienté de la Manche vers la Mer du Nord en raison de la résiduelle de marée (Pingree & Maddock, 1977), mais également de la différence du niveau de la mer entre les deux bassins maritimes (Prandle, 1978) et

des vents dominants de sud-ouest (Pingree & Griffith, 1980 ; Salomon & Breton, 1991). A une autre échelle temporelle, le flux moyen au cours d'une marée peut être inversé en période anticyclonique, lorsque les vents soufflent du nord-est (Belgrano *et al.*, 1990).

Ophiothrix fragilis (Abildgaard) est une espèce clé de l'écosystème marin côtier de la Manche orientale et du

détroit du Pas de Calais. Elle constitue l'espèce dominante du peuplement des cailloutis du détroit et représente $62 \pm 12\%$ de la biomasse totale qui est de 270 g.m^{-2} (Migné & Davoult, 1995) ; son abondance peut atteindre 2000 ind.m^{-2} (Davoult, 1988 & 1989).

Ces caractéristiques et son mode de nutrition suspensivore font qu'elle réalise dans les zones de fort hydrodynamisme un couplage actif très important entre le système pélagique et le système benthique (Davoult *et al.*, 1991).

Dans ce contexte hydrodynamique particulier et face au rôle essentiel du recrutement dans la structuration des populations benthiques adultes, une étude de la reproduction et du recrutement de l'ophiure *Ophiothrix fragilis* devrait permettre de déterminer comment l'espèce se perpétue en montrant une relative stabilité contrastant avec la variabilité des apports et de l'hydrodynamisme de marée dans le détroit, et aussi de déterminer le rôle de la reproduction de l'espèce dans les transferts de matière (carbone et azote) entre le milieu benthique et la masse d'eau.

L'étude de la reproduction a permis de mettre en évidence une évolution gonadique très marquée de l'espèce au cours du cycle de reproduction (Rapport Gonado-Somatique jusqu'à 10% en poids sec). La ponte des adultes sur le site n'est significative qu'à partir de la mi-juillet, la majeure partie de la population ayant pondu à la mi-août (Davoult *et al.*, 1990 ; Lefebvre, 1996). La présence larvaire est très étalée sur le site, de début juin à mi-septembre avec une densité très variable pouvant atteindre $500\,000$ individus par mètre carré (soit $45\,450 \text{ ind.m}^{-3}$) début août 1996. La sédentarisation débute vers la mi-août et le pic de densité des jeunes individus benthiques est obtenu vers la mi-septembre. Une première estimation grossière des flux de carbone et d'azote liés à la ponte met en évidence l'importance du phénomène (Lefebvre, 1996). Ces résultats mettent également en évidence la présence d'au moins quatre cohortes entre début juin et fin juillet. La présente étude ne propose pas de suivre l'évolution temporelle de l'une ou de l'ensemble des populations larvaires. Il s'agit d'une analyse morphométrique, réalisée par groupes d'individus présentant un même stade larvaire quelle que soit la période considérée, dont le but est de caractériser le développement larvaire d'*Ophiothrix fragilis*. En effet, la connaissance des populations larvaires est indispensable dans la détermination du succès du recrutement. Ce succès dépend de l'état physiologique des larves, de l'hydrodynamisme et de la prédation. Les processus larvaires vont partiellement déterminer la distribution et l'abondance des populations adultes. L'étude des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* devrait permettre à plus long terme de vérifier l'hypothèse de leur origine autochtone ou allochtone, apportant ainsi des éléments de réponse quant à la stabilité de la population benthique adulte dans le contexte hydrodynamique particulier du détroit du Pas de Calais.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Site d'étude et échantillonnage

Le site d'étude ($50^{\circ}55' \text{ N}$; $1^{\circ}35' \text{ E}$) est situé dans le détroit du Pas de Calais, lieu d'échange entre la Manche orientale et la Mer du Nord. Le site échantillonné est situé au large du Cap Gris-Nez (figure 1). Les récoltes de zooplancton ont été réalisées par traits verticaux fond-surface

à l'aide d'un filet WP2 ($200 \mu\text{m}$) équipé d'un débitmètre T.S.K. (Tsurimi-Seiki-Kosakusho). Les échantillons ainsi recueillis sont concentrés puis formolés (formol 5% neutralisé). Les prélèvements ont eu lieu de février à juillet 1995, puis de février à décembre 1996. Dans cette étude, les ophioplutei sont groupées selon leur appartenance à tel ou tel stade larvaire, quelle que soit la date considérée.

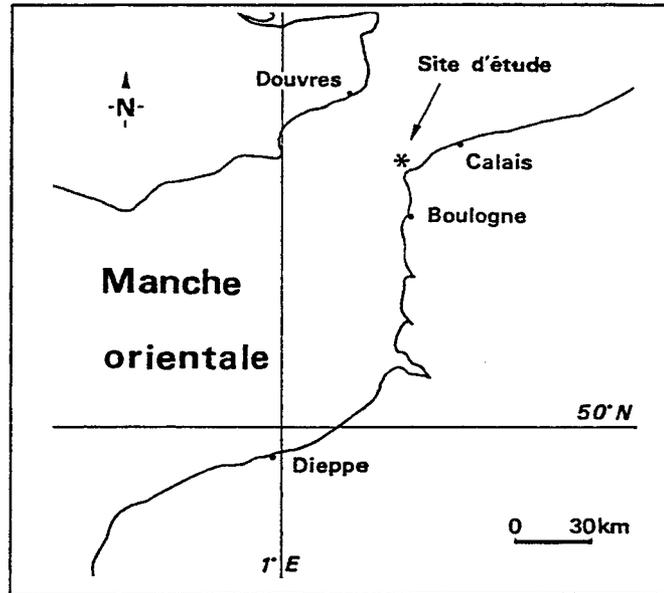


Figure 1 : Localisation du site d'étude
Figure 1: Location of sampling station

Développement larvaire

La reproduction d'*Ophiothrix fragilis* est sexuée et son cycle est benthopélagique.

Le développement larvaire a été décrit par Mac Bride (1907) : l'ophiopluteus caractéristique apparaît une semaine après fécondation. Le développement larvaire peut être caractérisé par la chronologie d'apparition des différents types de bras : bras postéro-latéraux vers la 55^{e} heure, bras antéro-latéraux au cours du 3^{e} jour, bras post-oraux au cours du 4^{e} jour, bras post-dorsaux entre le 7^{e} et le 10^{e} jour. Au 16^{e} jour, les bras ont atteint leur taille maximale.

La larve se métamorphose tout en continuant à nager. Les bras postéro-latéraux restent intacts quelques temps après sédentarisation. Mac Bride (1907) a observé que la période de vie larvaire s'achève au bout de 26 jours de vie planctonique.

Analyse biométrique

Des fractions représentatives de l'échantillonnage (Frontier, 1972) ont été observées à la loupe binoculaire en cuve de Dolfuss. Dans les études des modifications des caractéristiques morphologiques des *echinoplutei* et des *ophioplutei*, les variables utilisées sont : la longueur des bras, la longueur du corps et la longueur de l'estomac (Fenaux *et al.*, 1994). Cette dernière variable ne sera pas considérée dans notre étude puisqu'elle est susceptible de présenter de fortes variations liées à l'état de nutrition de la larve et non à son stade de développement. Deux variables ont été considérées (figure 2) :

- la longueur du corps (C)
- la longueur du «bras» (B) (baguette somatique + baguette postéro-latérale). Le bras postéro-latéral est le premier à apparaître et le dernier à disparaître au

cours du développement larvaire d'*Ophiothrix fragilis* (Mac Bride, 1907).

Ces variables, exprimées en mm, ont été acquises grâce à un analyseur d'image (système Optimas Imasys 4.02). La précision de la mesure est de 10^{-3} mm.

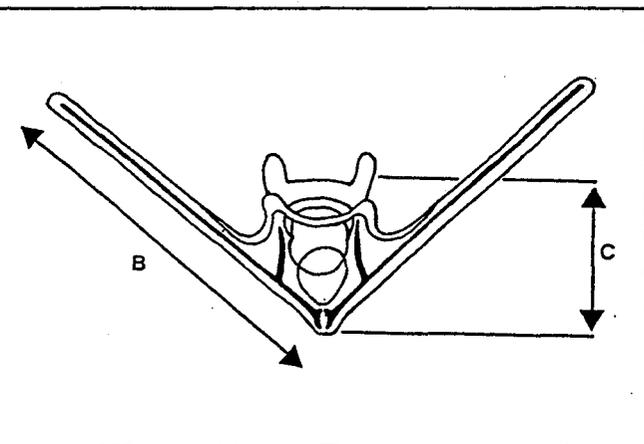


Figure 2 : Étude biométrique : longueur du corps (C)
longueur du bras (B)
Figure 2: Biometrical approach: body length (C)
arm length (B)

Analyses statistiques

Afin de résumer les relations existant entre les variables, un calcul de régression linéaire (Scherrer, 1984) a été mis en oeuvre. Ainsi, l'information relative à la liaison entre les séries statistiques est résumée en une équation et en l'estimation de quelques paramètres comme le coefficient de corrélation. La régression permet de décrire la forme de la relation liant les variables. Enfin, elle permet de prévoir les variations d'une variable par rapport à l'autre.

En morphométrie, les variables caractérisant la taille des différentes parties des organismes sont interreliées et le choix d'une variable explicative devient futile (Scherrer, 1984). La longueur du bras n'explique pas plus la longueur du corps que cette longueur du corps n'explique celle du bras. Une régression utilisant l'axe majeur réduit (AMR), et non une régression prédictive de Y en X, est alors appliquée.

Une analyse de variance (ANOVA) (Scherrer, 1984) est appliquée sur chaque série statistique afin de caractériser l'évolution des variables au cours du développement larvaire. Dans le cas d'une évolution significative de ces variables, donc d'une hétérogénéité au sein des k moyennes, un test de comparaison multiple de Tukey (Scherrer, 1984) est utilisé pour permettre de distinguer les moyennes qui diffèrent significativement les unes des autres.

RÉSULTATS

Au cours du développement larvaire, la longueur du bras et du corps évolue significativement entre les stades larvaires (figures 3 et 4). Le résultat de l'ANOVA (Tableau I) sur la « variable longueur du bras » ne permet pas d'accepter l'hypothèse H_0 d'égalité entre la variance intergroupe et la variance intragroupe. Ainsi, il existe une hétérogénéité entre les différents stades larvaires en ce qui concerne la longueur du bras. Un test de comparaison multiple de Tukey (Scherrer, 1984) montre que les stades larvaires sont significativement différents les uns des

autres du point de vue de la longueur du bras (B : longueur du bras) :

$B_1 < B_2 < B_3 < B_4$ ($p < 0,001$).

La longueur moyenne du corps évolue donc de $0,157 \pm 0,005$ mm à $0,274 \pm 0,004$ mm entre les stades 2 et 8 bras.

Tableau I : Analyse de variance et test de comparaison multiple sur la variable : longueur du bras, pour les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*
Table I: Analysis of variance and post hoc test on the variable: arm length, for the ophioplutei in *Ophiothrix fragilis*

Variable : longueur du bras (mm)

	Stades			
	2 bras	4 bras	6 bras	8 bras
Moyenne	0,35504	0,41149	0,48159	0,58354
Variance	0,00505	0,00436	0,00643	0,00463
ANOVA	F = 177,38	N = 351	p < 0,001	2 < 4 < 6 < 8
	Comparaison multiple			

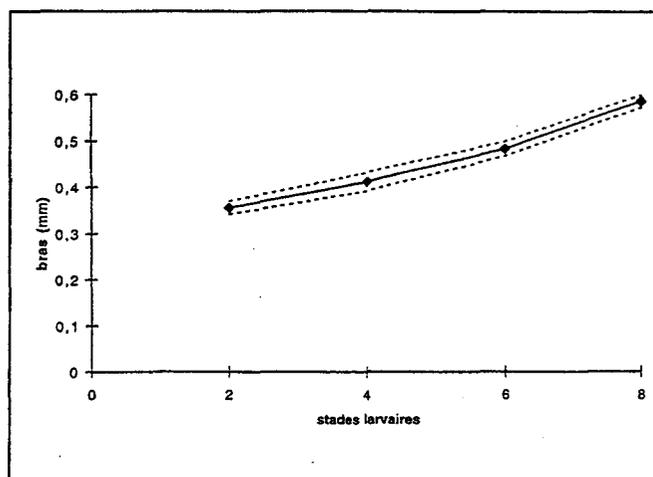


Figure 3 : Évolution de la longueur du bras pour les différents stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* (moyenne \pm intervalle de confiance à 95 %)
Figure 3: Evolution of the arm length for different larval stages of *Ophiothrix fragilis* (mean \pm 95 % confidence limit)

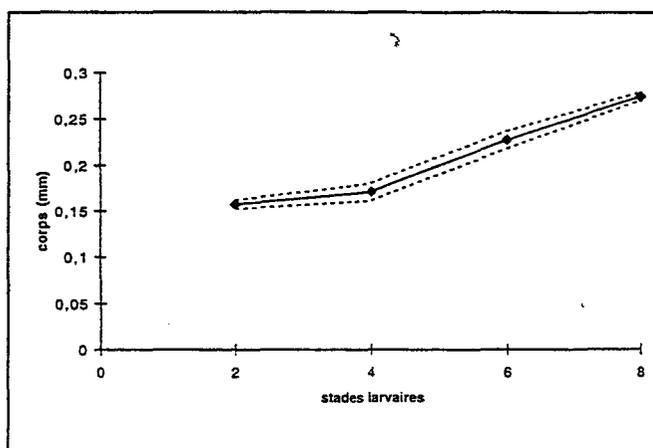


Figure 4 : Évolution de la longueur du corps pour les différents stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* (moyenne \pm intervalle de confiance à 95 %)
Figure 4: Evolution of the body length for different larval stages of *Ophiothrix fragilis* (mean \pm 95 % confidence limit)

Le même raisonnement est tenu pour la longueur du corps. Le résultat de l'ANOVA ne permet pas d'accepter l'hypothèse H_0 d'égalité (Tableau II). Il existe donc une hétérogénéité entre les différents stades larvaires pour la

longueur du corps. Le test de comparaison multiple de Tukey (Scherrer, 1984) aboutit à la conclusion suivante (C : longueur du corps) :

$$C1 = C2 \text{ (} p > 0,05 \text{)} \quad C2 < C3 < C4 \text{ (} p < 0,001 \text{)}$$

La longueur moyenne du corps évolue de $0,355 \pm 0,014$ mm à $0,583 \pm 0,013$ mm au cours du développement larvaire.

Les mesures effectuées sur la longueur du corps et sur la longueur du bras de l'*ophiopluteus* d'*Ophiothrix fragilis* pour les différents stades larvaires ont permis de mettre en évidence une relation significative entre ces deux variables (figure 5). Le meilleur résultat est obtenu en considérant un modèle linéaire (coefficient de corrélation le plus élevé : 0,856 tous stades larvaires confondus).

Une régression utilisant l'axe majeur réduit (AMR) est appliquée (figure 6). Ce modèle de régression linéaire, avec une ordonnée à l'origine non nulle, pose évidemment le problème d'une longueur de bras non nulle pour une

longueur de corps nulle. Afin d'améliorer les estimations de longueur, une relation du type $Y = a.X$ a été considérée quand l'ordonnée à l'origine n'est pas significativement différente de zéro, ce qui est le cas seulement pour le stade quatre bras et pour l'ensemble des stades (figure 6).

Tableau II : Analyse de variance et test de comparaison multiple sur la variable : longueur du corps, pour les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*
Table II: Analysis of variance and post hoc test on the variable: body length, for the ophioplutei in *Ophiothrix fragilis*

Variable : longueur du corps (mm)

	Stades			
	2 bras	4 bras	6 bras	8 bras
Moyenne	0,15727	0,17074	0,22748	0,27389
Variance	0,00061	0,00099	0,00237	0,00047
ANOVA	F = 229,46	N = 351	p < 0,001	
	Comparaison multiple		2 < 4 < 6 < 8	

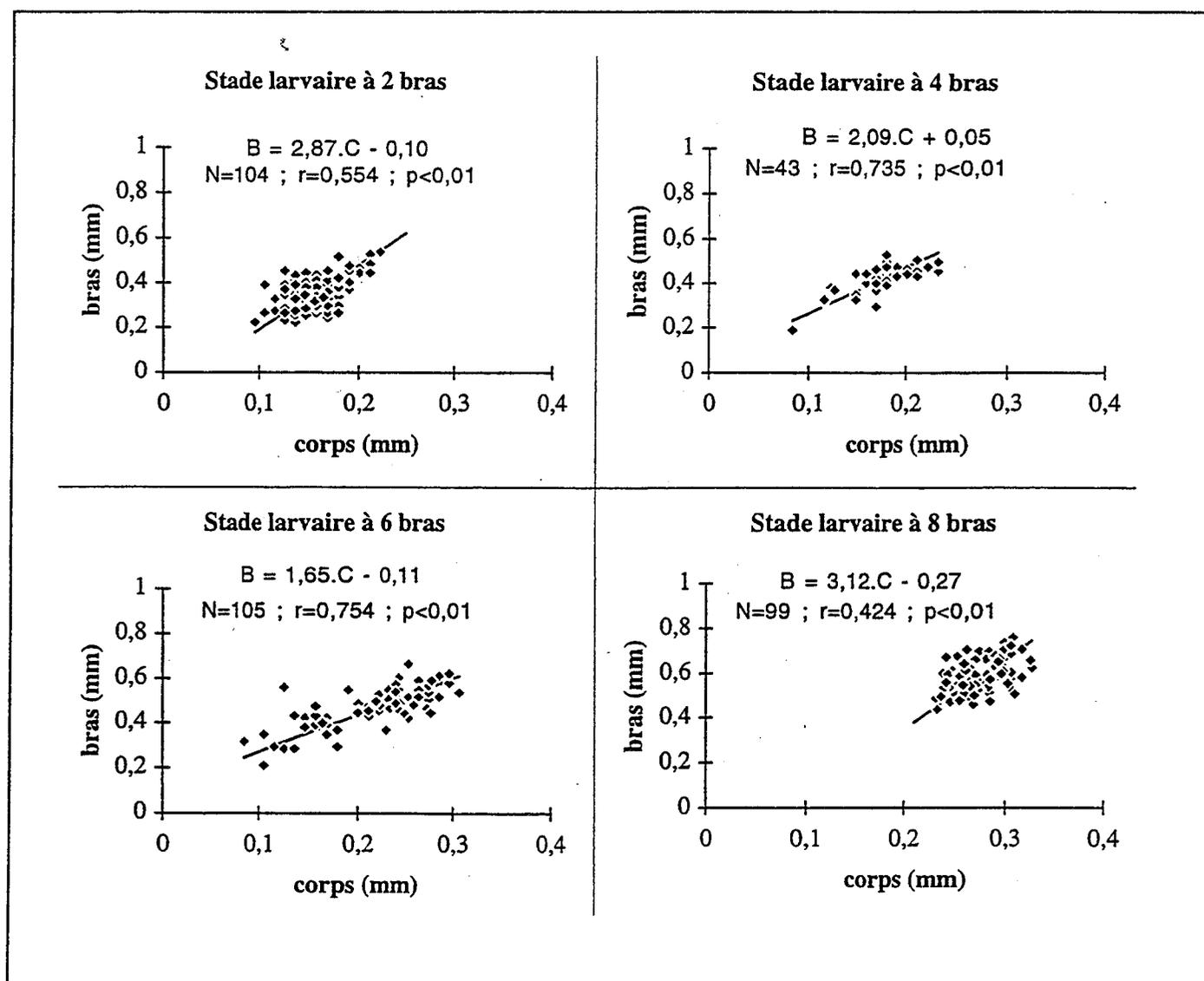


Figure 5 : Relation entre la longueur du corps (C) et la longueur du bras (B) pour les différents stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis*
Figure 5: Relationship between the body length (C) and the arm length (B) for the different larval stages in *Ophiothrix fragilis*

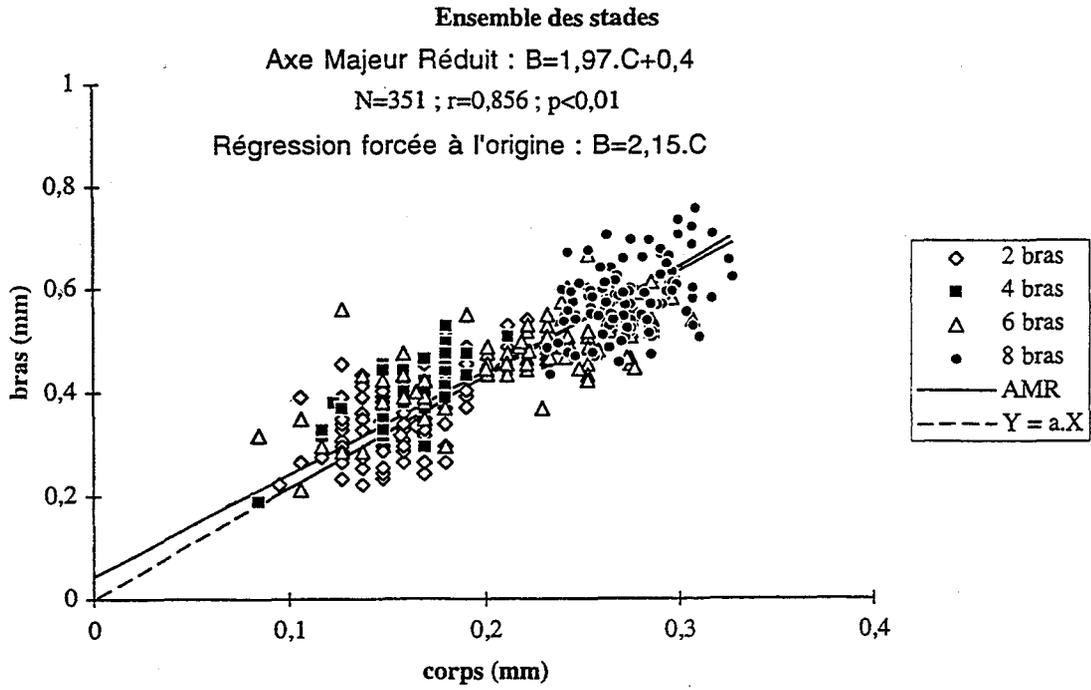


Figure 6 : Relation entre la longueur du corps (C) et la longueur du bras (B) pour l'ensemble des stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis*
 Figure 6: Relationship between the body length (C) and the arm length (B) for all the larval stages in *Ophiothrix fragilis*

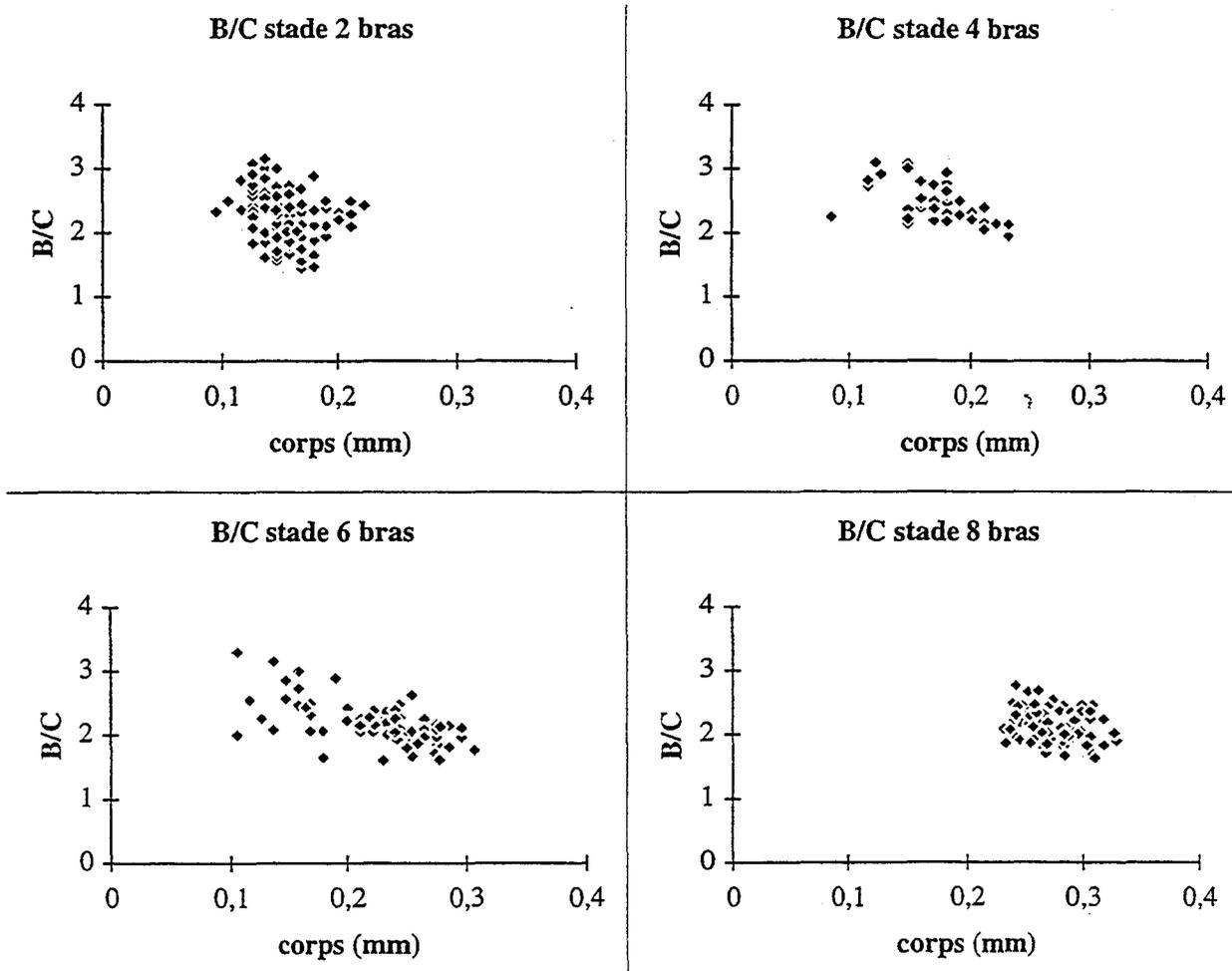


Figure 7 : Relation entre la longueur du corps et le rapport de la longueur du bras sur la longueur du corps (B/C) pour les différents stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis*
 Figure 7: Relationship between the body length and the arm length/body length ratio (B/C) for the different larval stages in *Ophiothrix fragilis*

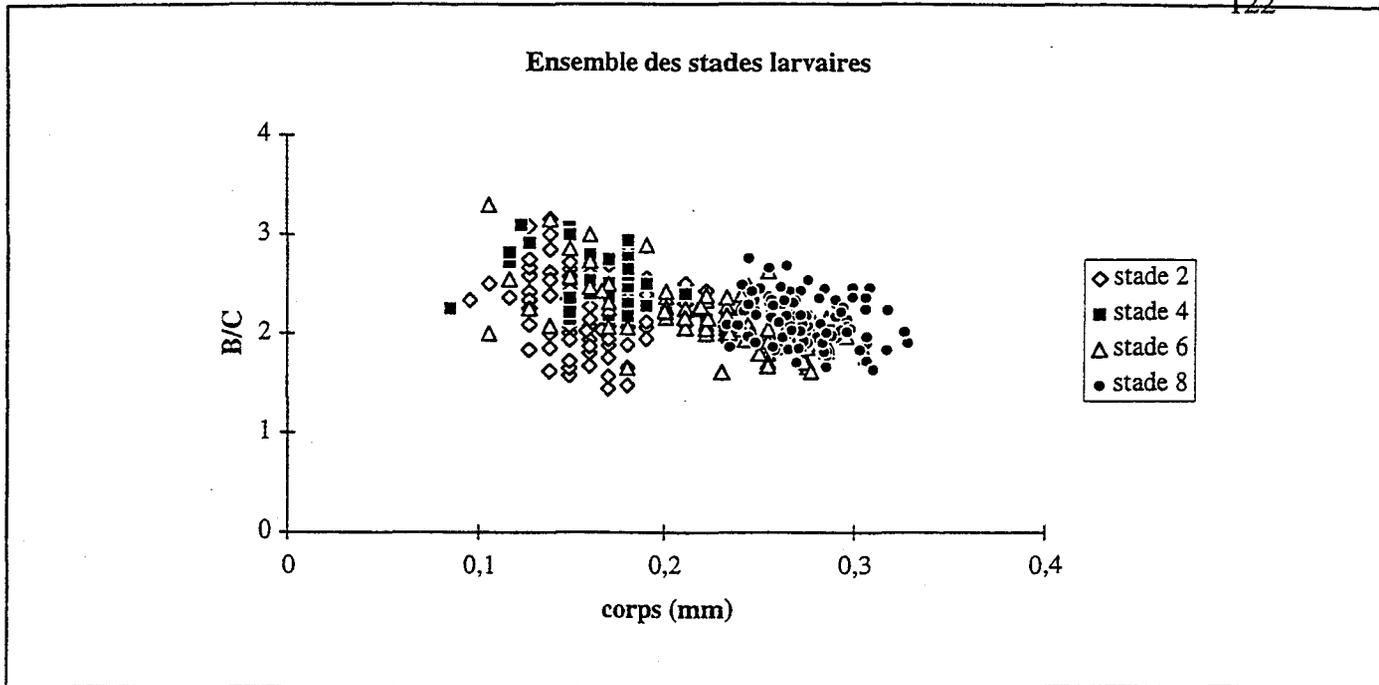


Figure 8 : Relation entre la longueur du corps et le rapport de la longueur du bras sur la longueur du corps (B/C) pour l'ensemble des stades larvaires chez *Ophiothrix fragilis*

Figure 8: Relationship between the body length and the arm length/body length ratio (B/C) for all the larval stages in *Ophiothrix fragilis*

Afin de caractériser le développement larvaire de l'espèce, et non plus la relation entre les variables caractéristiques de cette espèce, le rapport de la longueur du bras sur la longueur du corps (B/C) a été calculé (figures 7 et 8). Puisque les longueurs du bras et du corps évoluent significativement au cours du développement, le rapport de ces longueurs est caractéristique de l'évolution de la forme du corps de *ophiopluteus*. Les variations de ce rapport B/C peuvent ainsi fournir des indications sur l'état physiologique de la larve. Ce rapport montre une certaine constance pour les stades extrêmes (2 et 8 bras), alors qu'il diminue pour les stades intermédiaires (4 et 6 bras) (figure 6). De plus, il apparaît une forte homogénéité de la longueur du corps pour les stades extrêmes, contrairement aux stades intermédiaires où la variabilité est plus importante.

DISCUSSION

Les mesures de la longueur du corps et de la longueur du bras acquises dans cette étude s'avèrent être du même ordre de grandeur que les quelques estimations rencontrées dans la littérature (Newell & Newell, 1963 ; Pedrotti, 1993). Nos estimations de longueur présentent l'avantage d'être caractéristiques de chaque stade du développement larvaire d'*Ophiothrix fragilis*. Il apparaît donc des changements significatifs de la forme de *ophiopluteus* au cours de son développement, avec des périodes de transition plus ou moins marquées.

Des études antérieures ont démontré que la nutrition est un facteur dominant dans les flux de larves entre les différents stades de développement (Thorson, 1950 ; Paulay *et al.*, 1985 ; Fenaux *et al.*, 1988). Ainsi, les larves planctoniques d'invertébrés benthiques comme les *ophioplutei* d'*Ophiothrix fragilis* doivent se nourrir de petites particules organiques pour se développer en un stade où elles seront compétentes pour sédentariser. Cette nutrition se fait par l'intermédiaire d'une bande ciliée bordant les appendices et l'aire circumorale. Si la nourriture

se raréfie, alors le taux de développement est limité, la vulnérabilité des larves augmente face aux prédateurs et il existe un plus grand risque qu'elles soient transportées loin des sites favorables. De cette façon, la limitation par la nourriture contribue aux variations de recrutement des populations benthiques (Thorson, 1950). Si les larves sont fréquemment limitées en nourriture, alors les contraintes d'évolution sur leurs formes sont sévères (Paulay *et al.*, 1985 ; Boidron-Métairon, 1988 ; Hart & Scheibling, 1988 ; Strathmann *et al.*, 1992 ; Fenaux, *et al.*, 1994 ; Georges, 1994). Il a été démontré chez l'ophiure *Ophiopholis aculeata* que la longueur des bras postéro-latéraux (donc la surface d'échange avec le milieu extérieur) est significativement plus importante pour une ration alimentaire enrichie que pour une ration réduite ou altérée (Paulay *et al.*, 1985). Au contraire, d'autres études ont montré que les larves d'échinides ou d'astérides répondent à de faibles concentrations de nourriture en augmentant la longueur de leurs bras pour augmenter leur capacité de capture de particules (Boidron-Métairon, 1988 ; Hart & Scheibling, 1988 ; Strathmann *et al.*, 1992 ; George, 1994). Sur notre site d'étude, la biomasse phytoplanctonique estimée par la concentration de chlorophylle *a* est inférieure ou égale à $2 \mu\text{g.l}^{-1}$ en été (Quisthoudt, 1987 ; Lefebvre, données non publiées) au moment des plus grandes abondances larvaires (Lefebvre, 1996), alors qu'elle atteint $10 \mu\text{g.l}^{-1}$ au moment de l'efflorescence algale de printemps. Cette période de faible concentration phytoplanctonique correspond à une présence d'héloplancton et de méroplancton plus importante (Brylinski, 1975). Les *ophioplutei* du stade 2 bras se caractérisent par une homogénéité de la longueur du corps ($0,157 \pm 0,005$ mm) et du rapport B/C. Une fraction des *ophioplutei* des stades intermédiaires (4 et 6 bras) présente une longueur du corps et un rapport B/C semblables à ceux des individus du stade 2 bras, alors que d'autres ont une longueur du corps qui augmente et un rapport B/C qui diminue : les stades 4 et 6 bras présentent alors une hétérogénéité globale de la longueur du corps,

avec une moyenne et un intervalle de confiance à 95 % respectivement, de $0,171 \pm 0,010$ mm et $0,227 \pm 0,009$ mm. La première fraction de la population larvaire change de stade sans changer de taille. Cette fraction de la population dont la taille du corps est inférieure à 0,2 mm au stade 6 bras semble vouée à disparaître avant le stade ultime à 8 bras qui est donc caractérisé par une homogénéité de la longueur du corps des *ophioplutei* ($0,274 \pm 0,004$ mm) et par une faible dispersion du rapport B/C. Ces larves qui atteignent le stade 8 bras présentent probablement une meilleure condition physiologique que celles qui ne font que changer de stade sans croître et il apparaît ainsi qu'un développement normal d'*ophioplutei* d'*Ophiothrix fragilis* se caractérise par une croissance du corps relativement plus importante que celle des bras. Les *ophioplutei* de la fraction de la population qui semble disparaître au stade 8 bras paraissent utiliser toute leur énergie pour acquérir les bras supplémentaires afin de changer de stade, sans que la taille du corps ne soit modifiée. Les variations naturelles de la nourriture semblent avoir des effets sur la dynamique de la population larvaire. L'évolution différenciée au sein de la population larvaire d'*Ophiothrix fragilis* pourrait être liée à une compétition intraspécifique et/ou à une variabilité génétique permettant ainsi à une fraction de cette population de poursuivre normalement son développement. Cependant, les effets sur le recrutement sont faibles puisqu'il a été démontré que la population adulte benthique est relativement stable spatialement et temporellement (Davoult *et al.*, 1990).

CONCLUSION

Cette étude biométrique de la population larvaire d'*Ophiothrix fragilis* dans le détroit du Pas de Calais constitue une base de données pour tous les travaux ultérieurs concernant l'étude de la reproduction de cette espèce à cycle benthopélagique : variabilité spatiale de l'abondance larvaire (site au large de Roscoff, Finistère), étude de la distribution verticale des *ophioplutei* avec possibilité d'une migration ontogénique, relation taille/contenu en carbone et azote. Il est reconnu que les processus larvaires ont un gros effet sur le succès du recrutement et peuvent potentiellement déterminer la distribution et l'abondance des populations adultes (Thorson, 1950 ; Olson & Olson, 1989). Une connaissance de la biologie et de l'écologie des larves est donc indispensable pour appréhender le recrutement, lien entre l'écologie des adultes et des larves.

Ces résultats montrent l'importance de la prise en compte du développement larvaire stade par stade puisque les relations entre les variables considérées sont caractéristiques d'un stade. De nombreux travaux *in situ* concernant les *ophioplutei* ou les *echinoplutei* proposent des longueurs moyennes de larve sans préciser le stade de développement et considèrent donc ces longueurs comme caractéristiques de l'espèce (Newell & Newell, 1963 ; Fenaux, 1969 ; Hendler, 1975 ; Pedrotti, 1993). Généralement, seules les études *in vitro* donnent à leurs auteurs la possibilité d'un suivi morphométrique au cours du développement larvaire (George, 1994 ; Feldman, 1995 ; Fenaux *et al.*, 1994 ; Pedrotti, 1995 ; Shilling, 1995). Ce genre d'étude n'est, à l'heure actuelle, non envisageable avec *Ophiothrix fragilis* ; la fécondation *in vitro* et l'obtention de larves normales s'avèrent infructueuses.

Les résultats obtenus montrent que la biométrie utilisant les longueurs de parties d'organisme n'est pas suffisante pour caractériser l'espèce. D'autres techniques ont été utilisées récemment pour caractériser les changements morphologiques d'échinides (utilisation de marqueurs selon la technique des vecteurs de Sneath ; Laurin & David, 1990) et pourraient être adaptées à notre modèle. Par ailleurs, des études du polymorphisme enzymatique (par électrophorèse) et du polymorphisme génétique (ADN) seront mises en oeuvre et devraient s'avérer être des outils plus précis pour cette caractérisation des larves.

Remerciements

Nous tenons à remercier l'équipage du N/O SEPIA II pour son assistance. Ce travail a été réalisé dans le cadre du programme Globec France / P.N.D.R. (Programme National sur le Déterminisme du Recrutement).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANONYME, 1968. *Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique*. - Rapport du Service Hydrographique et Océanographique de la Marine, 287 pp.
- BELGRANO, A., VINCX, M., DEWARUMEZ, J. M., RICHARD, A., CRAEYMEERSCH, J. & HEIP, C., 1990. Recruitment of meroplanktonic larvae in the Southern Bight of the North Sea. - *Océanis*, 16 : 225-243.
- BOIDRON-METAIRON, I. F., 1988. Morphological plasticity in laboratory-reared *echinoplutei* of *Dendroaster excentricus* (Eschscholtz) and *Lytechinus variegatus* (Lamarck) in response to food conditions. - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 119 : 31-41.
- BRYLINSKI, J. M., 1975. *Étude du zooplancton marin de la région de Boulogne sur Mer*. - D.E.A. Sciences Naturelles, Université de Lille I, Station Marine de Wimereux, 90 pp.
- DAVOULT, D., 1988. *Étude du peuplement des cailloutis à épibiose sessile et de la population d'Ophiothrix fragilis (Abildgaard) du détroit du Pas de Calais (France)*. - Thèse de Doct., Université de Lille I, 213 pp.
- DAVOULT, D., 1989. Structure démographique et production de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas de Calais (France). - *Vie Mar.*, (hors série) 10 : 116-127.
- DAVOULT, D., GOUNIN, F. & JANQUIN, M. A., 1990. Dynamique et reproduction de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas de Calais (Manche orientale). - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 138 : 201-216.
- DAVOULT, D., GOUNIN, F. & JANQUIN, M. A., 1991. Ammonium excretion by the ophiurid *Ophiothrix fragilis* as function of season and tide. - *Mar. Biol.*, 111 : 425-429.
- FELDMAN, A., 1995. Development rates in the larvae of the starfish *Asterias rubens* (Echinodermata : Asteroidea) with respect to two food rations. In : *Echinoderm Research*. (Erison, R.H., Smith, A. B. & Campbell, A. C., eds), Balkema, Rotterdam, 263-267.
- FENAUX, L., 1969. Les *echinopluteus* de la Méditerranée. - *Bull. Inst. Océanogr.*, 68 : 1-28.
- FENAUX, L., CELLARIO, C. & RASSOULZADEGAN, F., 1988. Sensitivity of different morphological stages of the larva of *Paracentrotus lividus* (Lamarck) to quantity and quality of food. In : *Echinoderm biology*. (Burke, D. *et al.*, eds), Balkema, Rotterdam : 259-266.
- FENAUX, L., STRATHMANN, M. F. & STRATHMANN, R. R., 1994. Five tests of food-limited growth of larvae in coastal waters by comparisons of rates of development and form of *echinoplutei*. - *Limnol. Oceanogr.*, 39 : 84-98.
- FRONTIER, S., 1972. Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 8 : 121-132.
- GEORGE, S. B., 1994. Phenotypic plasticity in the larvae of *Luidia foliolata* (Echinodermata : Asteroidea). In : *Echinoderms through Time*. (David, B., Guille, A., Féral, J. P. & Roux, M., eds), Balkema, Rotterdam : 297-307.
- HART, M. W. & SCHEIBLING, R. E., 1988. Comparing shapes of *echinoplutei* using principal components analysis, with an application to larvae of *Strongylocentrotus droebachiensis*. In : *Echinoderm Biology* (Burke, D. *et al.*, eds), Rotterdam : 277-284.
- HENDLER, G., 1975. Adaptational significance of the patterns of Ophiurid development. - *Amer. Zool.*, 15 : 691-715.
- LAURIN, B. & DAVID, B., 1990. Mapping morphological changes in the spatangoid *Echinocardium* : applications to ontogeny and interspecific comparisons. In : *Echinoderm Research*. (De Ridder, C., Dubois, P., Lahaye, M. C. & Jangoux, M., eds.), Balkema, Rotterdam : 131-136.
- LEFEBVRE, A., 1996. *Reproduction d'Ophiothrix fragilis (Echinoderme : Ophiuride) en mer mégatidale (Manche) : évolution*

- qualitative et quantitative de la maturation gonadique et distribution larvaire.- DEA Océanologie Biologique, Université de Paris VI & Lille I, 31 pp.
- MAC BRIDE, C. W., 1907. The development of *Ophiothrix fragilis*. - *Quart. J. Microsc. Sci.*, 51 : 557-606.
- MIGNE, A. & DAVOULT, D., 1995. Multi-scale heterogeneity in a macrobenthic epifauna community. - *Hydrobiologia*, 300/301 : 375-381.
- NEWELL, G. E. & NEWELL, R. C., 1963. *Marine plankton. A practical guide*. Hutchinson Educational Ltd, 221 pp.
- OLSON, R. R. & OLSON, M. H., 1989. Food limitation of planktotrophic marine invertebrate larvae : does it control recruitment success ? - *Annu. Rev. Ecol. Sys.*, 20 : 225-247.
- PAULAY, G., BORING, L. & STRATHMANN, R. R., 1985. Food-limited growth and recruitment of larvae : experiments with natural sea water. - *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 93 : 1-10.
- PEDROTTI, M. L., 1993. Spatial and temporal distribution and recruitment of Echinoderm larvae in the Ligurian sea. - *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 73 : 51-53.
- PEDROTTI, M. L., 1995. Food selection (size and flavor) during development of echinoderm larvae. - *Invertebrate Reproduction and Development*, 27 : 29-39.
- PINGREE, R.D. & MADDOCK, L., 1977. Tide residuals in the English Channel. - *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 57 : 339-354.
- PINGREE, R. D. & GRIFFITH, D. K., 1980. Current driven by a steady uniform wind stress on the shelf seas around the British Isles. - *Oceanol. Acta*, 3 : 227-236.
- PRANDLE, D., 1978. Monthly-mean residual flows through the Dover Strait, 1949-1972. - *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 58 : 965-973.
- QUISTHOUDT, C., 1987. Production primaire planctonique dans le détroit du Pas-de-Calais (France) : variations spatiales et annuelles au large du Cap Gris-Nez. - *C. R. Acad. Sci. Paris*, 304 série D : 245-250.
- SALOMON, J. C. & BRETON, M., 1991. Courants résiduels de la marée de la Manche. - *Oceanol. Acta*, 11 : 47-53.
- SCHERRER, B., 1984. *Biostatistiques*. (Gaëtan Morin), Canada, 850 pp.
- SHILLING, F. M., 1995. Morphological and physiological responses of Echinoderm larvae to nutritive signals. - *Amer. Zool.*, 35 : 399-414.
- STRATHMANN, R. R., FENAUX, L. & STRATHMANN, M. F., 1992. Heterochronic developmental plasticity in larval sea urchins and its implications for evolution of nonfeeding larvae. - *Evolution*, 46 : 972-986.
- THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. - *Biological Reviews*, 25 : 1-45.

Reçu le 18-04-1997

Accepté le 26-06-1997

Ces résultats ont été complétés par des mesures équivalentes sur des échantillons de juin 1997 qui ont été traités séparément. Ces échantillons ont permis d'augmenter le nombre de mesures pour le stade à 4 bras qui, dans un premier temps ne comportait que 43 séries de mesures. Avec un total de 105 individus mesurés, la longueur du corps est de (moyenne \pm intervalle de confiance à 95 %) : $0,176 \pm 0,005$ mm et la longueur du bras est : $0,405 \pm 0,010$ mm. L'augmentation du nombre de mesures confirme la gamme de taille des variables étudiées (Figure 33). Les stades à 8 bras observés à cette période forment un groupe de taille différente de ceux mis en évidence jusqu'alors. La longueur du corps est du même ordre de grandeur ($0,254 \pm 0,034$ mm, N = 27), mais la longueur des bras postéro-latéraux est significativement plus importante ($1,495 \pm 0,191$, N = 27, $p < 0,05$). Les échantillons contenant les ophioplutei de stade à 8 bras dont les bras postéro-latéraux sont les plus longs contiennent également des juvéniles, ce qui suggère que ces larves sont âgées. Les ophioplutei de stade à 8 bras dont les bras postéro-latéraux sont plus courts ont été échantillonnés avec des stades à 2, 4 et principalement 6 bras et sont probablement plus jeunes. La figure 34 résume les changements du rapport B/C selon la longueur du corps des jeunes vers les plus vieux stades à 8 bras. Ce rapport chez les plus jeunes larves à 8 bras ne montre pas de changement significatif avec l'augmentation de la longueur du corps et est relativement homogène. Pour les larves à 8 bras plus âgées, ce rapport est plus important à cause de l'augmentation de la longueur des bras et varie en fonction de la longueur du corps. Les larves en cours de métamorphose (disque en formation et persistance des bras postéro-latéraux) sont caractérisées par une longueur de bras comparable à celle des plus vieux stades larvaires à 8 bras ($1,432 \pm 0,292$ mm, N = 8) et le diamètre du corps, qui préfigure à ce stade l'ordre de grandeur du diamètre du disque du juvénile ($C = D$) est de $0,214 \pm 0,042$ mm (N = 8), reste inférieur à la longueur du corps des stades à 8 bras.

Quelques mesures ont pu être effectuées sur les ophioplutei les plus intacts issus des échantillons de Roscoff. Ainsi, sur un lot de 10 larves de stade à 6 bras et 17 individus de stade à 8 bras, les mesures de la longueur du corps aboutissent à (moyenne \pm intervalle de confiance à 95 %) : $0,207 \pm 0,019$ mm et $0,272 \pm 0,017$ mm, respectivement, et celles pour la longueur du bras : $0,522 \pm 0,044$ et $0,732 \pm 0,106$, respectivement. Les valeurs du rapport B/C sont (moyenne \pm intervalle de confiance à 95 %) : $2,568 \pm 0,357$ mm pour le stade à 6 bras et $2,674 \pm 0,303$ mm pour le stade à 8 bras. Les variables des ophioplutei de la population de Roscoff s'avèrent être du même ordre de grandeur que celles de la population du détroit du Pas de Calais, à l'exception de la longueur du bras pour le stade à 8 bras qui présente une valeur intermédiaire entre celle des plus jeunes individus à 8 bras et celle des plus vieux individus à 8 bras de la population du détroit du Pas de Calais.

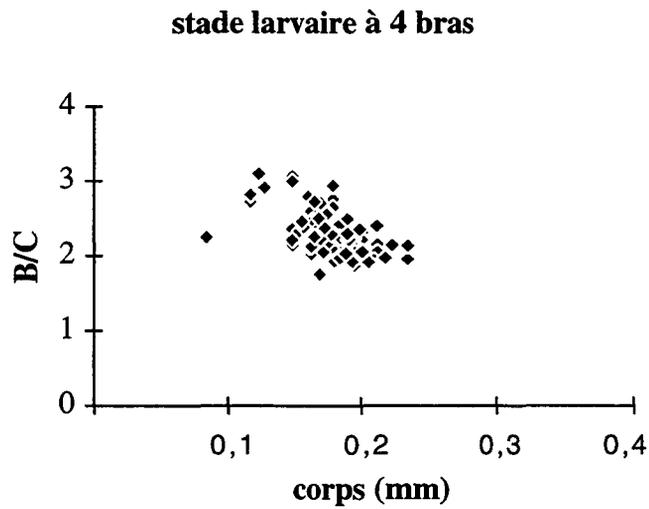


Figure 33 : Relation entre la longueur du corps (mm) et le rapport de la longueur du bras sur la longueur du corps (B/C) pour le stade larvaire à 4 bras d'*Ophiothrix fragilis* .

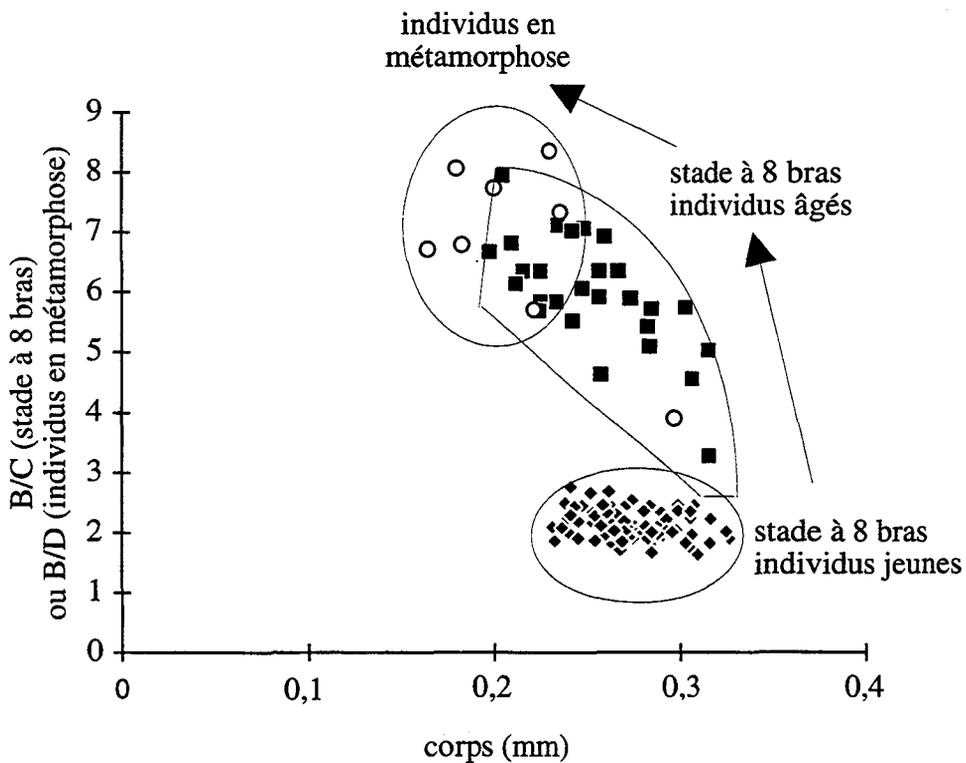


Figure 34 : Relation entre la longueur du corps (mm) et le rapport de la longueur du bras sur la longueur du corps (B/C) ou du disque en formation (B/D) pour le stade larvaire à 8 bras et les individus en métamorphose chez *Ophiothrix fragilis* .

V.1.3. Biométrie et morphologie des juvéniles

Les juvéniles étudiés sont issus de prélèvements benthiques du 24/09/98 au large du cap Gris-Nez. L'observation des 100 adultes d'*Ophiothrix fragilis* de la classe de taille [9, 10[mm a révélé la présence de 201 juvéniles. Parmi ces juvéniles, 186 (92,5 %) sont libres sur les adultes (ce sont des juvéniles apparents), 15 (7,5 %) sont dissimulés dans les bourses des adultes (ce sont les juvéniles cryptiques ou intraboursaux). Les juvéniles apparents occupent différentes positions sur les adultes : 169 (90,9 %) sont localisés sur les bras, 12 (6,4 %) sur le disque et 5 (2,7 %) au niveau des interradii (Tableau 5). Jusqu'à 13 juvéniles apparents sont trouvés simultanément sur un adulte. Ces différentes localisations des juvéniles apparents sur les adultes semblent être liées à leur taille. Les plus petits juvéniles (diamètre du disque d'environ 0,2 mm) sont situés sur les podias adultes, les plus grands (0,3 à 4 mm) se déplacent au niveau de la surface orale des bras adultes et peuvent être rencontrés dans les bourses et les interradii (Planche I) et, finalement, les juvéniles dont le diamètre du disque est supérieur à 4 mm se situent sur la face aborale du disque des adultes.

Les juvéniles localisés (et fermement accrochés) aux podias des adultes présentent des bras à 3 articles. Leur diamètre de disque est de $0,168 \pm 0,015$ mm (moyenne \pm écart type, $n=11$) et leurs bras mesurent $0,158 \pm 0,017$ mm de long ($n=11$).

Des observations en microscopie optique puis en microscopie électronique sur des juvéniles, bien qu'en mauvais état de conservation, ont mis en évidence des structures particulières au niveau du dernier article de chaque bras (Planche II). Les piquants de ce dernier article sont fortement recourbés en forme de crochets relativement longs.

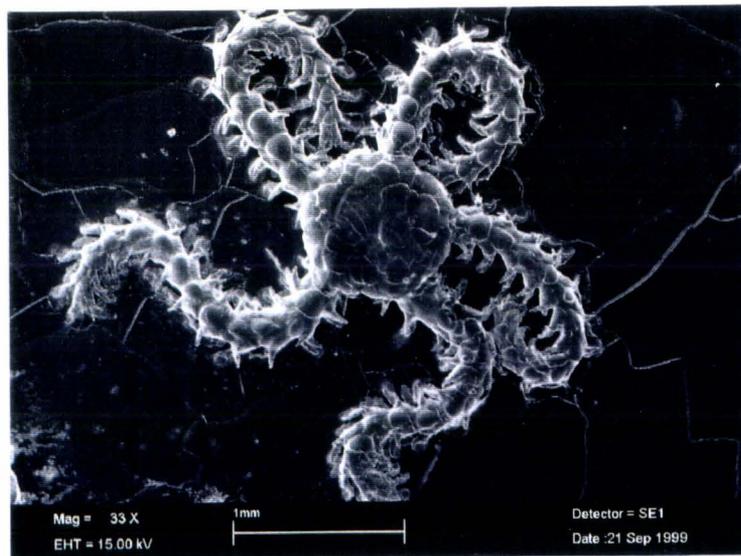
V.1.4. Cortège zooplanctonique des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*

Les masses d'eau échantillonnées révèlent une présence très importante de copépodes dont la proportion varie de 66 à 90 % par rapport à l'ensemble de la population zooplanctonique. Les autres crustacés représentent entre 1 et 14 % de la population zooplanctonique. Les urocordés peuvent contribuer jusqu'à 28 % de cette population. Les annélides, les mollusques, les méduses et les autres larves d'Echinodermes ne représentent jamais plus de 1 % de la population zooplanctonique. Le choix des échantillons dans lesquels la totalité des organismes a été déterminée s'étant fait arbitrairement, il s'avère que seul l'échantillon du 18/06/96 contenait des larves d'*Ophiothrix fragilis*. Ces 24 ophioplutei représentent alors 1 % de l'échantillon (Figures 35 & 36).

Selon les travaux de Brylinski (1986) et Brylinski & Aelbrecht (1993), certaines espèces zooplanctoniques de la région de Boulogne sur Mer et au sud du cap Gris-Nez peuvent être considérées comme des indicateurs des masses d'eau côtières ou du large. Ainsi, les copépodes : *Centropages hamatus*, *Euterpina acutifrons*, *Temora longicornis*, et la plupart des larves cypris de balanes sont à affinités côtières. Les copépodes : *Paracalanus parvus*, les

Tableau 5 : Distribution et proportion des juvéniles sur les adultes d'*Ophiothrix fragilis* .

Juveniles (N = 201)			
Cryptiques	Apparents		
N = 15 7,5%	N = 186 92,5%		
	Localisation		
	bras	Interradii	Disque
	169 90,9%	5 2,7%	12 6,4%

Planche I : Observation au microscope électronique à balayage d'un juvénile d'*Ophiothrix fragilis* (face orale).

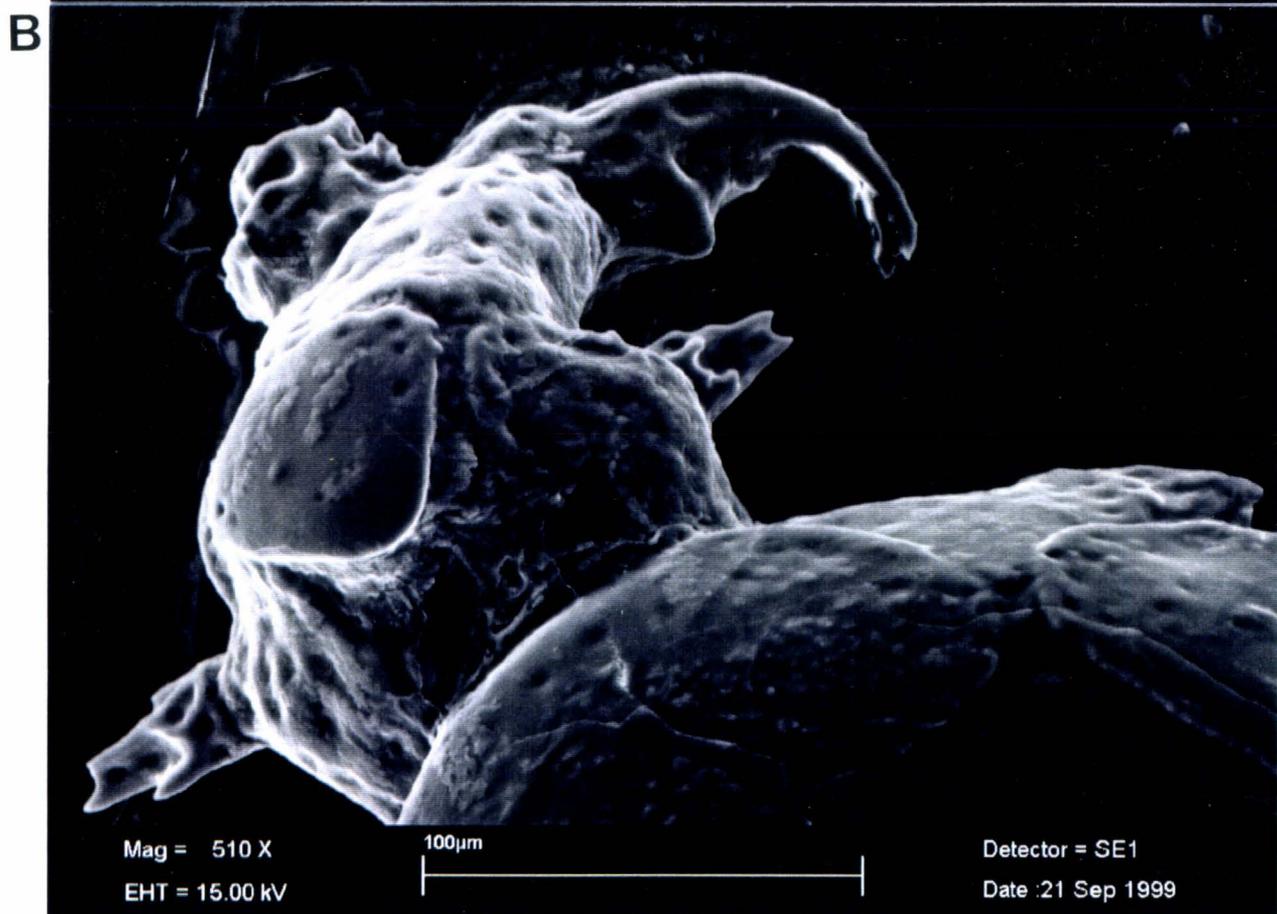
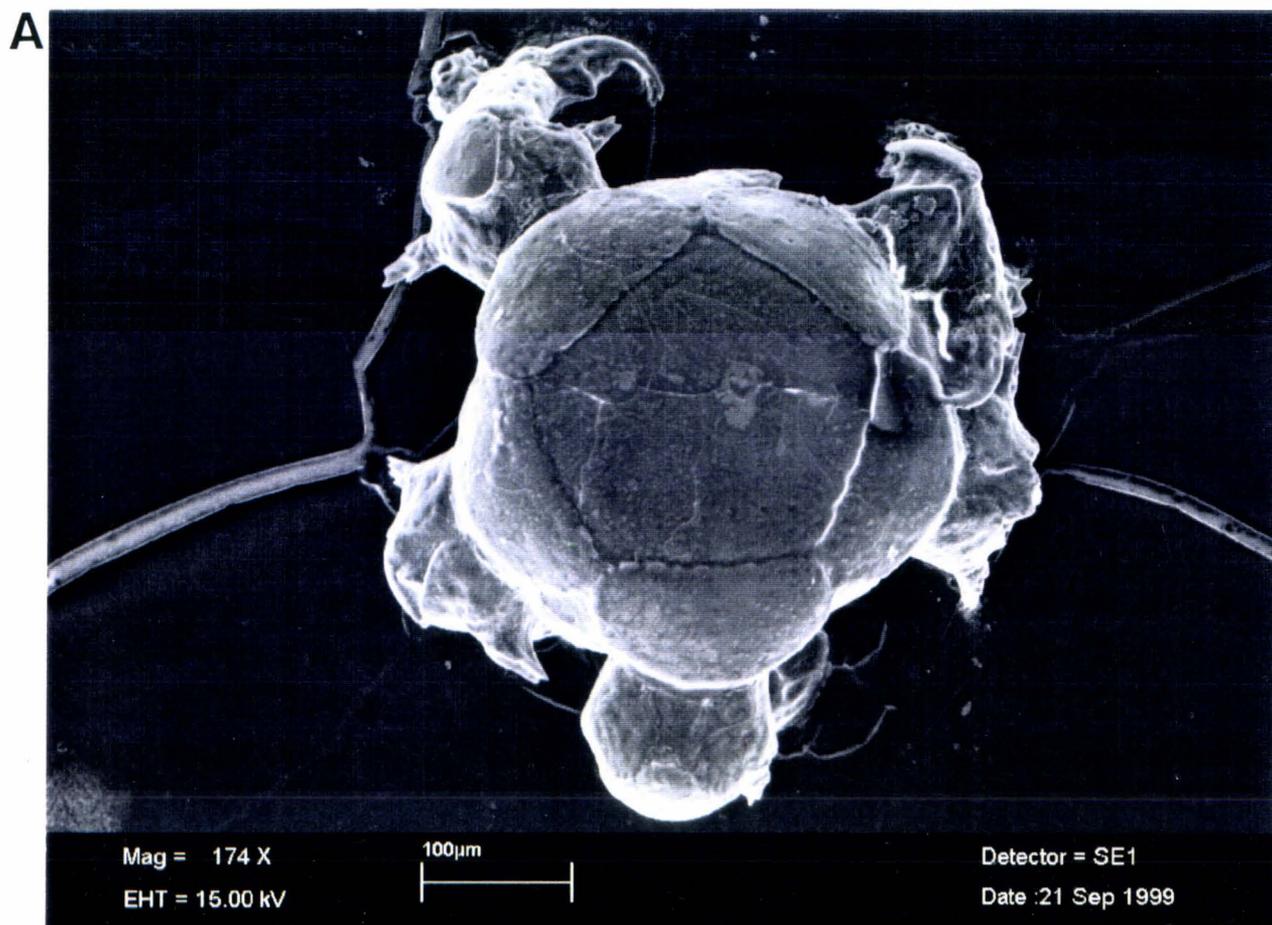


Planche II : Observation au microscope électronique à balayage d'un juvénile immédiatement post-métamorphique d'*Ophiothrix fragilis*. (A) face aborale. (B) détail d'un bras avec un piquant différencié en crochet.

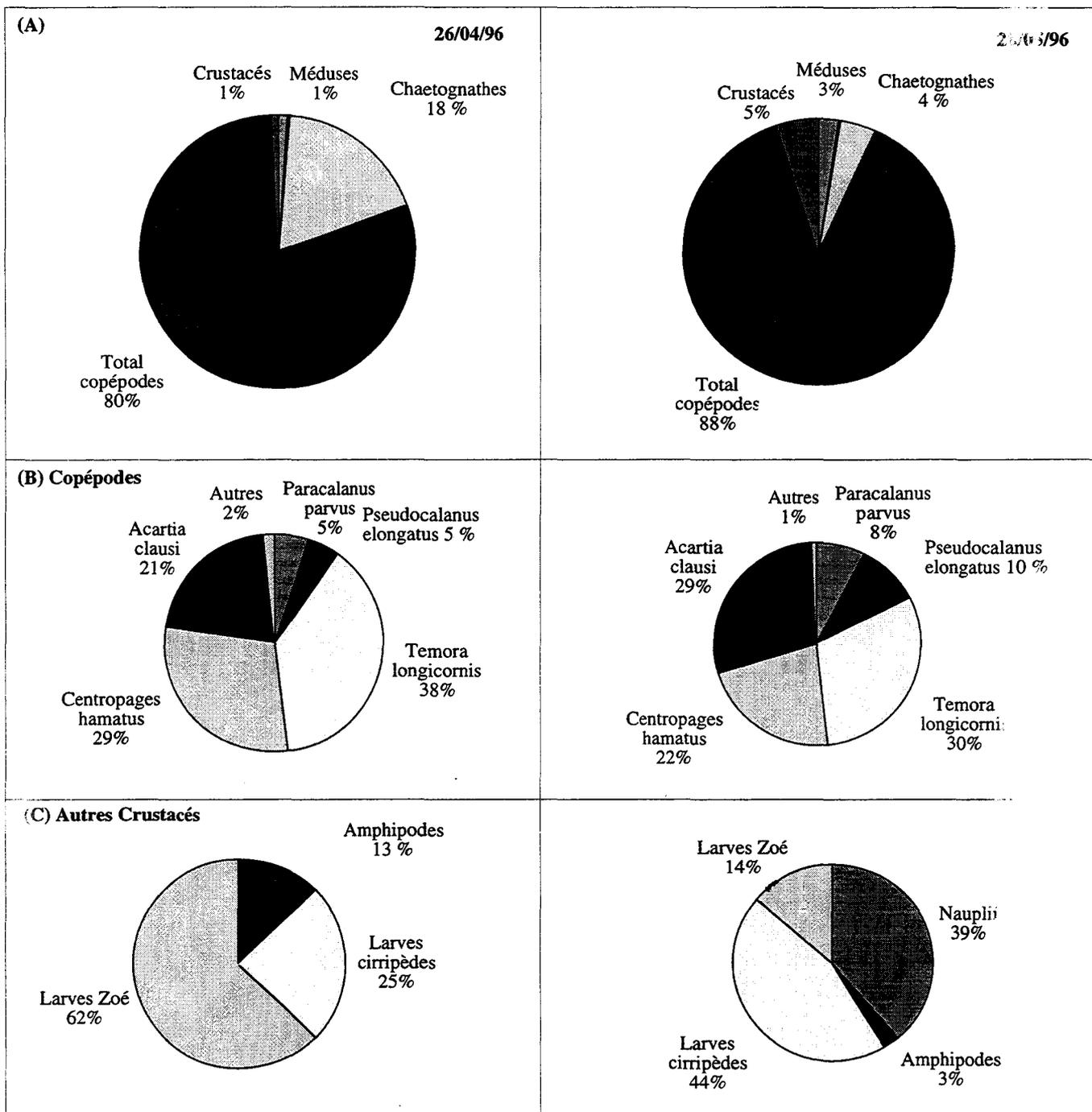


Figure 35 : Proportion des zooplanctontes dans les échantillons du 26/04, du 28/05/95 prélevés à la station 6 au large du cap Gris-Nez.

urocordés du type *Oikopleura dioica*, les larves zoé de crabes, sont caractéristiques des eaux du large. Le copépode *Pseudocalanus elongatus* est ubiquiste. Le copépode *Acartia clausi* est soit ubiquiste, soit à affinité côtière.

V.2. DISCUSSION

Les ophioplutei sont rarement décrits comme une composante importante du plancton. Cependant, leur densité peut devenir considérable et provoquer une coloration des eaux côtières (McBride, 1907 ; Chadwick, 1914 ; Hendler, 1991). L'ophiure *Ophiopluteus ramosus* peut représenter jusqu'à 84 % d'un échantillon de zooplancton au large de "Flemish Cape Bank" (Atlantique NO) et jusqu'à 2576 ind.m⁻³ ont été observés en Mer Rouge (Semenova *et al.*, 1964 ; Kaufman, 1974, *In* Hendler, 1991).

Les abondances des différents stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* dans le détroit du Pas de Calais sont variables d'une année à l'autre, mais la période de présence larvaire apparaît relativement constantes (juin à septembre), ce qui confirme l'étalement de la période de ponte sur plusieurs mois (Davoult *et al.*, 1990a ; cette étude, chapitre IV). En mer Ligure, Pedrotti (1993) met en évidence une dominance des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* entre mai et juin avec une abondance totale comprise entre 30 et 40 ind.m⁻³ en juin, inférieure aux abondances maximales observées au niveau du détroit du Pas de Calais. En effet, les abondances larvaires totales dans le détroit peuvent atteindre des valeurs considérables (de 50 ind.m⁻³ en juin jusqu'à plus de 46000 ind.m⁻³ début août 1995). Un échantillonnage mis en oeuvre en 1996 au large de Roscoff au lieu-dit "Trou aux singes" ne révèle la présence d'ophioplutei qu'au début du mois d'août, avec des stades à 6 et à 8 bras (80 ind.m⁻² pour chacun des stades). Ces stades sont moins abondants vers la mi-septembre (respectivement, 40 et 72 ind.m⁻²) et 1 larve à 6 bras est encore échantillonnée début octobre.

La présence d'ophioplutei de stade à 2 bras dans les prélèvements implique l'arrivée d'une nouvelle cohorte. De ce point de vue (et avec un pas d'échantillonnage hebdomadaire), il apparaît au minimum 5 cohortes différentes en 1995 et 3 en 1996. Les mélanges de stades de développement impliquent une origine spatio-temporelle différente des ophioplutei constituant un nuage larvaire. L'apport d'ophioplutei de stade à 2 bras à la fin du mois de juillet 1995 ou au début du mois d'août 1996 ainsi que le changement d'abondance relative des différents stades larvaires (prépondérance des stades les plus âgés en fin d'été) confirment les observations démographiques de Davoult *et al.* (1990a) quant à un recrutement principal de l'espèce en septembre pour la population du détroit du Pas de Calais. Néanmoins, la présence de larves dans le plancton pendant plusieurs mois devrait permettre un apport de juvéniles au niveau de la population d'adultes dès juin. A la vue des faibles valeurs d'indice gonadique en juin (chapitre IV), cette hypothèse d'alimentation en juvéniles par la population locale à cette période n'est envisageable que si certains adultes sont susceptibles d'émettre leurs gamètes avant d'avoir atteint leur développement gonadique maximal. Une autre possibilité serait une origine

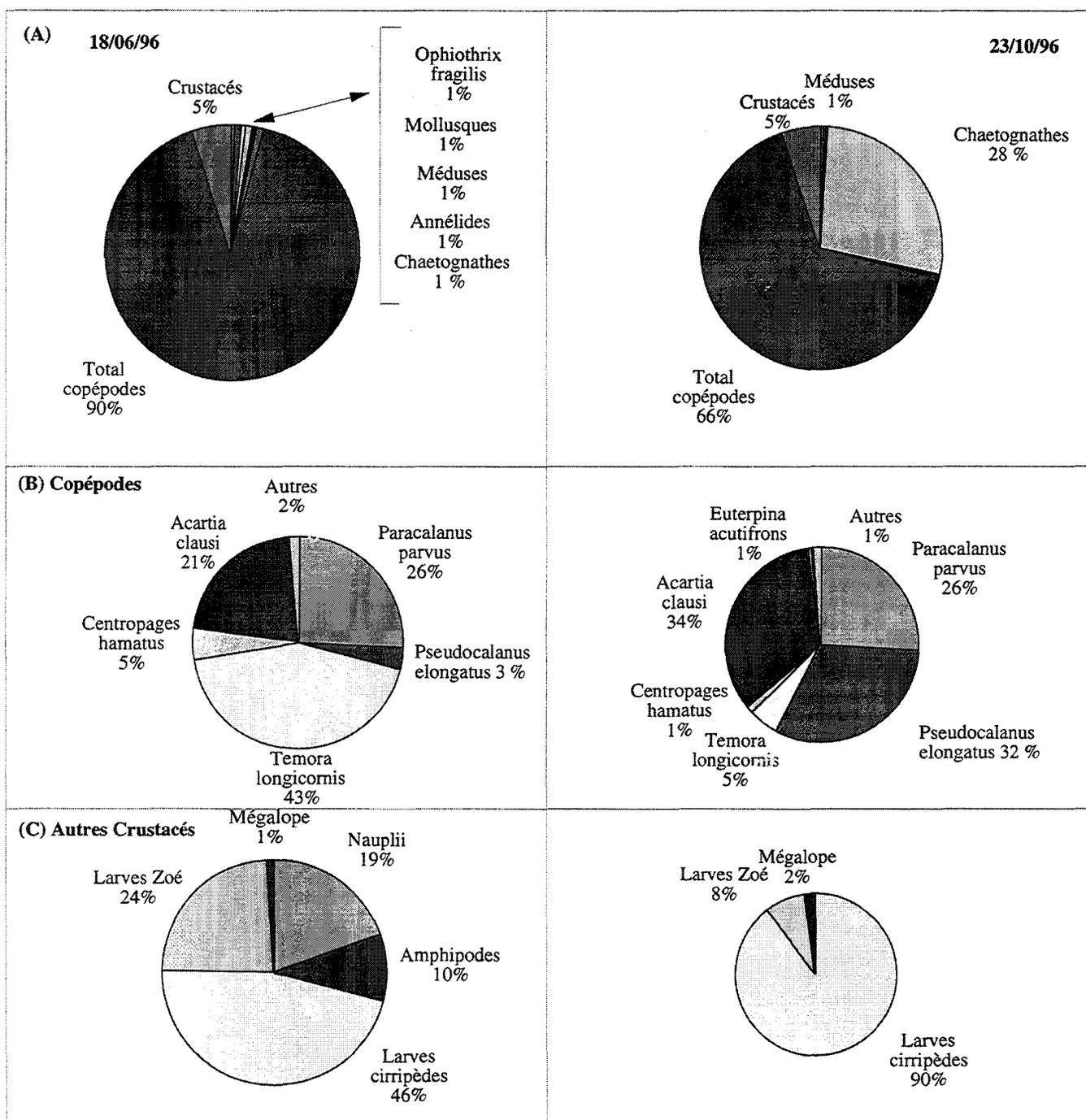


Figure 36 : Proportion des zooplanctontes dans les échantillons du 18/06, du 23/10/96 prélevés à la station 6 au large du cap Gris-Nez.

allochtone de ces juvéniles issus de larves émises par une population en amont qui serait mûre plus précocement. Dans ce cas, la dérive résiduelle portant vers le nord-est (Anonyme, 1968 ; Pingree & Maddock, 1977) aurait un rôle non négligeable. A ceci s'ajouteraient les effets des vents dominants de secteur sud-ouest et nord-est lors de la période de présence larvaire. Des vents de secteur sud-ouest favoriseraient l'apport de larves et des vents de secteur nord-est seraient propices à un maintien des larves compétentes au dessus de la population d'adultes par atténuation ou annulation de la résiduelle de courant (Belgrano *et al.*, 1990).

Du point de vue méthodologique, les prélèvements de plancton, à l'aide d'un filet selon un trait vertical fond-surface, s'avèrent peu efficaces pour la mise en évidence de très petites quantités de larves. En effet, les résultats du suivi de la maturation gonadique par la méthode des indices gonadiques, des indices de maturité et la structure démographique de la population suggèrent quatre recrutements étalés de février à septembre (Davoult *et al.*, 1990a), alors que les larves ne sont échantillonnées dans la masse d'eau que de juin à septembre. Des prélèvements au filet selon des traits obliques, à la pompe ou au traîneau supra-benthique seraient plus appropriés pour les études des recrutements secondaires.

L'étude de la phase larvaire des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* passe par une étude biométrique permettant de mesurer l'évolution de longueur caractéristique du développement et des conditions de vie des larves (Lefebvre & Davoult, 1997). Ces résultats sont comparables à ceux présentés dans des travaux plus anciens (par exemple, Newell & Newell, 1963). Il faut noter toutefois que les résultats obtenus ici sont caractéristiques de chaque stade larvaire et sont issus de populations *in situ*. La plupart des données généralement disponibles sont basées sur des mesures d'individus en culture et les résultats sont fournis sous forme d'une valeur moyenne, censée être représentative de l'ensemble de la phase larvaire de l'espèce (Fenaux, 1970 ; Hendler, 1975 ; Pedrotti, 1993).

Chez *Ophiothrix fragilis*, des changements morphologiques significatifs interviennent lors du développement larvaire, avec des périodes de transition plus ou moins marquées entre les stades. La longueur moyenne du corps varie de $0,157 \pm 0,005$ à $0,274 \pm 0,004$ mm entre les stades à deux et à huit bras. La longueur des bras postéro-latéraux évolue de $0,355 \pm 0,014$ à $1,432 \pm 0,292$ mm entre les mêmes stades. Les stades à 2 bras sont caractérisés par une homogénéité de la longueur du corps. Une partie des larves des stades intermédiaires (4 et 6 bras) ont une longueur du corps et un rapport de la longueur du bras sur la longueur du corps (B/C) du même ordre de grandeur que ceux du stade à 2 bras, alors que d'autres montrent un corps plus long et un rapport B/C plus petit. Les stades à 4 et à 6 bras sont caractérisés par une hétérogénéité de la longueur du corps ($0,176 \pm 0,005$ mm et $0,227 \pm 0,009$ mm, respectivement). Pour une fraction de la population larvaire, il y a un changement de stade larvaire sans changement de taille. Les plus petites larves à 4 et à 6 bras (longueur du corps < 0,2 mm) vont apparemment disparaître avant le stade ultime à 8 bras d'abord caractérisé par une forte homogénéité de la longueur du corps et une faible dispersion du rapport B/C. Chez les

ophioplutei en général, ce rapport varie de 1 à 16, la longueur du corps est comprise entre 0,2 et 0,7 mm (Hendler, 1991). Le rapport B/C peut être un moyen indirect d'apprécier la longueur de la bande ciliée, impliquée dans les processus de nutrition qui ont un rôle non négligeable sur la forme larvaire et dans les flux de larves entre les différents stades jusqu'à la métamorphose (Thorson, 1950 ; Strathmann, 1975 ; McEdward, 1984 ; Paulay *et al.*, 1985 ; Boidron-Métairon, 1988 ; Fenaux *et al.*, 1994). Il semble donc exister une période de transition critique au cours du développement larvaire. La croissance larvaire du stade à 2 bras au stade jeune à 8 bras semble favoriser le développement du corps plutôt que celui des bras et inversement pour le stade âgé à 8 bras.

Il est reconnu que la quantité et la qualité de la nourriture jouent un rôle important sur la forme et l'état physiologique des larves d'Echinodermes (Mortensen, 1921, 1931, 1937, 1938 ; Hinegardner, 1969 ; Strathmann, 1975 ; Boidron-Métairon, 1988 ; George, 1990 ; Pedrotti & Fenaux, 1992 ; Strathmann *et al.*, 1992 ; Pedrotti, 1995). Le schéma généralement observé est une augmentation de la longueur des bras dans des conditions nutritives défavorables et une ingestion différenciée face à des espèces phytoplanctoniques ne présentant pas toutes la même valeur nutritive. L'augmentation de la longueur des bras postéro-latéraux au fur et à mesure du développement larvaire (augmentation en parallèle de la longueur du corps) et l'acquisition de bras supplémentaires marquent l'augmentation des besoins nutritionnels des larves d'Echinodermes. En effet, plus les bras sont longs et nombreux, plus la surface de la bande ciliée, bordant les bras et impliquée dans les processus de nutrition, sera importante, ce qui augmentera l'efficacité de filtration (Strathmann, 1971 ; Fenaux *et al.*, 1988 ; Hart, 1991). Cependant, chez *Ophiothrix fragilis*, Guille (1964) a observé au laboratoire une réduction de la taille des bras des ophioplutei par rapport à celle des larves *in situ* dans des conditions d'apports nutritifs insuffisants. La nourriture pourrait donc être responsable de la période de transition observée entre le stade à 6 bras et le stade à 8 bras. Les plus petits individus seraient éliminés naturellement car leur efficacité de nutrition n'est pas optimale et ne leur permettra pas d'accumuler assez de réserves avant la première phase de la métamorphose marquée par la fermeture de la bouche larvaire (Hendler, 1991). De plus, un régime alimentaire inadéquate est reconnu comme responsable du retard de la métamorphose des ophioplutei au laboratoire (McBride, 1906, 1907 ; Mortensen, 1921 ; Thorson, 1946). Théoriquement, la plus forte production phytoplanctonique en Manche orientale par rapport à celle de la Manche occidentale (Hoch, 1995) devrait être responsable chez *Ophiothrix fragilis* d'une diminution du temps de développement pour la population du détroit, par rapport à celle de Roscoff permettant de limiter les pertes engendrées par de nombreux facteurs de mortalité tels que la prédation ou le transport advectif au delà des habitats favorables. De plus, l'état nutritionnel des larves pourrait intervenir sur le succès du recrutement en régulant en partie le pourcentage de réussite à la métamorphose, les taux de survie et de croissance des juvéniles (Jorgensen, 1981 ; Lucas, 1982 ; Paulay *et al.*, 1985 ; Pedrotti, 1993), voire même le cycle de reproduction à venir en jouant sur la qualité des oeufs produits par ces futurs adultes (George, 1995). Cette limitation par la quantité (en terme

d'environnement plus ou moins productif) et par la qualité de la nourriture sera probablement accentuée par la disponibilité de cette nourriture. En effet, les crustacés copépodes dont l'abondance, liée au développement phytoplanctonique, est plus importante d'avril à août (Brylinski, 1975) vont se comporter comme des compétiteurs vis à vis de la ressource trophique. Ces copépodes peuvent représenter à eux seuls entre 66 et 90 % de l'ensemble de la population zooplanctonique. Même lors des épisodes de fortes concentrations d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*, la compétition exercée par les copépodes sera d'autant plus efficace qu'ils sont capables de déplacements actifs, et présentent des migrations nyctémérale, tidale et ontogénique (Frontier & Pichod-Viale, 1991) optimisant leur taux de contact avec le phytoplancton. Ces résultats basés sur des observations d'ophioplutei *in situ* nécessitent d'être complétés par des expérimentations au laboratoire qui permettraient également de considérer la possibilité d'une utilisation de matière organique dissoute réduisant ainsi les effets limitants d'une nutrition basée sur l'utilisation de cellules phytoplanctoniques (Strathmann, 1975 ; Olson & Olson, 1989 ; Feldman, 1995). Malheureusement, les essais de reproduction *in vitro* n'aboutissent pas à des oeufs normaux et à des larves viables.

Les larves ayant atteint le stade à 8 bras vont alors se métamorphoser en juvéniles. Les plus petits diamètres de disque observés sont en conformité avec ceux proposés par McBride (1907) et Campion (1997) et s'avèrent du même ordre de grandeur que ceux reconnus comme caractéristiques des individus nouvellement métamorphosés (McBride, 1907). Le diamètre de leur disque apparaît plus petit que la longueur du corps des plus vieux stades à 8 bras, ce qui confirme les observations de Dawydoff (1928) quant à une formation des structures juvéniles (le disque en particulier) aux dépens des structures larvaires.

La transition du milieu pélagique au milieu benthique correspond à la sédentarisation qui coïncide, précède ou succède à la métamorphose (Butman, 1987). Au regard de la morphologie des ophioplutei et des juvéniles (post-métamorphiques), il est intéressant de considérer les scénarios possibles impliqués lors du processus de sédentarisation :

(1) Dans un cycle benthopélagique type d'invertébré marin, Eckman (1996) suggère que les larves acquièrent leur compétence dans la colonne d'eau, puis une phase de contact/exploration survient pendant laquelle, soit la larve rejette le site (et réintègre la phase planctonique), soit l'accepte et commence le processus de métamorphose. Dans cette hypothèse, la métamorphose se produit sur un substrat convenable déjà colonisé par les adultes et les larves sont maintenues proches de la population adulte afin de débiter leur vie benthique. Pour les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*, le maintien des stades larvaires à 8 bras à proximité de la population adulte semble difficile dans les conditions hydrodynamiques du site. Même si la métamorphose se produit rapidement (peu d'informations sont disponibles sur la durée de la métamorphose : 10 jours entre l'initiation et la fin de métamorphose selon McBride, 1907), les stades larvaires à 8 bras ne possèdent pas de structure particulière leur permettant un ancrage quelconque sur ou à proximité des adultes. Le seul trait commun avec ce schéma réside dans le

fait que les larves sédentarisent effectivement là où des adultes sont déjà établis. Davoult *et al.* (1990b) ont montré que des zones adjacentes dépourvues d'adultes, bien que présentant des critères biosédimentaires et hydrodynamiques favorables à une survie des juvéniles, ne sont pas colonisées par ces derniers. L'existence de la phase de contact/exploration reste à prouver et des observations pourraient aller dans ce sens : Mladenov (1985) suggère que les larves conservent une relative mobilité après métamorphose grâce à la persistance des bras postéro-latéraux bordés de cils et Mileikovsky (1968) considère les ophiures comme adaptées pour flotter longtemps après métamorphose.

(2) Une autre alternative pour le processus de métamorphose est que les stades larvaires à 8 bras les plus âgés se transforment en pleine eau en réponse à un signal endocrine (Scheltema, 1974). Hendler (1991) considère comme probable cette éventualité chez de nombreuses espèces d'ophiures. Malgré la faible longueur des bras des juvéniles et leur faible flexibilité limitant les possibilités de s'enrouler autour des piquants des adultes, leur sédentarisation au niveau de la population d'adultes pourrait être favorisée grâce aux piquants particuliers en forme de crochets dont la description morphologique après observation au microscope électronique a été faite précisément par Champion (1997). Ces résultats confirment les observations de Stewart (1856) qui note la présence de piquants en forme de crochets chez des individus nouvellement sédentarisés d'*Ophiothrix* "enabling these young and feeble starfish to gain a firmer hold of the substrate on which they crawl, so that they are not drifted off by every slight force". Les juvéniles d'espèces fouisseuses comme *Amphioplus abditus*, *Amphiura filiformis* et *Ophiura albida* ne semblent pas présenter de telles structures (Hendler, 1991) alors que les juvéniles des espèces grégaires ou de l'épifaune en possèdent (Hodge, 1863 ; Fewkes, 1884 ; Hendler, 1978), confirmant nos déductions. Cependant, Turner & Miller (1988) ont mis en évidence la présence de piquants en forme de crochet sur l'article terminal du bras de juvéniles de deux espèces fouisseuses, pouvant remettre en question cette hypothèse d'adaptation à l'hydrodynamisme. Cette adaptation morphologique pourrait également favoriser le comportement agrégatif, bien connu pour l'espèce, dès le début de la vie benthique. Le grand nombre de juvéniles par unité de surface (parfois supérieure à celui des adultes) (Champion, 1997) confirme cette sédentarisation agrégative massive.

Après la métamorphose et la sédentarisation ou inversement, les juvéniles semblent présenter un comportement différent selon leur taille. Les plus petits juvéniles (diamètre du disque < 0,2 mm) sont ancrés sur les podias des adultes, puis les plus grands (0,2 à 4 mm) sont localisés sur la partie orale des bras ou du disque ou vont pouvoir s'enfouir dans les bourses génitales ou évolués au niveau des interradii. Ces juvéniles sont capables de se déplacer d'une zone à l'autre, le long d'un bras, de passer d'un adulte à un autre ou de rentrer et sortir des bourses (Champion, 1997). Ce comportement pourrait être lié à une recherche active de nourriture (les bras de ces juvéniles sont encore trop petits pour permettre une activité suspensivore efficace). Les individus les plus petits et les moins mobiles sont ainsi localisés directement au contact des zones de transit des particules alimentaires. Au-delà d'une certaine

taille et d'une capacité de mobilité plus importante, ils pourront se déplacer indifféremment d'une zone à l'autre sur les adultes. Cette possibilité de déplacement actif est confirmée par l'absence de différence entre le diamètre du disque des juvéniles cryptiques et celui des juvéniles apparents (Campion, 1997), l'un ou l'autre de ces types de juvéniles ne bénéficiant pas de conditions nutritives plus favorables. Cette mobilité des juvéniles pourrait également être guidée par la nécessité de se protéger vis à vis de prédateurs ou des conditions hydrodynamiques défavorables à une fixation définitive. Ce type de comportement a même amené certains auteurs à considérer *Ophiothrix fragilis* comme une espèce vivipare (Giard, 1878 ; Duncan ; 1879) puis d'autres à parler de relation de type semi-parasitique entre les larves et les adultes (Warner, 1971 ; Strathmann, 1978). Au-delà d'une certaine taille (diamètre discal de 2 mm), les jeunes individus ne semblent plus pénétrer les bourses des adultes (Campion, 1997).

CHAPITRE VI**DISTRIBUTION VERTICALE
DES OPHIOPLUTEI D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS***

CHAPITRE VI
DISTRIBUTION VERTICALE
DES OPHIOPLUTEI D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS*

INTRODUCTION

La connaissance des processus contrôlant le transport des larves d'invertébrés dans les eaux côtières est fondamentale pour l'interprétation de la biologie des populations, de la distribution des adultes et de leur variabilité spatio-temporelle. La distribution verticale des larves de certains taxa joue un rôle fondamental dans leur transport (Cameron, 1986). Beaucoup d'organismes zooplanctoniques régulent leur profondeur et opèrent des migrations ontogéniques et des migrations nyctémérales (Pennington & Emler, 1986). De telles migrations semblent augmenter la probabilité de rencontre avec des habitats convenables et sont responsables d'un certain contrôle sur les taux métaboliques, de nutrition, de rencontre avec les prédateurs et sur la dispersion (revue par Banse, 1964 ; Thorson, 1946 ; Crisp, 1974).

Les différents stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* vont être exposés, dans les conditions hydrodynamiques du détroit du Pas de Calais, à des conditions à priori défavorables pour un recrutement benthique optimum. Cependant, la population d'ophiures présente une relative stabilité qui contraste avec celle des autres peuplements de la région (Dewarumez *et al.*, 1986 ; Dauvin *et al.*, 1993). Dans ce contexte, soit les larves s'avèrent capables de contrôler leur position dans la colonne d'eau et profitent de schéma de circulation des masses d'eau favorables à leur recrutement comme cela a déjà été signalé pour certaines espèces de la région (Brylinski & Aelbrecht, 1993), soit elles sont purement passives et l'hydrodynamisme seul favoriserait leur recrutement. Afin de tester l'une ou l'autre de ces hypothèses concernant soit une interaction physique-biologie, soit une action prépondérante des phénomènes physiques sur le recrutement, les caractéristiques de variabilité à court terme de l'abondance et de distribution verticale des ophioplutei sont observées dans différentes conditions de marée, de la morte-eau à la vive-eau en relation avec le cycle flot/jusant et sont mises en relation avec les caractéristiques hydrologiques et physico-chimiques associées.

L'échantillonnage a été réalisé en point fixe (approche Eulérienne) à la station de référence de la radiale BENGRI grâce à un système de pompage permettant de prélever les ophioplutei et leur cortège zooplanctonique selon un pas de 4 m depuis le fond jusque sous la surface. Chaque série de prélèvements était précédé d'un profil de sonde CTD. La masse d'eau a également été échantillonnée au fond et en sub-surface afin de déterminer la biomasse phytoplanctonique et la quantité de matière en suspension. La vitesse du courant a été mesurée en continu pendant toute la durée de la mission.

VI.1. RESULTATS

VI.1.1. Mission I - Marée de vive-eau (23-24/06/97 - Coefficients : 96/95-93/91)

Les 23 heures d'échantillonnage représentant 16 séries de prélèvements fond-surface entre le 23 et le 24 juin 1997 n'ont révélé la présence que de quelques larves. Sur l'ensemble de la mission, 1 larve à 2 bras, 4 larves à 6 bras, 10 larves à 8 bras et 43 individus en cours de métamorphose (persistance des bras postéro-latéraux et disque en formation) ont été récoltés. Près de 70 % de ces individus en cours de métamorphose sont échantillonnés dans la moitié supérieure de la colonne d'eau (profondeur d'échantillonnage maximale de 40 m) et 20 % sont échantillonnés dans les 10 derniers mètres de profondeur. Cette très faible abondance des ophioplutei ne permet pas de conclure quant à la répartition verticale des ophioplutei dans ces conditions de vive-eau à cette période de l'année. Cependant, la présence de ces différents stades larvaires dans les prélèvements suggère le mélange de nuages larvaires d'origines spatiales et/ou temporelles différentes.

VI.1.2. Mission II - Marée moyenne (29-30/06/97 - Coefficients : 61-61/62)

L'échantillonnage a porté sur une période d'environ 24 heures et a permis de réaliser 16 séries de prélèvements fond-surface.

Les résultats de cette mission ont fait l'objet d'une publication dans le cadre de la 5^{ème} Conférence Européenne sur les Echinodermes (Lefebvre & Davault, 1998) et seront développés et complétés dans les sections suivantes.

→ *Lefebvre A. & D. Davault, 1998. Vertical distribution of the ophioplutei of *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata: Ophiuroidea) in the Dover Strait (Eastern English Channel). In: Echinoderm Research, Candia Carnevalli M.D. & F. Bonasoro (eds). Balkema, Rotterdam, 505-509.*

Vertical distribution of the *Ophioplutei* of *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata: Ophiuroidea) in the Dover Strait (Eastern English Channel, France)

A. Lefebvre & D. Davoult

Station Marine de Wimereux, UPRES-A 8013 du CNRS, Université des Sciences et Technologies de Lille, France

ABSTRACT: By its suspension-feeding activity and its biomass, *Ophiothrix fragilis* plays an important role in the coupling between benthic and pelagic ecosystem in the English Channel. In Dover Strait, this population remains quite stable in terms of density and amplitude of recruitment which contrasts with the variability of influx and the variability of hydrodynamical conditions. Vertical distribution of *Ophiothrix fragilis* larvae was studied from pump samples over a 24-hours series during mean tidal conditions. Variations of larval abundance were mainly explained by semi-diurnal tidal currents. Larval transport appeared to be passive, without diel vertical migration. Water masses circulation above the adult population was more favourable for settlement than the residual drift observed in the Dover Strait and could explain the spatial and temporal stability of the adult population in this highly advective and dispersive environment.

1. INTRODUCTION

The brittle-star *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) is widely distributed in the western part of the English Channel (Cabioc'h, 1968; Retière, 1979), in the bay of Seine (Gentil, 1976), in the eastern part of the English Channel (Cabioc'h & Glaçon, 1975, 1977). In the Dover Strait, the species forms dense aggregation (up to 2000 ind.m⁻²) (Davoult, 1989) and represents more than 60 % of the biomass (ash free dry weight) of the pebbles with sessile epifauna community (Migné & Davoult, 1997). This population remains quite stable in terms of density and recruitment which contrasts with the variability of the inputs and hydrodynamical conditions.

Tidal currents are alternating, mainly parallel to the coast and may exceed 3.7 knots during spring tides (Anonymous, 1988). Because of the tidal residual and the dominant south-west winds, the residual circulation drifts north-eastward, from the English Channel to the North Sea (Pingree & Maddock, 1977).

The aim of this study was to identify short-term variations in vertical distribution of *Ophiothrix fragilis* larvae to determine the role of this distribution on both dispersion and benthic recruitment.

2. MATERIAL AND METHODS

The study area was offshore the Cape Gris-Nez in the Dover Strait (50°55' N; 1°35' E) (Fig. 1).

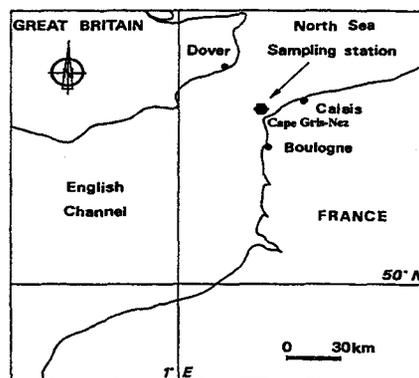


Figure 1. Location of the sampling station in the Dover Strait.

Zooplankton was sampled from the whole water column over a 24-hour series on 29-30 June 1997 (mean tidal conditions). Samples were collected every 1h30' with a 5 cm diameter collecting pipe at 4 m intervals from the bottom to below the surface with a constant flow of 300 l.min⁻¹. Each 1.5 m³ sample was filtered through a 80 µm mesh net and preserved in 5% formaldehyde. Before sampling, the water column was characterized every 1h30' through vertical profiles of temperature, salinity, density and fluorescence with a «Seabird 25» CTD recorder. Sea water was sampled below the surface and near the bottom in order to assess phytoplanktonic biomass

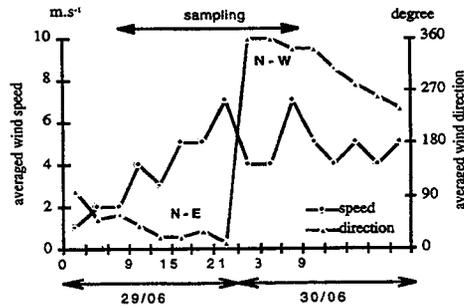


Figure 2. Characteristic of the wind in the Dover Strait during the cruise.

through Chlorophyll *a* (Chl. *a*) measurements.

Larval stages of *Ophiothrix fragilis* were identified using Mac Bride description (1907) and counted in the whole sample under a dissection microscope.

Auto- and cross-correlation analyses were performed on the time series to determine the occurrence of a periodicity for the different variables (Legendre & Legendre, 1984). Auto- and cross-correlation coefficients were calculated at 1h30' lag and plotted as a function of lag ($\pm 95\%$ confidence limit).

Spatio-temporal variations of the distribution of larval abundance, temperature, salinity, density and fluorescence were depicted with contour plots using inverse to the distance squared method (Golden Graphics System Software: SURFER).

3. RESULTS

3.1 Physical parameters

Mean tidal conditions occurred during the cruise. Wind was from N-E sector and from N-W sector, on 29 and on 30 June, respectively (Fig. 2). Wind speed remained low (Fig. 2).

During the cruise, water masses showed an homogeneous tendency. Nevertheless, near the low tide on 29 June, water temperature increased near the surface as salinity and density could be considered as homogeneous for the whole water column (Fig. 3).

The temperature gradient was linked to warm up of water because of solar heat. Near high tide on 29 June, water temperature was higher near the surface (solar heat can not explain this warming-up at this time of the day), salinity and density were lower near the surface, then homogeneous deeper. Water mass was stratified (salinity gradient > 0.1 PSU).

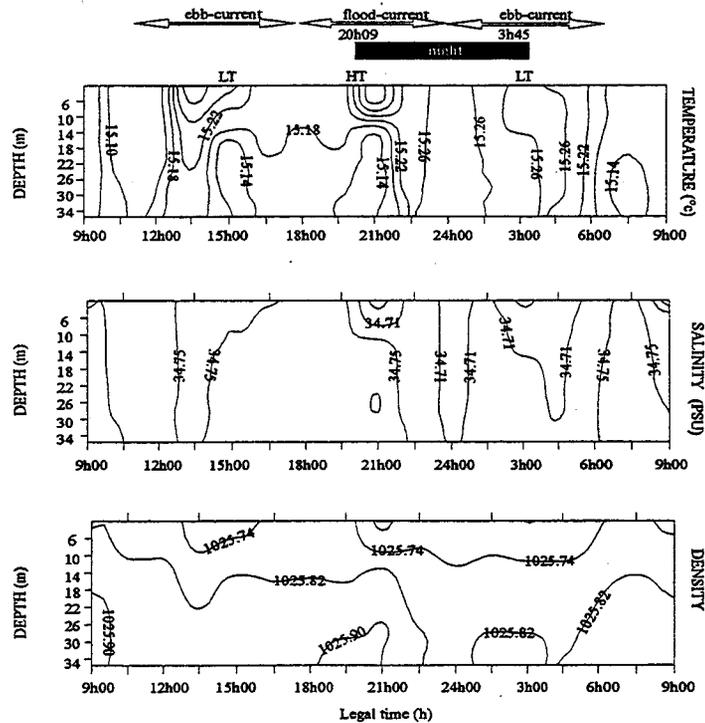


Figure 3. Temperature, salinity and density in relation to time and depth during the time series.

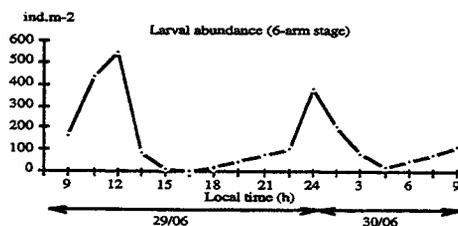


Figure 4. Larval abundance (ind.m^{-3}) of 6-arm larval stage of *Ophiothrix fragilis*.

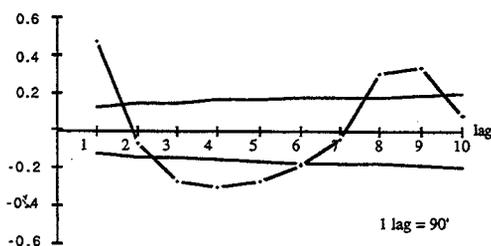


Figure 5. Auto-correlation of the 6-arm larval stage abundance ($\pm 95\%$ confidence limit).

3.2 Biological parameters

Samples included almost exclusively 6-arm larval stage. Very few 4-arm and 8-arm larvae were observed in some samples (1 to 5 ind.m^{-3} , i.e. 1 to 3.5% of the sample) and were therefore not considered in results.

6-arm larvae abundance ranged from 1 to 141 ind.m^{-3} (i.e., 4 to 547 ind.m^{-2}) during the sampling

period and larvae were more abundant near slack current of flood-tide (Fig. 4).

Auto-correlation analysis showed that variations in larval abundance were cyclic with a period of 12 h, i.e. close to that of the semi-diurnal tide (Fig. 5).

Contour plots (Fig. 6) showed that larvae were more abundant in the upper 15 m. Deeper, larval abundance decreased to reach low values. Except during slack tide of flood-current, distribution of 6-arm larvae was homogeneous to the whole water column and abundance was the lowest. The few 4- and 8-arm larvae present in samples seemed to have the same distribution pattern than 6-arm larvae.

Maximum of fluorescence (Fig. 6) and chl. *a* concentration (Fig. 7) occurred near slack tide of flood-current.

Auto-correlation analysis of Chl. *a* indicated that variations were cyclic with a 12 h period (Fig. 8).

Cross-correlation function between larval abundance and Chl. *a* concentration showed that the temporal variation of the 2 variables was in phase (Fig. 9).

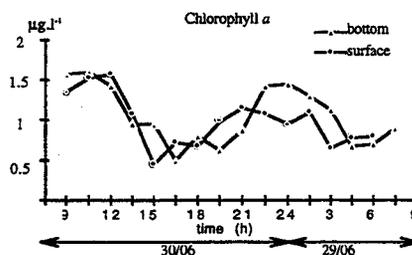


Figure 7. Changes in Chlorophyll *a* concentration ($\mu\text{g.l}^{-1}$) during the cruise.

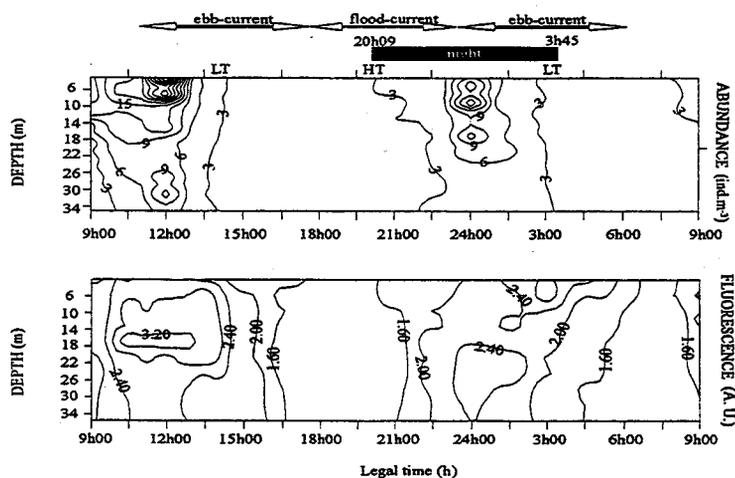


Figure 6. Fluorescence (arbitrary unit) and 6-arm larval stage abundance (ind.m^{-3}) in relation to time and depth during the time series.

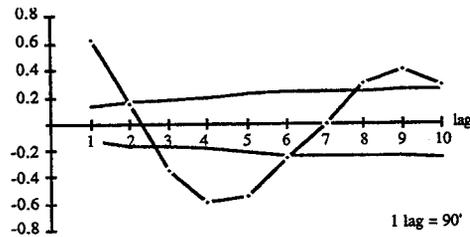


Figure 8. Auto-correlation on temporal fluctuations of Chlorophyll *a* concentration (\pm 95% confidence limit).

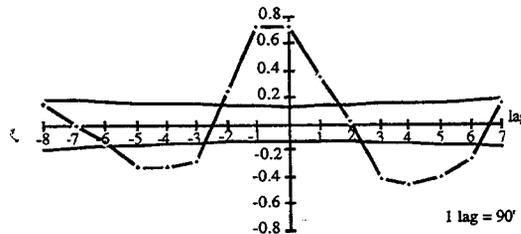


Figure 9. Cross-correlation between larval abundance and Chlorophyll *a* concentration (\pm 95% confidence limit).

4. DISCUSSION

In the Dover Strait, the temporal and vertical distribution of 6-arm larvae of *Ophiothrix fragilis* was not always homogeneous. Maximum larval abundance occurred with a semi-diurnal tidal cycle and during slack current period. At this time, *ophioplutei* were concentrated near the surface, despite their low swimming capability (*ophioplutei* speed of movement less than $1 \text{ cm} \cdot \text{min}^{-1}$ according to Mileikovskiy, 1973). This larval aggregation was independent of the nycthemeral cycle, so *ophioplutei* did not undergo diel vertical migration. For stronger current conditions, larval distribution was homogeneous. It seemed that *ophioplutei* acted like passive particles, their horizontal transport corresponding to water displacements and the transfer of larvae in the Dover Strait would occur by surface waters. In regards of the hydrodynamical model of Salomon (1990) and the study of the polychaeta *Polydora ciliata* (Lagadeuc & Brylinski, 1987) who has the same duration of planktonic life, we could suppose that most larvae of *Ophiothrix fragilis* could be issued from an allochthonous population 70 km above the Cape Gris-Nez population. During their transfer, larvae could be confined along the coast over a long distance because of the occurrence of a front of salinity (Lagadeuc & Brylinski, 1987).

The maximum larval abundance was correlated to maximum phytoplanktonic concentration, but was not

in phase with the main physical events: water circulation was characterized by coastal water drift on the study area. The shape of the coastline around the Cape Gris-Nez induced an offshore projection of coastal waters during ebb-current. These waters kept their own hydrological structure and mixed progressively at the following tide. This coastal water drifted offshore (westward) with ebb-current then parallel to the coast (north-eastward) with flood-current. This circulation pattern coupling with synchronous and continuous spawning and with anticyclonic wind conditions (N-E sectors) which reduced or reversed the residual water circulation (Belgrano *et al.*, 1990) could allow larval concentration around the population offshore the Cape Gris-Nez and then favour recruitment and settlement on the adult population.

Larval aggregation below the surface concurred with higher food availability (phytoplanktonic cells), but also with the occurrence of food competitors, like copepods, which represented 68.5 to 99.9 % of the zooplankton sampled during the cruise.

Further investigations in different tidal conditions will be needed to study the distribution of the other larval stages and to compare the larval vertical distribution during different hydrodynamical conditions. Complementary informations on the peculiar hydrodynamical conditions offshore the Cape Gris-Nez will be acquired by studies of buoy drift.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank the crew of the R.V. «Côtes de la Manche» and G. Bonnier, J. Harlay, A. Migné, D. Saïu for their assistance in the fieldwork.

REFERENCES

- Anonyme 1988. Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. *Service Hydrographique et Océanographique de la Marine*, 287 pp.
- Belgrano, A., M. Vincx, J. M. Dewarumez, A. Richard, J. Craeymeersch & C. Heip 1990. Recruitment of meroplanktonic larvae in the Southern Bight of the North Sea. *Oceanis*, 16(3) : 225-243.
- Cabioch, L. 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. Mar.*, 9(5): 493-720.
- Cabioch, L. & R. Glaçon 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais. *C. R. Acad. Sci. Paris*, série. D, 280: 491-494.
- Cabioch, L. & R. Glaçon 1977. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, du

- Cap d'Antifer à la baie de Somme., *C. R. Acad. Sci. Paris*, série D, 285: 209-212.
- Davoult, D. 1989. Structure démographique et production de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas-de-Calais (France). *Vie Marine*, hors-série, 10: 116-127.
- Gentil, F. 1976. *Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine*. Thèse 3^{ème} cycle, Université de Paris VI, 70 pp.
- Lagadeuc, Y. & J.M. Brylinski 1987. Transport larvaire et recrutement de *Polydora ciliata* (Annélide, Polychète) sur le littoral boulonnais, *Cah. Biol. Mar.*, 28: 537-550.
- Legendre, L. & P. Legendre 1984. *Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques*. 2^{ème} édition. Collection d'écologie 13. Masson, Paris et P. U. L. Québec, 254 pp.
- Mac Bride, C. W. 1907. The development of *Ophiothrix fragilis*. *Q. J. Micros. Sci.*, 51: 557-606.
- Migné, A. & D. Davoult 1997. Distribution de la macrofaune benthique du peuplement des cailloutis dans le détroit du Pas de Calais (Manche orientale, France). *Oceanologica Acta*, 20(2): 453-460.
- Mileikovsky, S. A. 1973. Speed of active movement of pelagic larvae of marine bottom invertebrates and their ability to regulate their vertical distribution. *Mar. Biol.*, 23: 11-17.
- Pingree, R. D. & L. Maddock 1977. Tide residuals in the English Channel. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 57: 339-354.
- Retière, C. 1979. *Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton*. Thèse d'Etat, Université de Rennes, 421 pp.
- Salomon, J. C. 1990. Role of instantaneous and long-term water movements on the recruitment and life of benthic fauna in the English Channel. *La Mer*, 28: 211-217.

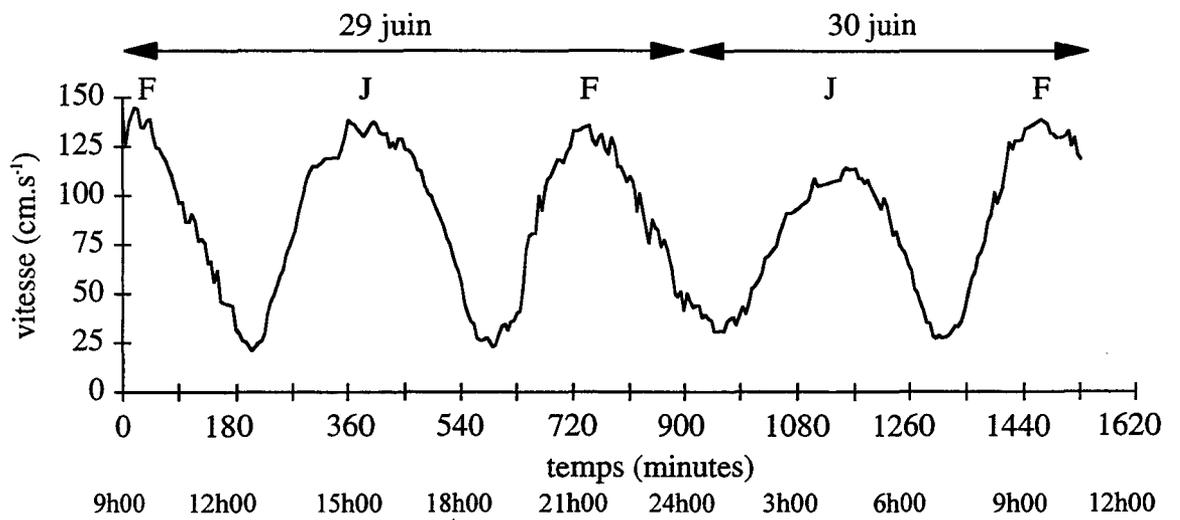


Figure 37 : Evolution temporelle de la vitesse du courant (m.s^{-1}) à 2,5 m de profondeur lors de la mission en point fixe du 29 au 30 juin 1997 (F : flot, J : jusant).

VI.1.2.1. Caractéristiques courantométriques

Les caractéristiques courantométriques lors de cette mission permettent de définir le cycle courantologique. Les données révèlent peu de différences de vitesse sur la fraction de colonne d'eau échantillonnée. Ainsi, la vitesse évolue de 20,8 à 144,7 cm.s^{-1} à 2,5 m de profondeur et de 18,1 à 146,5 cm.s^{-1} à 10,5 m de profondeur. Le profil de vitesse à 2,5 m de profondeur permet de décrire le cycle de courant de marée (Figure 37). Les vitesses maximales de courant sont observées à $T_0 + 361$ min, $T_0 + 736$ min et $T_0 + 1157$ min et présentent un décalage respectif de + 6 min par rapport à la basse mer de 14h55 ($T_0 + 355$ min), de + 59 min par rapport à la pleine mer de 20h17 ($T_0 + 677$ min) et + 43 min par rapport à la basse mer de 3h34 ($T_0 + 1114$ min). Les étales matérialisés par les plus faibles vitesses présentent généralement un net décalage par rapport à l'heure théorique définie par le S.H.O.M. (1988) qui se situe aux alentours de $PM + 3h30$ pour l'étales de flot et $PM - 2h15$ pour l'étales de jusant (Tableau 6).

Tableau 6 : Horaires théoriques et réels des étales de flot et de jusant lors de la mission II en condition de marée moyenne.

	Horaires théoriques	Horaires réels
Étales de flot	11h12	12h24 (PM + 4h42)
Étales de jusant	18h02	18h51 (PM - 1h26)
Étales de flot	23h47	00h49 (PM + 4h32)
Étales de jusant	06h42	06h43 (PM - 2h14)

VI.1.2.2. Evolution des paramètres physico-chimiques

VI.1.2.2.1. *Caractéristiques du vent*

Les effets du vent sur le mélange vertical des masses d'eau restent faibles, ce qui est confirmé par des valeurs du taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente du vent (ϵ) comprises entre $1,19 \cdot 10^{-6}$ et $5,25 \cdot 10^{-5} \text{ W.m}^{-3}$ au fond et entre $4,66 \cdot 10^{-5}$ et $2,00 \cdot 10^{-3} \text{ W.m}^{-3}$ en sub-surface (-1 m).

VI.1.2.2.2. *Structures hydrologiques*

Les épisodes de stratification des masses d'eau mis en évidence (cf. article Lefebvre & Davoult, 1998) sont confirmés par les variations de l'énergie potentielle (E_p) (Figure 38). Le 29 juin, l'énergie potentielle augmente après les étales de flot et de jusant pour diminuer et revenir à un niveau très faible (respectivement 24 et 16 fois plus bas que le niveau maximum) aux environs de la basse mer et de la pleine mer. Le 30 juin, les variations de l'énergie potentielle

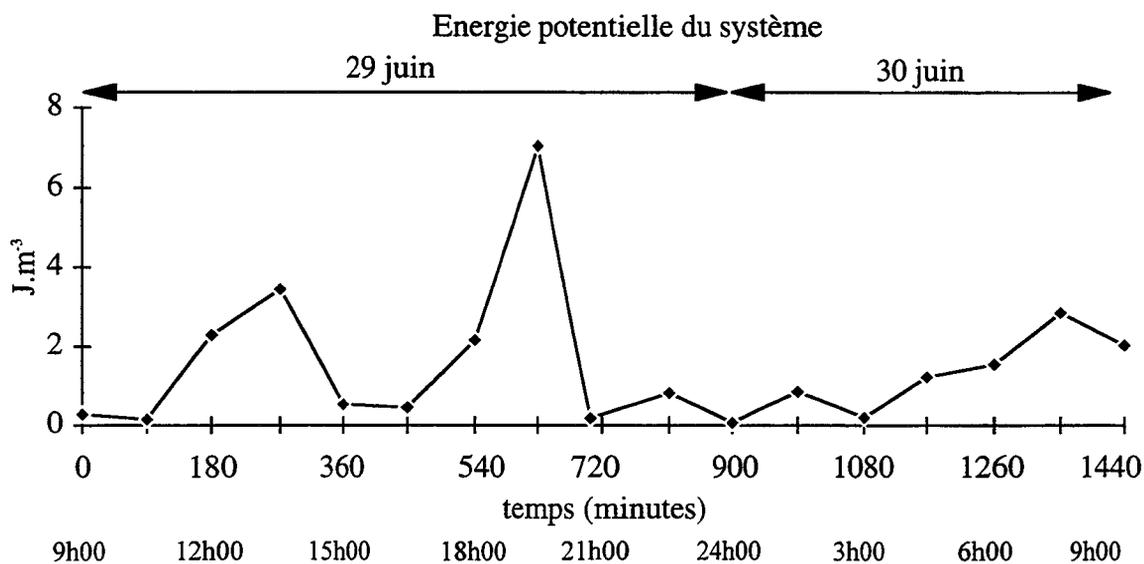


Figure 38 : Evolution temporelle de l'énergie potentielle du système ($J.m^{-3}$) lors de la mission en point fixe du 29 au 30 juin 1997.

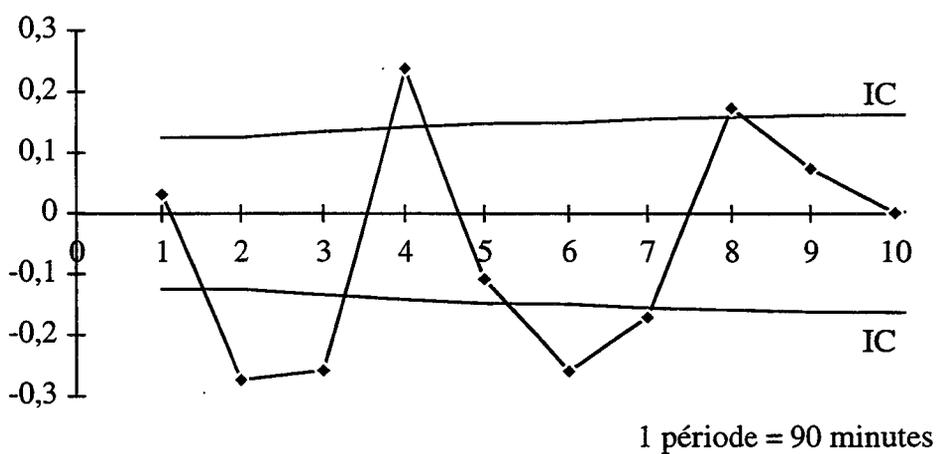


Figure 39 : Autocorrélation de l'énergie potentielle du vent lors de la mission en point fixe du 29 au 30 juin 1997 (IC : intervalle de confiance à 95 %).

restent faibles et caractéristiques d'un système homogène. La fonction d'autocorrélation indique l'existence d'un cycle de variation lié à la vitesse du courant (période de 6 heures) (Figure 39). Les profils de vitesse de courant réalisés en continu pendant toute la durée de la mission indiquent que les épisodes de stratification des masses d'eau se produisent lorsque les vitesses sont les plus faibles, autour des étales de courant.

VI.1.2.3. Répartition verticale des juvéniles

Sur l'ensemble de la mission, 27 juvéniles (individus immédiatement post-métamorphiques) ont été échantillonnés dans la colonne d'eau (profondeur d'échantillonnage maximale de 35 m) : 18,5 % au niveau du premier tiers de la colonne d'eau, 37 % au niveau du deuxième tiers et 44,5 % au niveau du dernier tiers.

VI.1.3. Mission III - Marée de grande vive-eau (19-20/08/97 - coefficients : 108/111-113/113)

VI.1.3.1. Caractéristiques courantométriques

Les vitesses de courant sont peu différentes sur la fraction de colonne d'eau échantillonnée: la vitesse varie entre 14,6 et 214,1 cm.s⁻¹ à 2,5 m de profondeur et entre 14,6 et 208,7 cm.s⁻¹ à 10,5 m de profondeur. Les vitesses maximales sont supérieures à 4 noeuds et sont ainsi du même ordre de grandeur que celles proposées dans l'annuaire du S.H.O.M. (Anonyme, 1988) pour des coefficients comparables.

Le profil de vitesse à 2,5 m de profondeur permet de définir les étapes successives du courant de marée (Figure 40). Les vitesses maximales de courant sont observées à To + 309 min, To + 653 min, To + 1118 min et To + 1321 min et présentent un décalage respectif de, - 18 min par rapport à la basse mer de 20h57 (To + 327 min), + 37 min par rapport à la pleine mer de 1h46 (To + 616 min), + 44 min par rapport à la basse mer de 9h24 (To + 1074 min) et - 41 min par rapport à la pleine mer de 14h12 (To + 1362 min). Les horaires des étales de flot et de jusant figurent dans le tableau 7.

Tableau 7 : Horaires théoriques et réels des étales de flot et de jusant lors de la mission III en condition de grande vive-eau.

	Horaires théoriques	Horaires réels
Etale de flot	16h55	18h12 (PM - 4h47)
Etale de jusant	23h31	23h45 (PM -2h01)
Etale de flot	05h16	06h18 (PM + 4h32)
Etale de jusant	11h57	12h26 (PM -1h46)

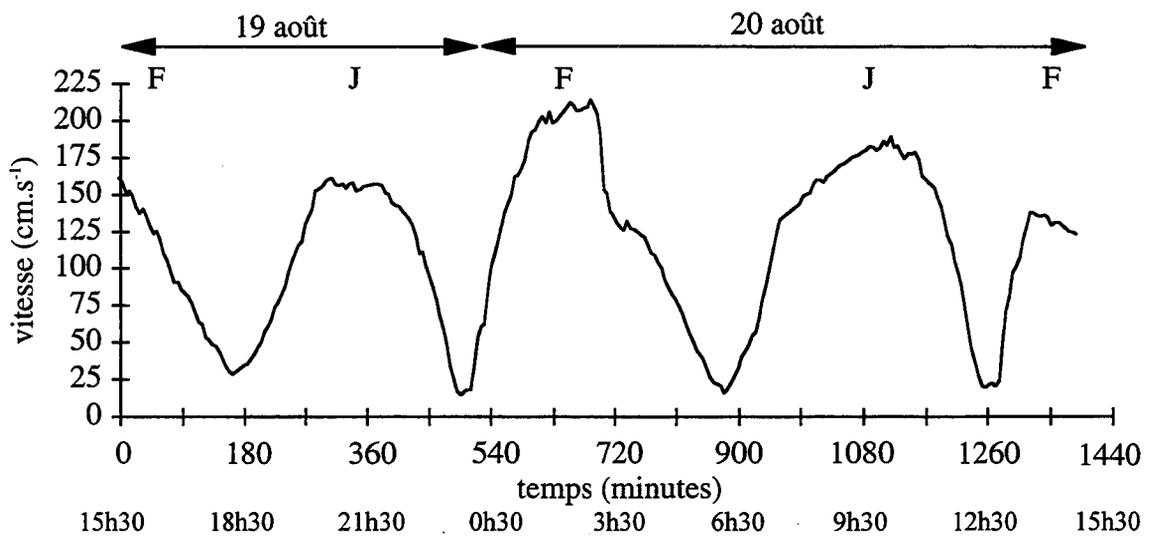


Figure 40 : Evolution temporelle de la vitesse du courant (m.s^{-1}) à 2,5 m de profondeur lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (F : flot, J : jusant).

VI.1.3.2. Evolution des paramètres physico-chimiques

VI.1.3.2.1. *Caractéristiques du vent*

Le mois d'août 1997 est caractérisé par des vents variables de faibles vitesses (minimum force 3 à 4 sur l'échelle Beaufort). Les deux premières décades sont marquées par des épisodes de vent de secteur nord-est (10 jours dont 6 consécutifs du 2 au 7 août). Les jours précédant la mission, le vent passe du secteur sud-ouest au secteur nord-est avec des vitesses faibles ($< 4 \text{ m.s}^{-1}$). Pendant le premier jour d'échantillonnage, le vent de secteur nord-est domine avec une vitesse croissante de 4 à 6 m.s^{-1} en début de mission, puis il passe progressivement au secteur sud-ouest en conservant une vitesse modérée (Figure 41).

Le taux de dissipation de l'énergie cinétique du vent (ϵ) est faible pendant la mission avec des valeurs comprises entre $1,41.10^{-6}$ et $6,05.10^{-5} \text{ W.m}^{-3}$ au fond et entre $4,66.10^{-5}$ et $2,00.10^{-3} \text{ W.m}^{-3}$ en sub-surface (-1 m). La valeur maximale est observée lors du relevé de 23 h lorsque la vitesse du vent atteint 7 m.s^{-1} .

VI.1.3.2.2. *Structures hydrologiques*

L'évolution des paramètres hydrologiques (température, salinité et densité) permet de suivre l'advection des masses d'eau en relation avec la marée (Figure 42).

Le 19 août, la colonne d'eau apparaît relativement homogène, sauf aux alentours de l'étales de flot et en début de jusant où un gradient de température, de salinité et de densité apparaît entre le fond et la surface. Ce gradient est marqué sur les quinze premiers mètres de la colonne d'eau. La température de surface atteint $19,5^\circ\text{C}$ alors qu'elle est de $18,7^\circ\text{C}$ vers 15 m de profondeur. Cet épisode de stratification est bref, puisqu'il n'apparaît pas lors du profil précédent, ni lors du suivant (intervalle de temps d'environ 90 minutes entre chaque profil). Un phénomène identique de stratification de moindre importance est observé dans les mêmes conditions de marée le 20 août. Cet épisode est marqué par des gradients de température, de densité entre la surface et 10 m de profondeur qui restent faibles. L'énergie potentielle du système (E_p) est alors maximale aux alentours de ces étales de flot (Figure 43). La fonction d'autocorrélation calculée sur l' E_p met en évidence une périodicité de 6 heures, liée à la vitesse du courant (Figure 44). Les variations de température, de salinité et de densité observées au cours de la mission sont liées principalement au cycle semi-diurne de la marée, avec une augmentation de la température et une diminution de la salinité et de la densité en jusant, puis un schéma inverse lors du flot. Les périodes de stratification observées sont liées à une arrivée d'eau à caractéristique plus côtière, lorsque la vitesse du courant diminue sur le site échantillonné et alors que le jusant a déjà débuté à la côte. Le phénomène est accentué lors de la première partie de la mission par le réchauffement solaire des eaux superficielles (température de l'air le 19 août : $24,8^\circ\text{C}$, liée à une

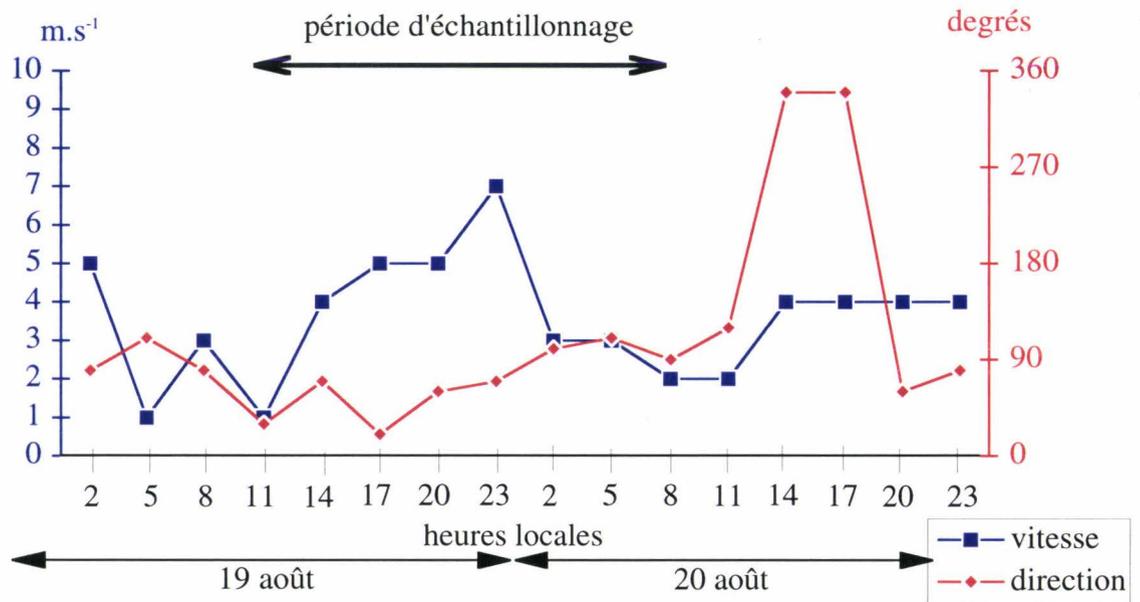


Figure 41 : Direction (degrés) et vitesse (m.s⁻¹) du vent lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997.

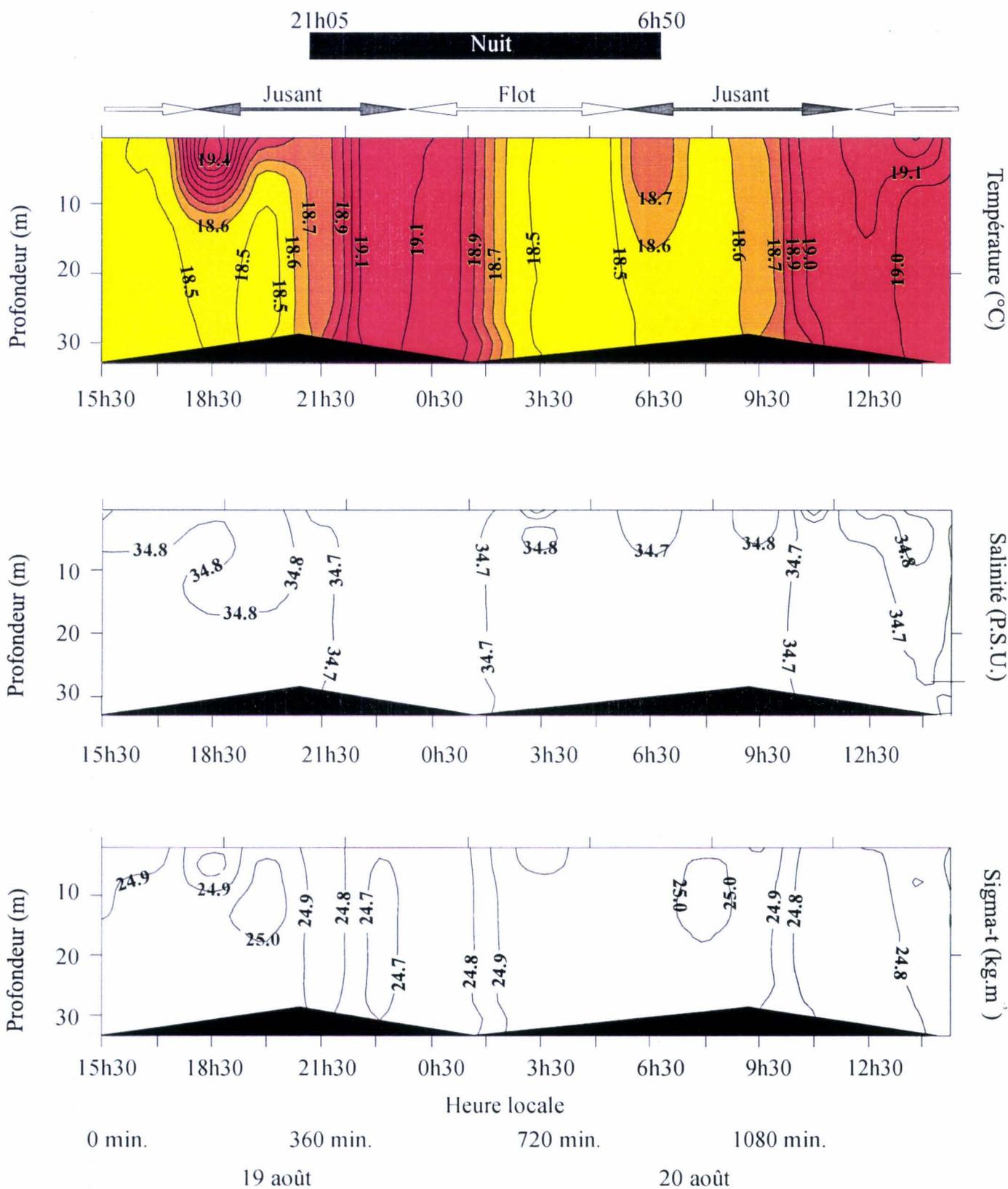


Figure 42 : Evolution temporelle des paramètres hydrologiques au cours du point fixe du 19 au 20 août 1997. (A) Température en °C. (B) Salinité en p.s.u.. (C) sigma-t en kg.m⁻³. (Abscisse : heure locale et temps (min.) depuis le début de l'échantillonnage).

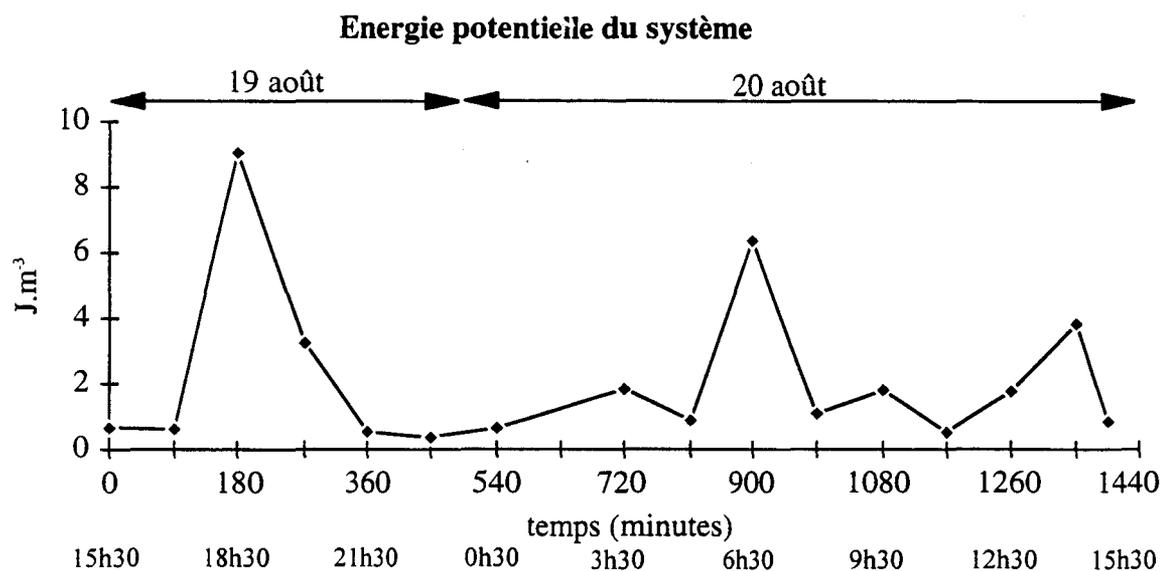


Figure 43 : Evolution temporelle de l'énergie potentielle du système ($J.m^{-3}$) lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997.

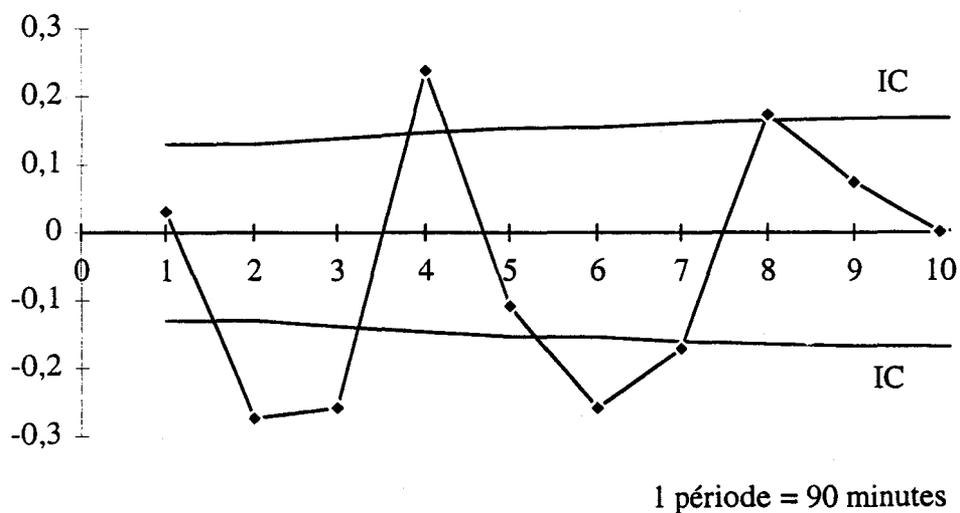


Figure 44 : Autocorrélation de l'énergie potentielle du système lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (IC : intervalle de confiance à 95 %).

période de réchauffement de plusieurs jours). Lors de la deuxième partie de la mission, les eaux se sont refroidies lors de la nuit (19,15°C en début de nuit du 19/08 et 18,45°C en matinée du 20/08).

VI.1.3.2.3. *Chlorophylle a*

Les concentrations en chlorophylle *a* évoluent au fond de 1,9 à 4,8 $\mu\text{g.l}^{-1}$ et en surface de 1,9 à 4,3 $\mu\text{g.l}^{-1}$ (Figure 45). Les différences fond-surface sont généralement peu marquées et l'évolution au cours de la mission est sensiblement la même, sauf en début de mission où les valeurs de surface sont nettement supérieures à celles du fond, ce qui est lié à l'arrivée massive d'eau côtière ayant provoqué la stratification. Les fonctions d'autocorrélation établies sur la concentration en chlorophylle *a* en sub-surface et au fond indiquent une périodicité tidale de 12 heures (Figure 46). Les valeurs augmentent progressivement lors du jusant puis diminuent avec le flot, marquant ainsi le va-et-vient d'eau côtière sur le site.

VI.1.3.3. Evolution de l'abondance et de la distribution verticale des ophioplutei

Lors de cette mission d'environ 24 heures, 16 séries de prélèvements fond-surface ont été effectuées.

VI.1.3.3.1. *Composition de la population larvaire*

Les prélèvements sont dominés par les ophioplutei de stade à 6 et 8 bras qui ont, selon McBride (1907), entre 4 et 10 jours d'existence. Leur abondance totale varie de 9 à 249 ind.m^{-3} (39 à 1137 ind.m^{-2}). Les abondances extrêmes observées sont 7 et 206 ind.m^{-3} (31 et 942 ind.m^{-2}) pour le stade à 6 bras, et 1 et 98 ind.m^{-3} (soit 5 et 418 ind.m^{-2}) pour le stade à 8 bras (Figure 47). Les stades à 6 bras représentent entre 50 et 96 % des ophioplutei prélevés.

VI.1.3.3.2. *Répartition verticale et migration*

La répartition verticale des ophioplutei apparaît homogène (Figure 48), mais des fluctuations d'abondance totale se produisent au cours du cycle du marée. Les abondances maximales s'observent lors du jusant et correspondent alors à l'arrivée des eaux côtières sur le site. Les fonctions d'autocorrélation établies sur l'abondance de chacun des stades ou sur l'abondance totale des ophioplutei révèlent une périodicité tidale de 12 heures (Figure 49). Afin de vérifier l'apparent décalage dans l'apparition des stades à 8 bras par rapport aux stades à 6 bras lors de la deuxième partie de la mission, une fonction de corrélation avec retard a été définie sur les abondances totales de ces stades (Figure 50). Elles montrent que leurs fluctuations sont en phase et ainsi les larves à 6 et à 8 bras semblent constituer un nuage larvaire homogène. Les fonctions de corrélation avec retard définie entre l'abondance (d'un stade larvaire ou globale) et

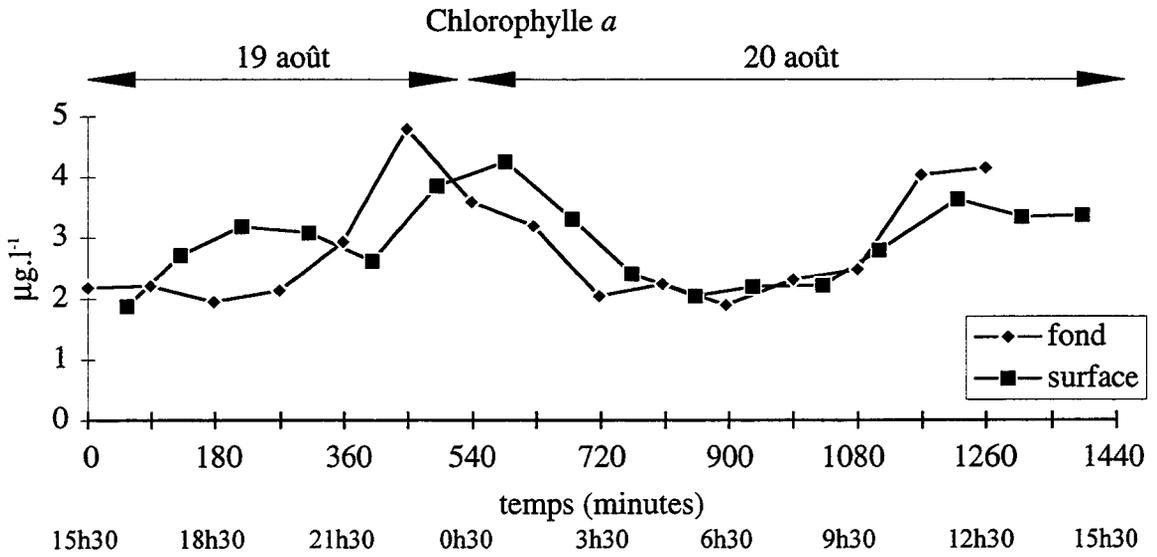


Figure 45 : Evolution temporelle de la concentration en chlorophylle a ($\mu\text{g.l}^{-1}$) en sub-surface et au fond lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997.

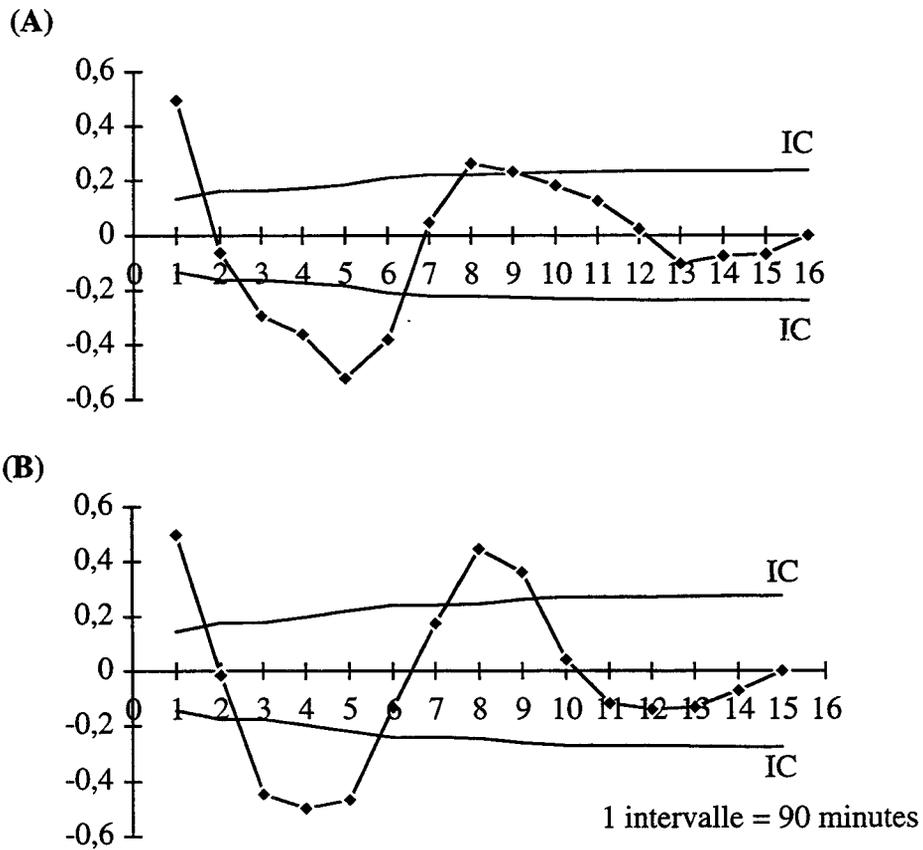


Figure 46 : Autocorrélation de la concentration en chlorophylle a (A) en sub-surface et (B) au fond lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997.

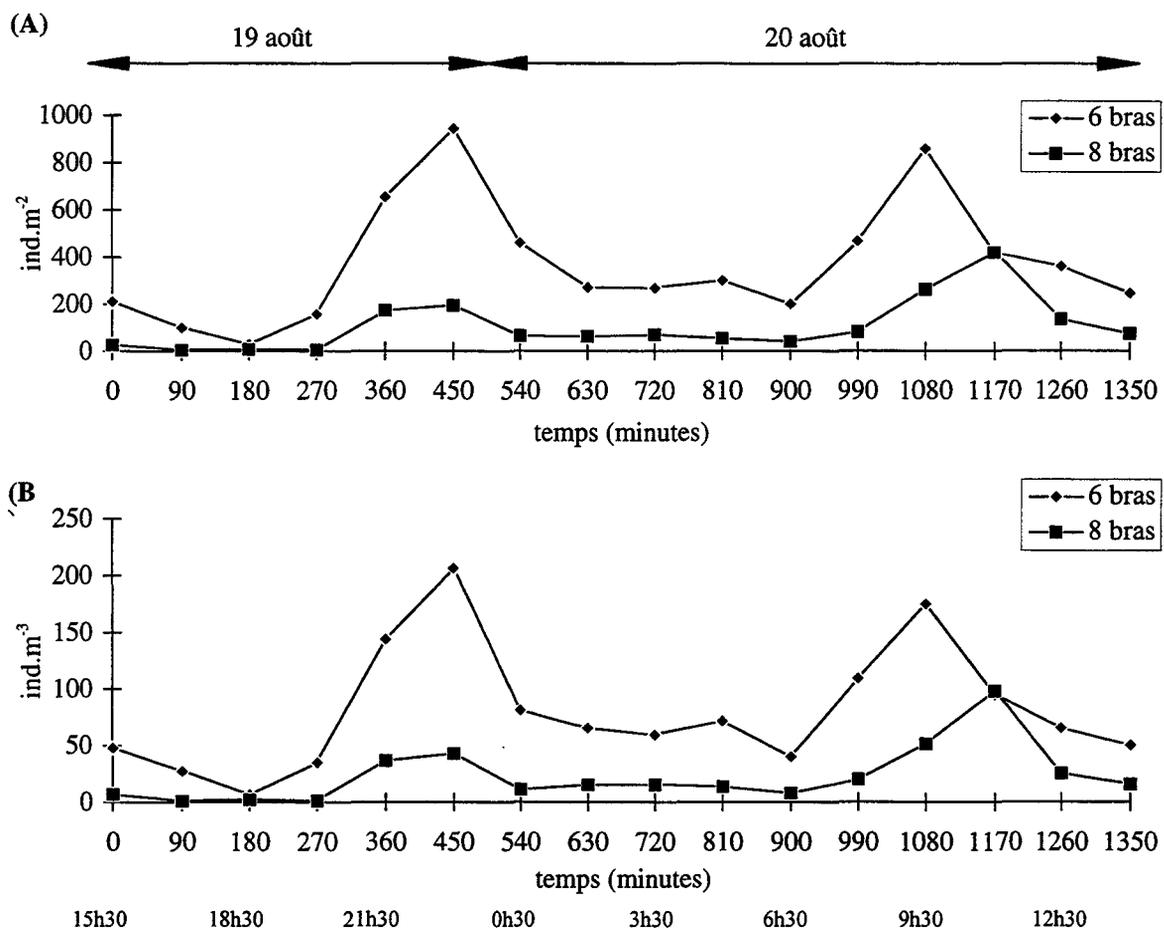


Figure 47 : Evolution temporelle de l'abondance totale des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* de stade à 6 et à 8 bras lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997.

(A) ind.m⁻³. (B) ind.m⁻².

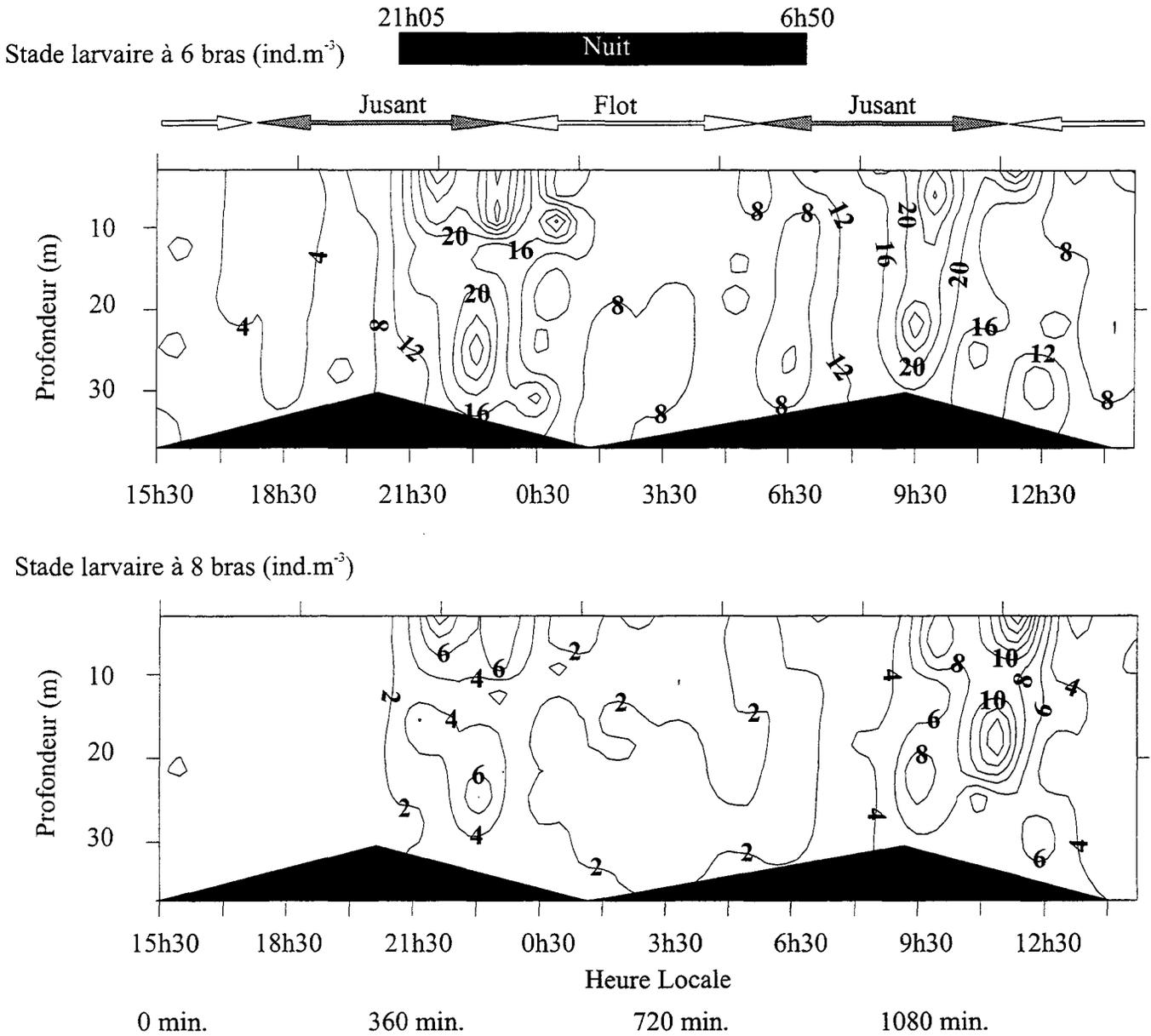


Figure 48 : Evolution spatio-temporelle de l'abondance des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* de stade à 6 et à 8 bras (ind.m⁻³) lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (Abscisse : heure locale et temps (min) depuis le début de l'échantillonnage).

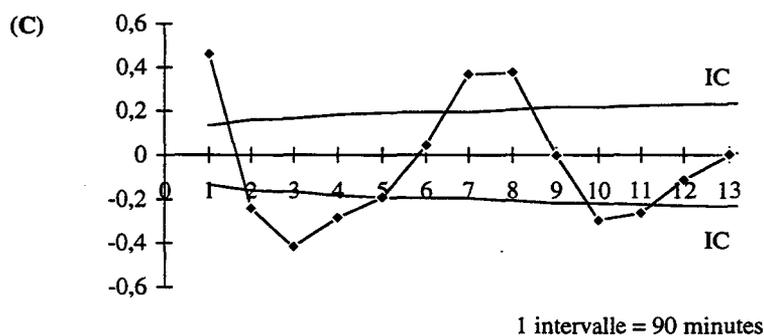
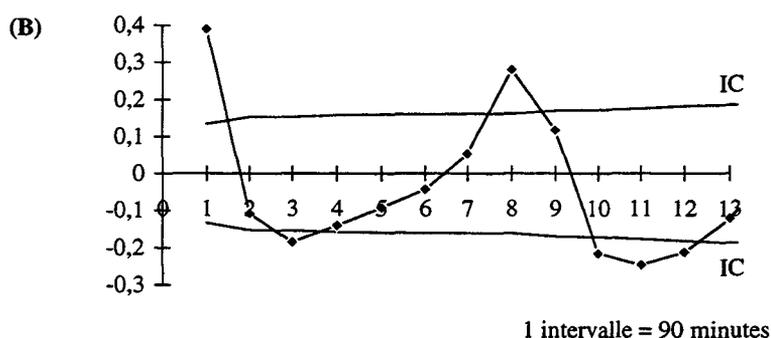
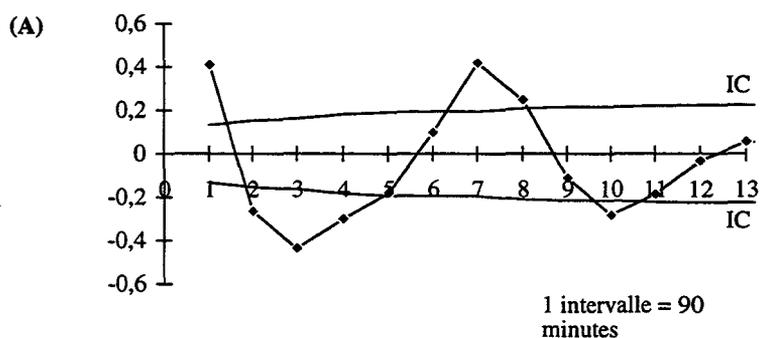


Figure 49 : Autocorrélation (A) de l'abondance des ophioplutei de stade à 6 bras, (B) de l'abondance des ophioplutei de stade à 8 bras et (C) de l'abondance totale des ophioplutei, lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (IC : Intervalle de confiance à 95 %).

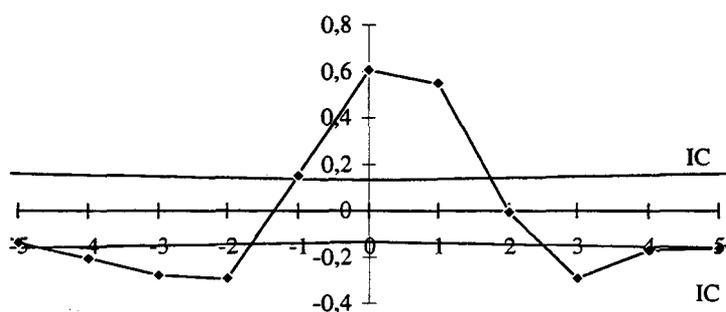
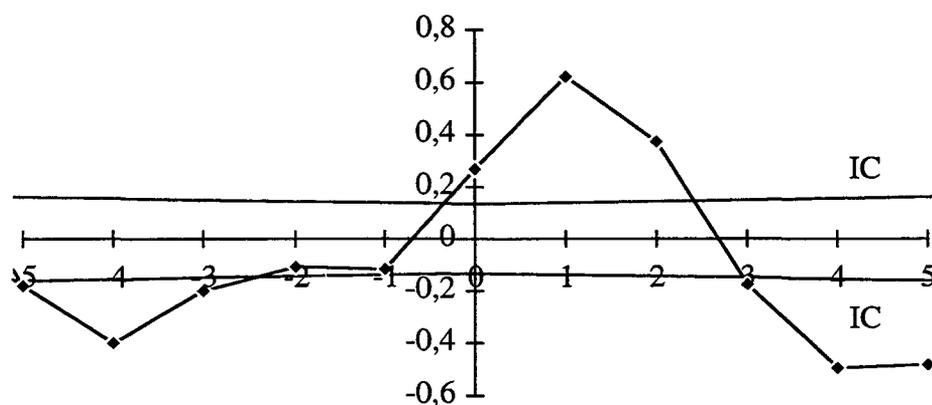


Figure 50 : Corrélation avec retard entre le stade larvaire à 6 bras et le stade larvaire à 8 bras lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (IC : Intervalle de confiance à 95 %).

(A)



(B)

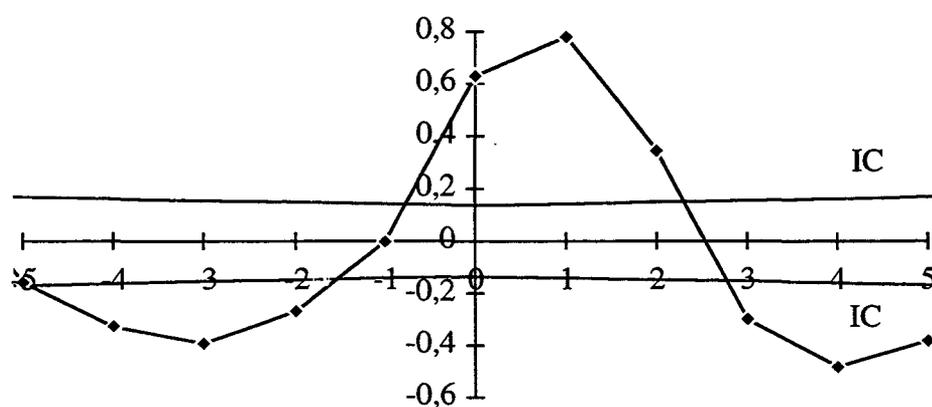


Figure 51 : Corrélation avec retard entre l'abondance larvaire totale et la concentration en Chlorophylle *a* (A) en sub-surface et (B) au fond lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997 (IC : Intervalle de Confiance à 95 %).

la concentration en chlorophylle *a* au fond ou en surface révèle un décalage de phase de 90 minutes (Figure 51). Les ophioplutei et la biomasse phytoplanctonique sont plus abondants lors du jusant, mais ce décalage de phase dans l'apparition des plus fortes valeurs pourrait indiquer une certaine limite dans l'extension côtière du nuage larvaire. L'abondance maximale des ophioplutei serait plus proche de la zone intermédiaire (zone frontale) alors que la biomasse phytoplanctonique est plus développée en zone franchement côtière.

L'échantillonnage réalisé entre 3 m et 37 m de profondeur a permis de mettre en évidence la présence de 60 juvéniles (individus post-métamorphiques) du fond jusqu'à la surface : 37 % de ces individus ont été prélevés dans le dernier tiers de la colonne d'eau, 40 % dans le deuxième tiers et 23 % dans le premier tiers.

L'évolution de la profondeur du barycentre de distribution des larves (ZCM) montre quelques fluctuations autour d'une profondeur moyenne qui reflète une répartition verticale homogène des ophioplutei (Figure 52). Ces variations dépendent directement des différences de hauteur de la colonne d'eau (échantillonnage depuis 25 m jusqu'à 37 m de profondeur) qui induisent une augmentation des valeurs de ZCM pour les prélèvements les plus profonds. Les valeurs moyennes (\pm écart type) du ZCM sont $15,9 \pm 3,7$ m pour le stade à 6 bras et $15,6 \pm 4,0$ m pour le stade à 8 bras et ne sont pas significativement différentes (test t, $p > 0,05$). On ne peut pas conclure quant à une différence significative pour un même stade, entre le jour et la nuit, ou entre le flot et le jusant (Test U de Mann-Whitney, $p > 0,05$). Le coefficient d'agrégation (CV) présente quelques variations au cours de la mission, mais les valeurs restent faibles traduisant ainsi une répartition assez régulière des larves sur la verticale (Figure 52).

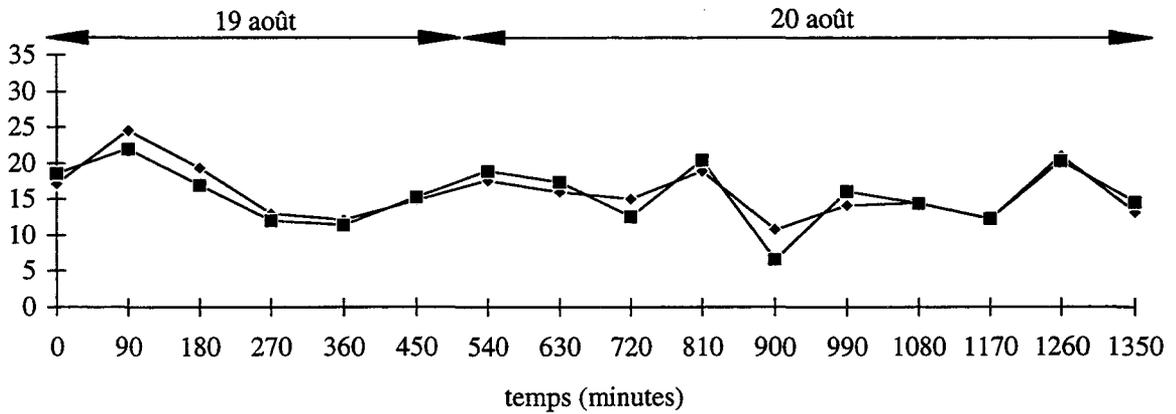
VI.1.4. Mission IV - Marée de grande morte-eau (31/08-01/09/98 - Coefficients : 34/34-36)

VI.1.4.1. Caractéristiques courantométriques

Les données indiquent peu de différences de vitesse sur la fraction de la colonne d'eau échantillonnée : la vitesse varie de 5,6 à 127,2 cm.s^{-1} à 2,5 m de profondeur, et de 3,2 à 102,8 cm.s^{-1} à 10,5 m de profondeur. Les vitesses maximales sont légèrement supérieures à 2 noeuds et excèdent les vitesses prévues dans l'annuaire du S.H.O.M. (Anonyme, 1988) pour des conditions marégraphiques équivalentes.

Le profil de vitesse à 2,5 m de profondeur permet de définir les étapes successives du courant de marée (Figure 53). Les vitesses maximales de courant sont observées à $T_0 + 362$ min, $T_0 + 797$ min, $T_0 + 1132$ min et $T_0 + 1563$ min et présentent un décalage respectif de + 44 min par rapport à la pleine mer de 19h06 ($T_0 + 318$ min), + 55 min par rapport à la basse mer de 2h10 ($T_0 + 742$ min), + 53 min par rapport à la pleine mer de 7h47 ($T_0 + 1079$ min) et + 63 min par rapport à la basse mer de 14h48 ($T_0 + 1500$ min). Les horaires des étales de jusant et de flot sont résumés dans le tableau 8.

(A) ZCM



(B) CV

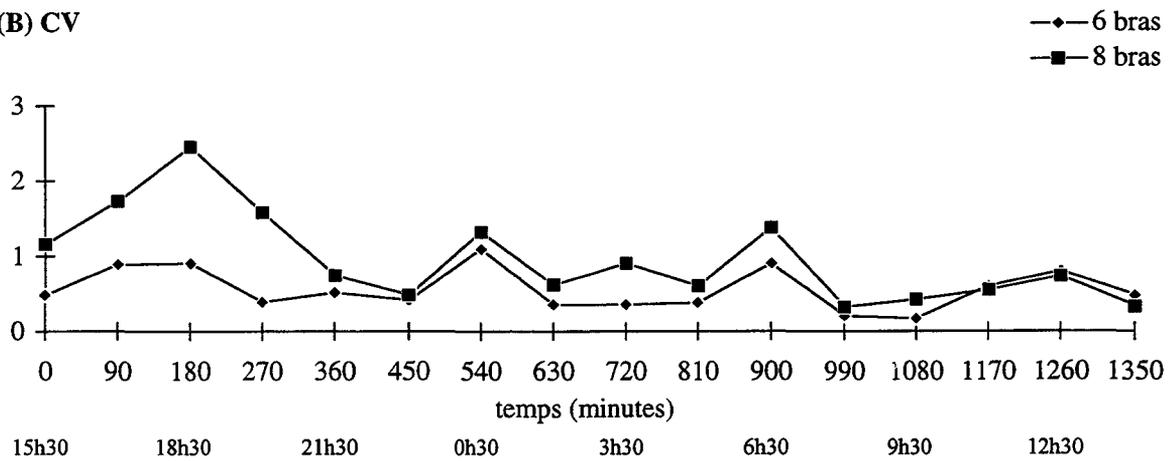


Figure 52 : Distribution verticale des ophioplutei de stades à 6 et à 8 bras. (A) Barycentre de distribution (ZCM). (B) Degré d'agrégation (CV) lors de la mission en point fixe du 19 au 20 août 1997.

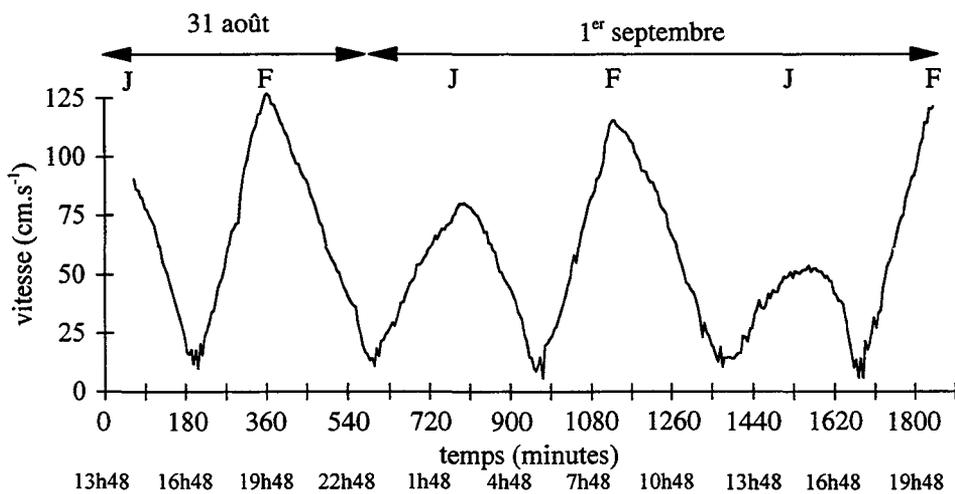


Figure 53 : Evolution temporelle de la vitesse du courant (m.s^{-1}) à 2,5 m de profondeur lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998 (F : flot, J : jusant).

Tableau 8 : Horaires théoriques et réels des étales de flot et de jusant lors de la mission IV en condition de grande morte-eau.

	Horaires théoriques	Horaires réels
Etale de jusant	16h51	17h15 (PM - 1h51)
Etale de flot	22h36	23h45 (PM + 4h39)
Etale de jusant	05h32	06h00 (PM - 1h47)
Etale de flot	11h32	12h41 (PM + 4h54)
Etale de jusant	18h14	17h51 (PM - 2h38)

VI.1.4.2. Evolution des paramètres physico-chimiques

VI.1.4.2.1. *Caractéristiques du vent*

Le mois d'août 1998 est marqué par la dominance des vents de secteur sud-ouest avec quelques journées de vents forts ($> 16 \text{ m.s}^{-1}$). Les épisodes de vent de secteur nord-est sont rares et n'excèdent pas une journée, sauf en fin de mois. Ainsi, ces vents de nord-est dominent le 30 et le 31 août avec une vitesse moyenne (\pm écart type) de $3,9 \pm 1,4 \text{ m.s}^{-1}$ et $4,3 \pm 0,7 \text{ m.s}^{-1}$, respectivement. Le 1^{er} septembre le vent passe progressivement du secteur nord-est au secteur sud-ouest et sa vitesse augmente de 4 à 7 m.s^{-1} (Figure 54).

Le taux de dissipation de l'énergie cinétique turbulente (ϵ) est faible pendant toute la durée de la mission mais présente une augmentation le deuxième jour (vitesse du vent $> 6 \text{ m.s}^{-1}$). Les valeurs sont comprises entre $9,08.10^{-6}$ et $5,25.10^{-5} \text{ W.m}^{-3}$ au fond et comprises entre $3,72.10^{-4}$ et $2,0.10^{-3} \text{ W.m}^{-3}$ en sub-surface (-1 m).

VI.1.4.2.2. *Structures hydrologiques*

Dans ces conditions de grande morte-eau, le système se stratifie aux alentours de chaque étale de courant (PM - 2h15 et PM + 3h30) (Figure 55), ce qui se traduit par une augmentation de l'énergie potentielle de ce système (Figure 56) dont la fonction d'autocorrélation met en évidence une périodicité de 6 heures en relation avec les modifications de la vitesse des courants de marée (Figure 57). L'importance de ce phénomène lors du début et lors de la fin de la mission est liée au réchauffement superficiel des masses d'eau par le soleil (température moyenne de l'air de $16,1 \text{ }^\circ\text{C}$ le 30/08 et de $20,9 \text{ }^\circ\text{C}$ le 01/09). Le reste du temps, les masses d'eau sont homogènes du point de vue de la température, de la salinité et de la densité (Figure 55).

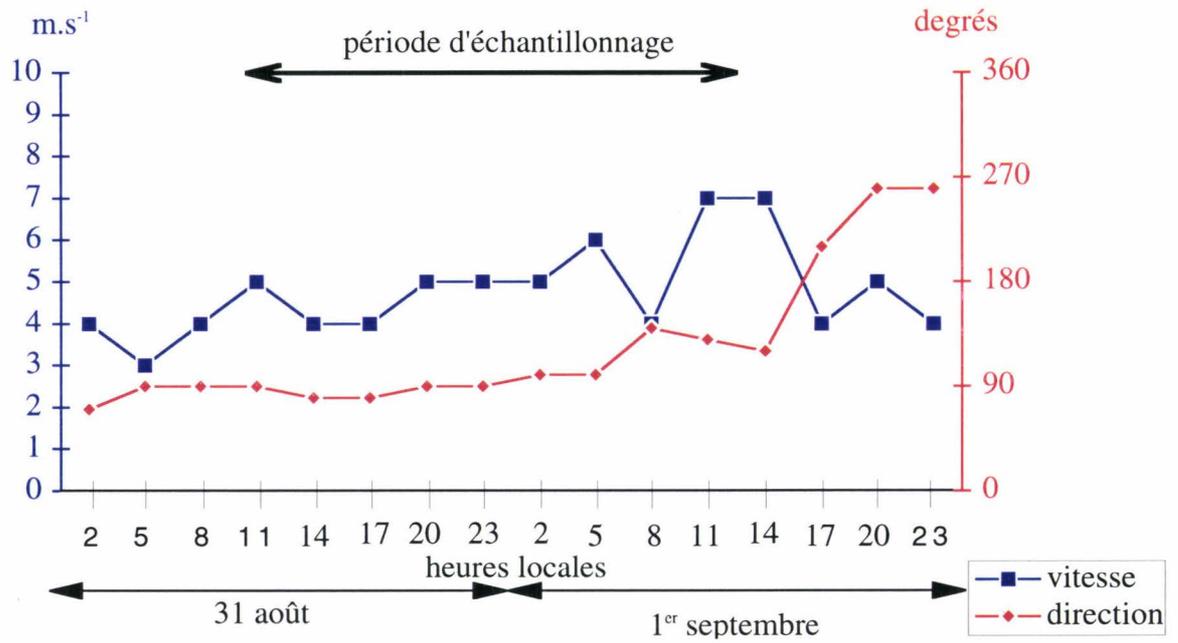


Figure 54 : Direction (degrés) et vitesse (m.s⁻¹) du vent lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998.

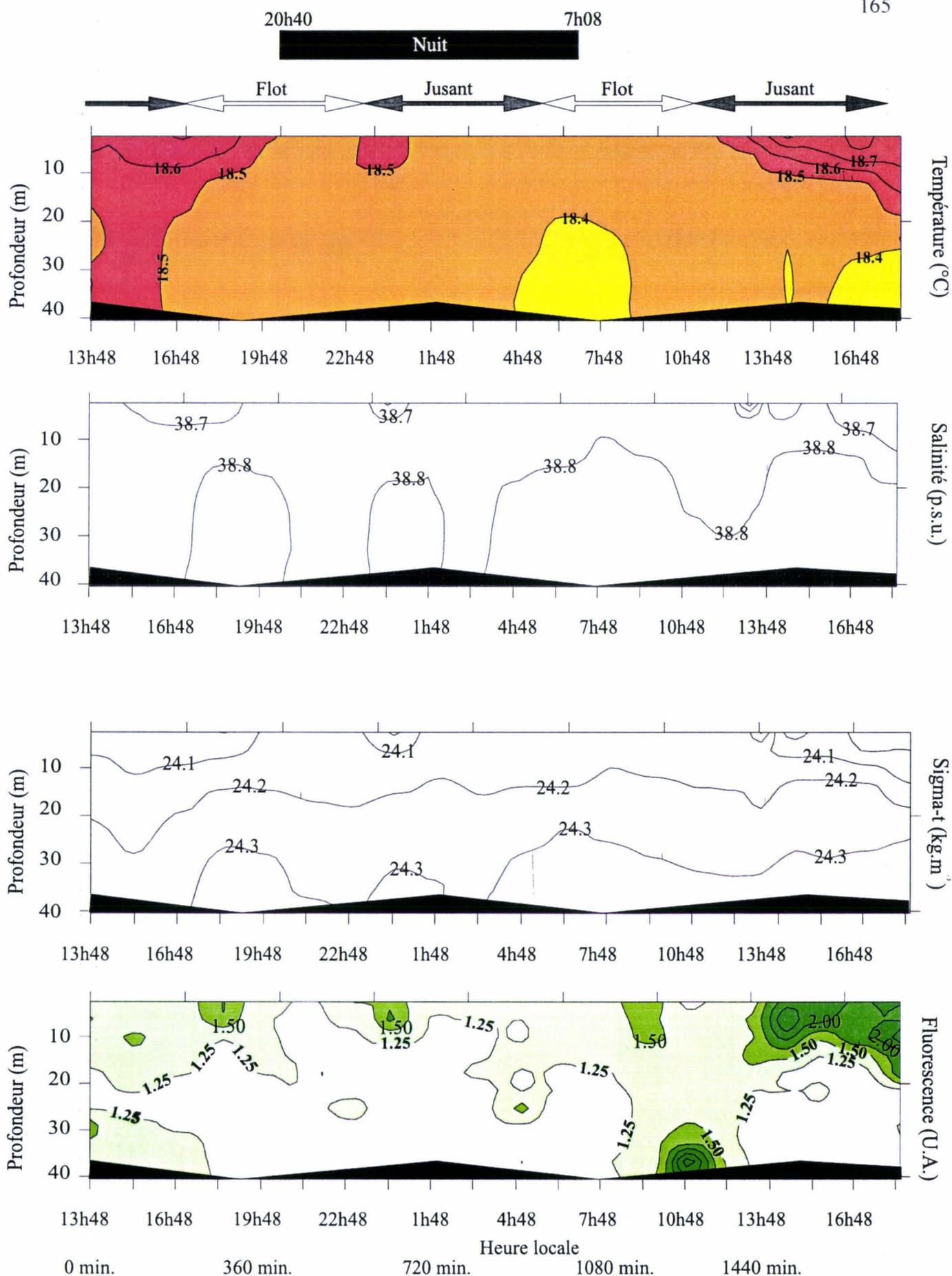


Figure 55 : Evolution temporelle des paramètres hydrologiques au cours du point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998. (A) Température en $^{\circ}\text{C}$. (B) Salinité en p.s.u.. (C) Sigma-t en kg.m^{-3} . (D) Fluorescence en unité arbitraire (Abscisse : heure locale et temps (min.) depuis le début de l'échantillonnage).

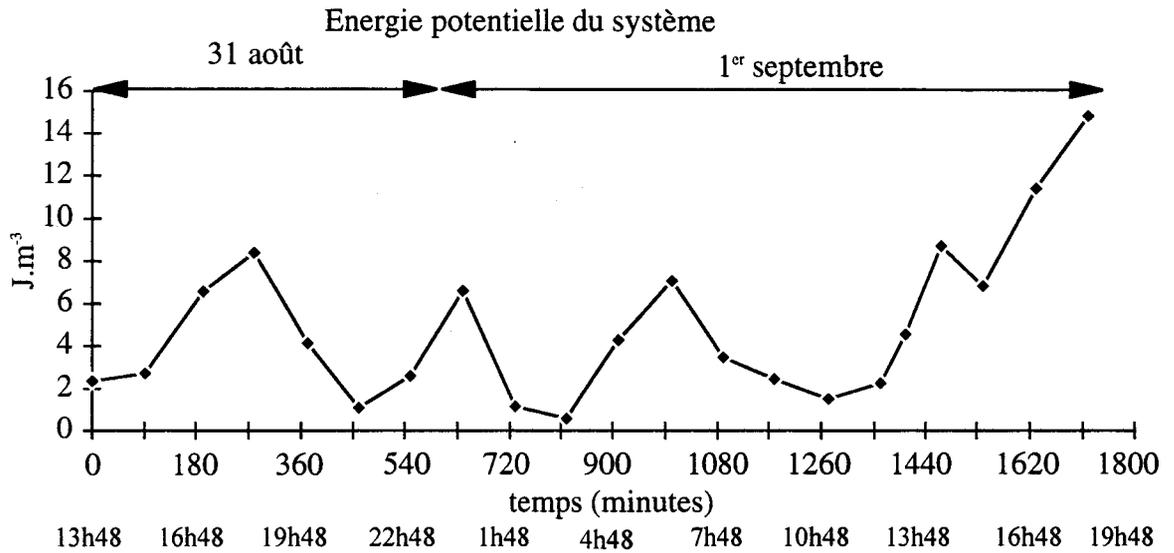


Figure 56 : Evolution temporelle de l'énergie potentielle du système ($J.m^3$) lors de la mission en point fixe du 30 au 1^{er} septembre 1998.

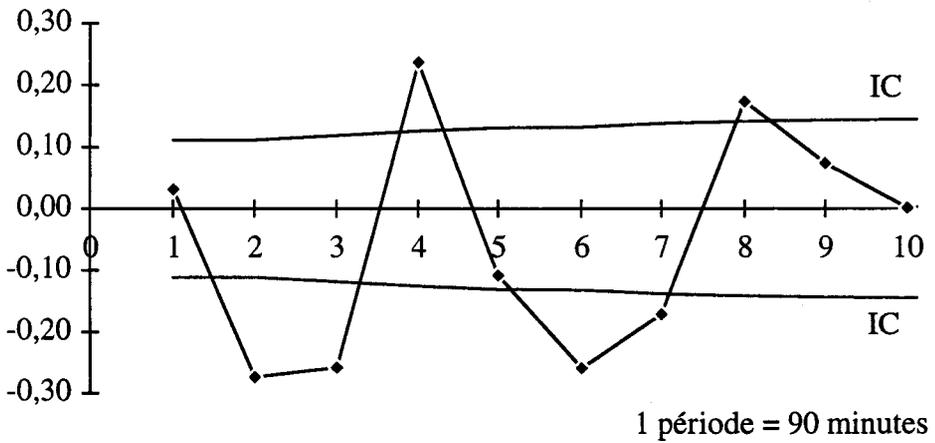


Figure 57 : Autocorrélation de l'énergie potentielle du système lors de la mission en point fixe du 30 au 1^{er} septembre 1998 (IC : intervalle de confiance à 95 %).

VI.1.4.2.3. *Chlorophylle a et fluorescence in vivo*

La concentration en chlorophylle *a* est comprise entre 0,4 et 0,9 $\mu\text{g.l}^{-1}$ au fond et entre 0,4 et 1,7 $\mu\text{g.l}^{-1}$ en surface (Figure 58). L'évolution de ces concentrations au fond et en surface est relativement comparable sauf en début et en fin de mission où les concentrations de surface deviennent nettement supérieures à celles du fond (jusqu'à 0,6 et 1,2 $\mu\text{g.l}^{-1}$ de différence, respectivement). Les fonctions d'autocorrélation ne permettent pas de conclure quant à l'évolution cyclique de ce paramètre au fond et en surface.

La fluorescence *in vivo* (Figure 55) apparaît relativement homogène sur l'ensemble de la colonne d'eau, sauf en début et en fin de mission lors des épisodes de stratification des masses d'eau.

VI.1.4.3. Evolution de l'abondance et de la distribution verticale des ophioplutei

L'échantillonnage larvaire effectué pendant une trentaine d'heures a permis la réalisation de 21 séries de prélèvements fond-surface.

VI.1.4.3.1. *Composition de la population larvaire*

Tous les stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* ont été récoltés lors de cette mission. Les larves ont entre 2 et 10 jours d'existence. L'abondance totale des ophioplutei évolue au cours de la mission entre 143 et 760 ind.m^{-3} (soit entre 646,7 et 3216,3 ind.m^{-2}) (Figure 59). L'abondance des ophioplutei des différents stades présente de nettes variations au cours du suivi (Figure 60). La proportion des différents stades apparaît relativement constante (Figure 61). Les abondances ainsi que les proportions extrêmes des différents stades sont reprises dans le tableau 9.

Tableau 9 : Abondances (ind.m^{-3} et ind.m^{-2}) et proportions (%) des différents stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* entre le 31/08 et le 01/09/98.

Stades larvaires :	Abondance (ind.m^{-3})		Abondance (ind.m^{-2})		Proportion (%)	
	min.	max.	min.	max.	min.	max.
2 bras	0	17	0	76	0	3
4 bras	0	24	0	122	0	5
6 bras	17	103	69	433	6,7	20
8 bras	119	648	528	2739	75,9	92

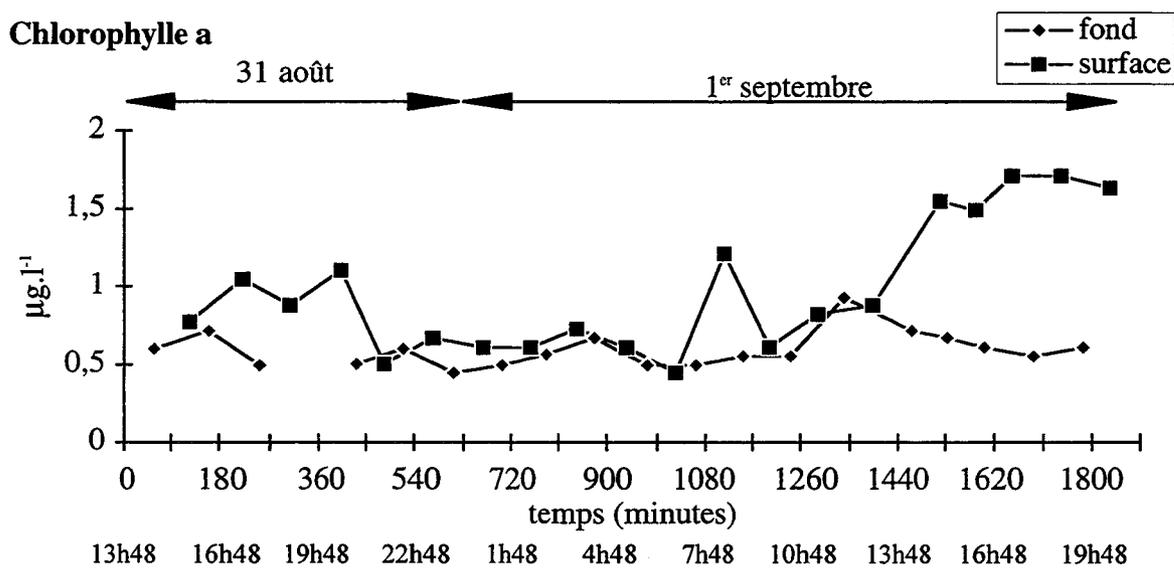


Figure 57 : Evolution temporelle de la concentration en chlorophylle *a* ($\mu\text{g.l}^{-1}$) au fond et en sub-surface lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998.

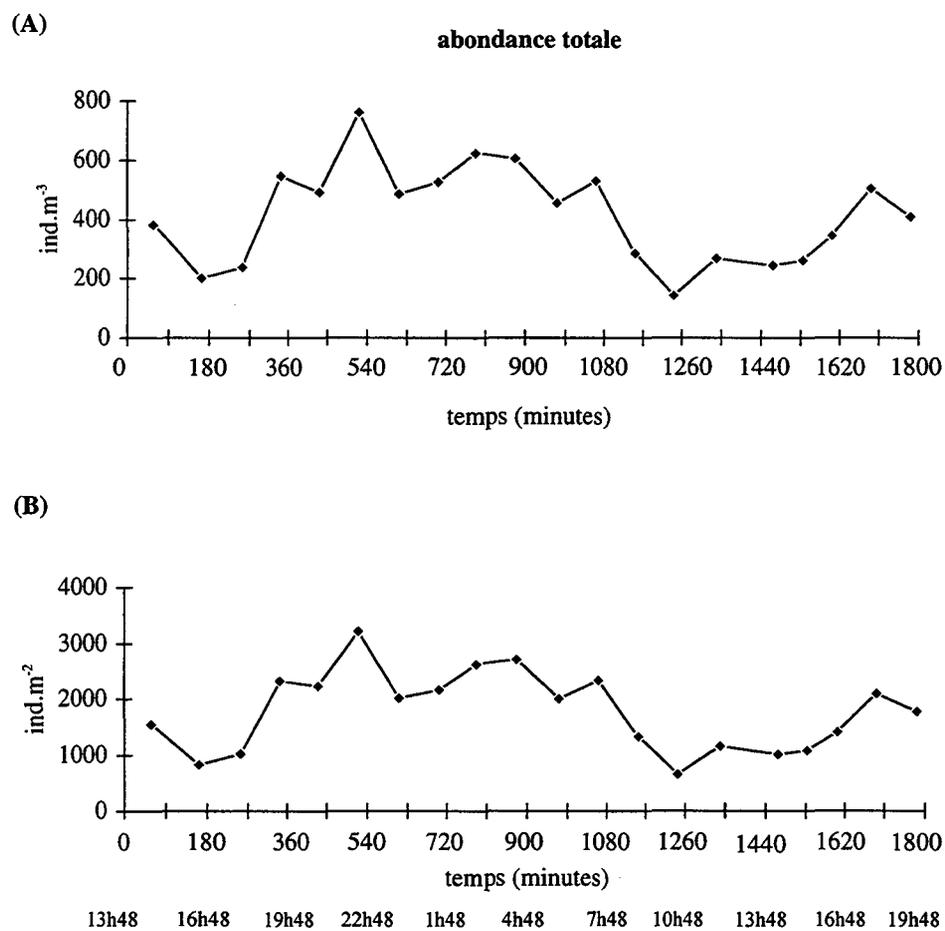


Figure 59 : Evolution temporelle de l'abondance totale des ophioplutei lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998. (A) ind.m⁻³. (B) ind.m⁻².

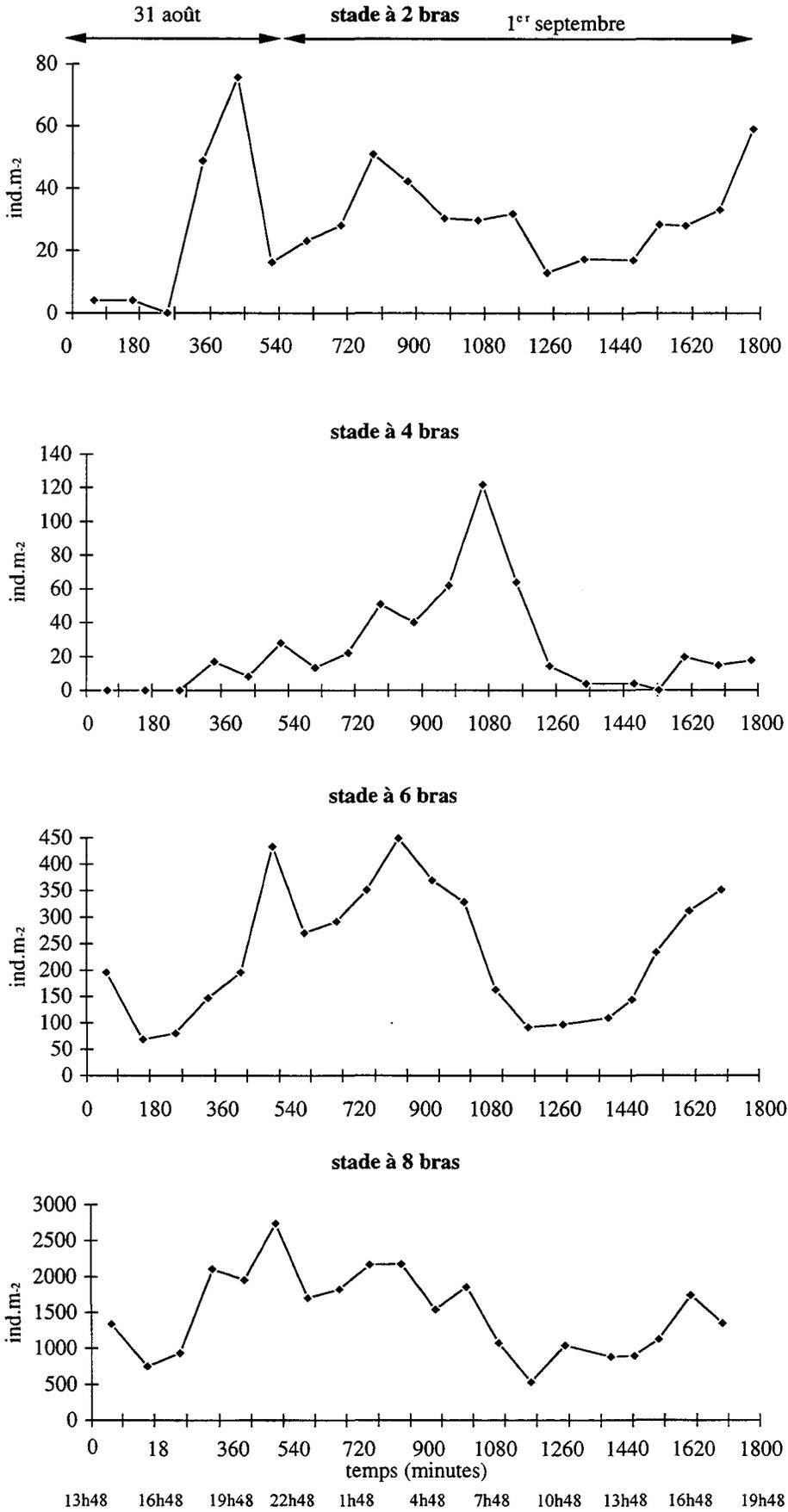


Figure 60 : Evolution temporelle de l'abondance des ophioplutei de stades à 2, 4, 6 et 8 bras lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998.

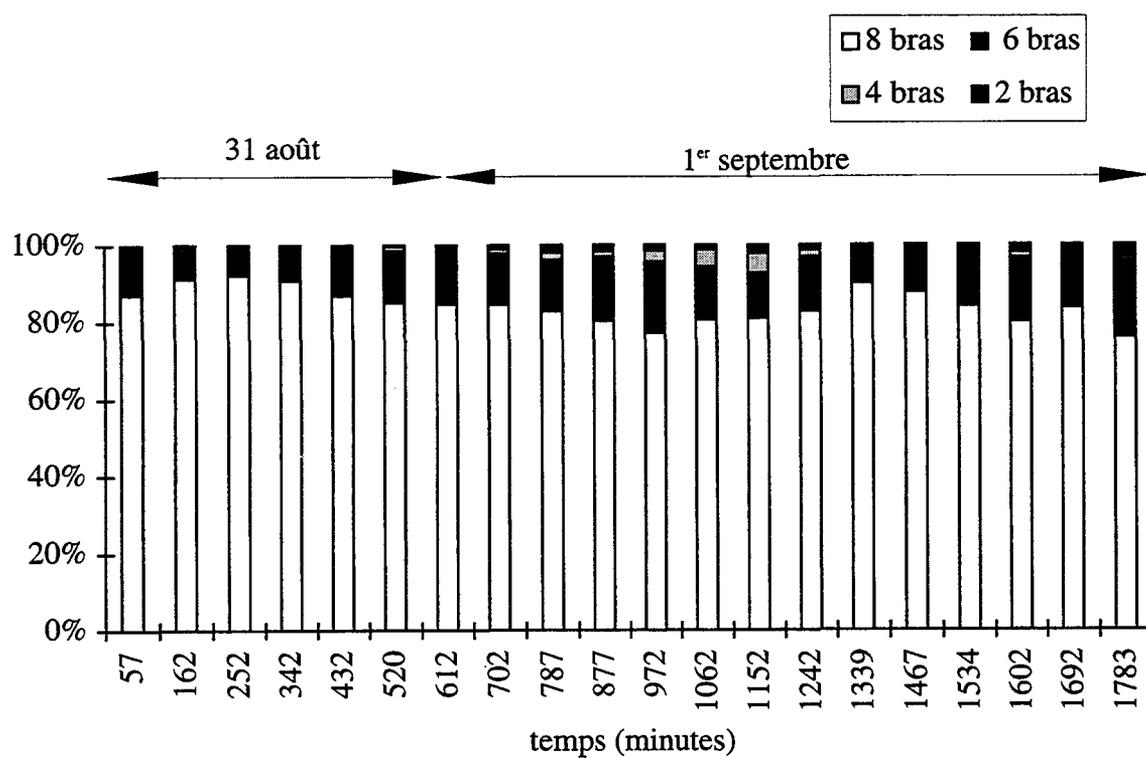


Figure 61 : Proportion des différents stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998.

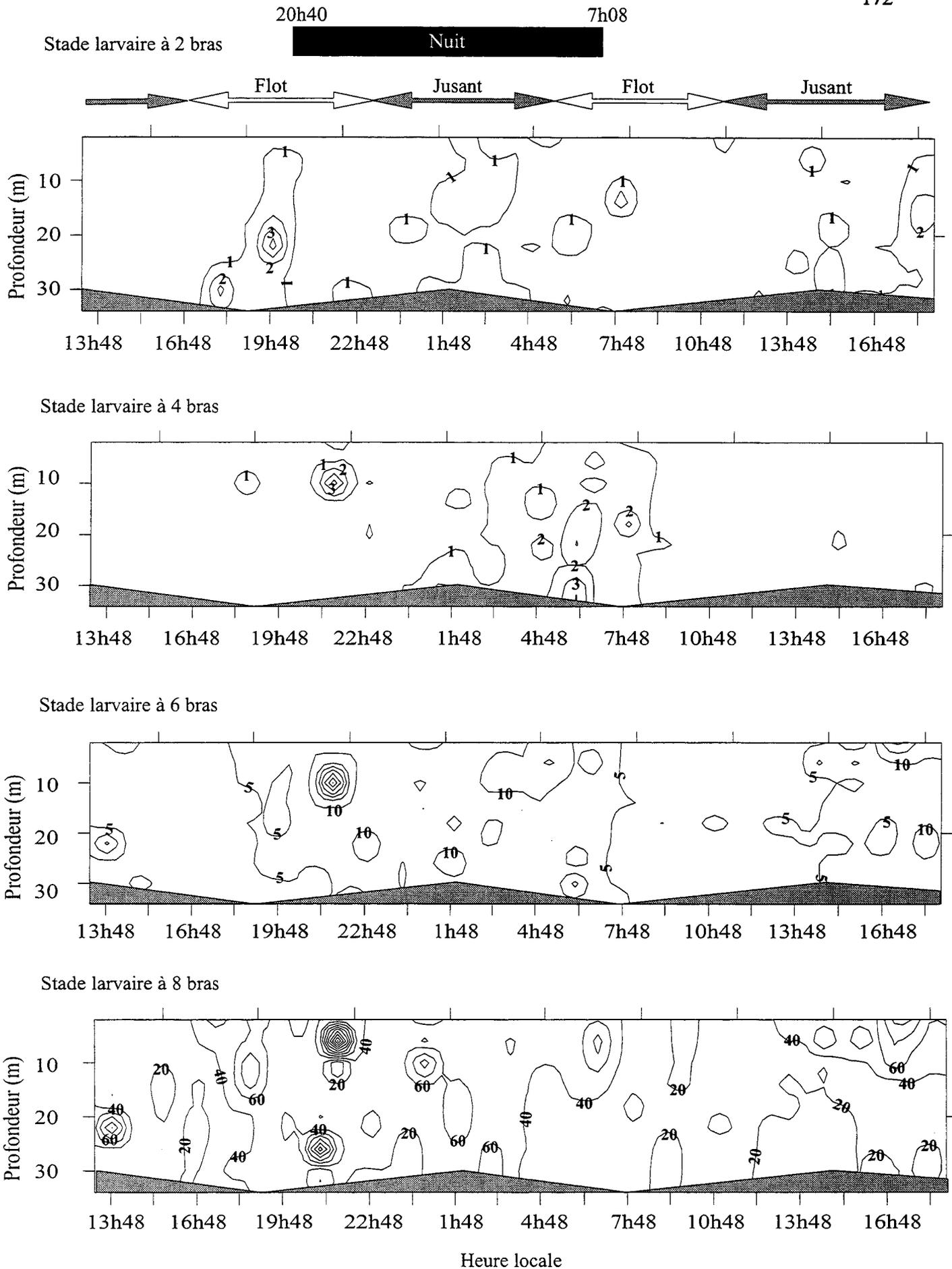


Figure 62 : Evolution spatio-temporelle de l'abondance des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* de stade à 2, 4, 6 et 8 bras (ind.m⁻³) lors de la mission en point fixe du 31 août au 1^{er} septembre 1998.

VII.4.3.2. Répartition verticale et migration

La répartition des ophioplutei des différents stades larvaires n'est pas homogène verticalement et évolue dans le temps (Figure 62).

Les très faibles effectifs rencontrés pour les stades à 2 et à 4 bras rendent inadéquate l'utilisation des indices que sont la profondeur du barycentre de distribution (ZCM) et le coefficient d'agrégation (CV). Pour les stades plus âgés, le ZCM révèle une profondeur de distribution moyenne fluctuante, certainement liées aux différences de hauteur d'eau lors de l'échantillonnage plutôt qu'à une répartition différente des larves. Les ZCM moyens (\pm écart type) sont alors de $17,0 \pm 2,9$ m et $15,6 \pm 3,1$ m, respectivement. Ces moyennes ne sont pas significativement différentes (Test t, $p < 0,05$). Pour ces deux stades, malgré d'apparentes situations où les larves sont plus abondantes (Figure 62), le coefficient d'agrégation reste faible, ce qui traduit une répartition homogène de ces ophioplutei sur la verticale. Le test U de Mann-Whitney ne permet pas de conclure quant à une différence significative des ZCM et des CV des stades à 6 et à 8 bras, que ce soit entre le jour et la nuit, ou entre le flot et le jusant ($p > 0,05$).

Sur l'ensemble des séries de prélèvements, 93 individus en métamorphose et 226 juvéniles (individus post-métamorphiques) sont apparus dans les échantillons du fond jusqu'à la surface : parmi les individus en métamorphose, 34 % sont présents dans le dernier tiers de la colonne d'eau, 26 % dans le deuxième tiers et 40 % dans le premier tiers. Parmi les juvéniles, 49 % sont présents dans le dernier tiers de la colonne d'eau, 22 % dans le deuxième tiers et 29 % dans le premier tiers.

VI.2. DISCUSSION

De nombreuses études concernant la dynamique et le recrutement des Echinodermes portent tout leur intérêt sur la période de maturation gonadique et sur la ponte et ne considèrent la période larvaire qu'au travers de variations hebdomadaires ou mensuelles d'abondance des plutei (par exemple, Bourgoin *et al.*, 1991 ; Munday & Keegan, 1992 ; Pedrotti & Fenaux, 1992). D'autres se proposent d'étudier le cycle de reproduction d'une espèce ou d'en expliquer la variabilité ou la stabilité en passant directement de la ponte au recrutement benthique des juvéniles, tout en soulignant sous forme d'hypothèse de fonctionnement le rôle de la phase larvaire pélagique (par exemple, Tyler & Banner, 1977 ; Munday & Keegan, 1992). Au début de la phase pélagique, la distribution des larves d'invertébrés marins correspond à celle des parents et à des aires favorables à la sédentarisation, mais les courants et la turbulence vont provoquer un transport larvaire et une dispersion amenant les larves vers d'autres sites plus ou moins favorables. Bien que les larves planctoniques soient petites et par définition incapables de contrôler l'advection horizontale, elles vont pouvoir présenter certains comportements qui affecteront la distance parcourue et la direction de leur transport dans les masses d'eau (Sulkin, 1984) : (1) les larves peuvent se comporter comme des particules passives et ne montrer aucune

orientation privilégiée, (2) les larves peuvent nager verticalement afin de rester à un niveau spécifique de la colonne d'eau, (3) les larves peuvent migrer verticalement selon des stimuli nycthémeraux ou tidaux et (4) les larves peuvent nager activement vers les aires occupées par les adultes. D'un autre côté, les facteurs physiques tels que les courants et le vent peuvent affecter la position et le transport des larves dans la masse d'eau (Cameron & Rumrill, 1982 ; Emler, 1986 ; Hill, 1991 ; Pedrotti & Fenaux, 1992 ; Hudon & Fradette, 1993 ; Shanks, 1995). Les comportements migratoires des espèces holoplanctoniques ou des larves d'invertébrés benthiques font l'objet de nombreux travaux, mais sont souvent limités à l'étude de groupes tels que les bivalves, les crustacés ou les annélides dans les conditions particulières de circulation des masses d'eau des estuaires. Pennington & Emler (1986) signalent que les travaux sur la distribution verticale des Echinodermes sont peu abondants et Banse (1986) insiste sur le fait que les travaux sur la dispersion et le recrutement en mer ouverte restent rares. La plupart des informations disponibles sur le comportement des ophioplutei sur la verticale est issue d'expérimentations réalisées en laboratoire. Ainsi, par exemple, Mortensen (1921, 1931) observe que les ophioplutei de *Ophiactis balli*, *Ophiocoma echinata* et *Ophiura ophiura* nagent près de la surface des milieux d'élevage. Webb (1989) note un changement de comportement chez *Ophioderma brevispinum* qui migre vers le fond au cours de son développement. Selon Mileikovsky (1973), les larves d'invertébrés benthiques marins (notamment les ophioplutei), dont la vitesse de déplacement est inférieure à 1 cm.s^{-1} ne sont pas capables de mouvements verticaux actifs, alors que ceux dont la vitesse est supérieure à 1 cm.s^{-1} en sont capables quelle que soit la force des courants locaux. Face à l'importance des migrations verticales pour le transport larvaire et face à ces résultats contradictoires quant aux possibilités de déplacement des ophioplutei, il est intéressant de considérer le modèle *Ophiothrix fragilis* dans les conditions tidales particulières du détroit du Pas de Calais.

A l'échelle du cycle de reproduction, ces résultats confirment la période de présence des larves d'*Ophiothrix fragilis* mis en évidence dans la chapitre V, avec les différents stades larvaires représentés du mois de juin au mois d'août en 1997 et jusque début septembre en 1998. La présence presque exclusive d'individus à 6 bras à la fin du mois de juin 1997 suggère l'existence d'un seul nuage larvaire transporté depuis au moins 4 jours depuis la ponte. Les individus en cours de métamorphose, donc sur le point de sédentariser, échantillonnés le 23 et le 24 juin prouvent l'existence d'un recrutement secondaire en juin comme suggéré par Davoult *et al.* (1990a). La dominance des stades à 6 et 8 bras, leur abondance à la fin du mois d'août et au début du mois de septembre ainsi que la présence en nombre important d'individus en cours de métamorphose ou ayant subi la métamorphose depuis peu confirment l'importance du recrutement benthique de septembre mis en évidence par Davoult *et al.* (1990a). La variabilité de la présence et de l'abondance des ophioplutei est tout à fait en accord avec la variabilité observée lors de la maturation gonadique de l'espèce (Chapitre IV). Seuls quelques individus sont capables de pondre au début du mois de juin, ce qui limite les possibilités d'apparition

simultanée de différents stades larvaires. La maturation et la croissance gonadique différenciée entre adultes issus de cohortes différentes favorisent ensuite un mélange de stades larvaires et un approvisionnement massif de stades compétents en août-septembre.

A l'échelle du cycle de marée, les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* ne présentent ni migration nycthémerale, ni migration tidale, ni migration ontogénique et apparaissent distribués de façon homogène. Les stades les plus âgés ne sont pas forcément plus denses afin d'être à proximité du fond, ceci ayant déjà été observé chez des larves d'échinides et d'ophiurides par Banse (1986) et Pennington & Emllet (1986), respectivement. Cette absence de migration est liée à une impossibilité d'exprimer la potentialité physique qu'ont les ophioplutei à se déplacer face à un hydrodynamisme trop important. L'homogénéisation des masses d'eau est principalement le résultat de la composante M2 des courants de marée. L'énergie potentielle du système ($0,06 < E_p < 14,9 \text{ J.m}^{-3}$, au cours du cycle de marée et selon les conditions de marée) est caractéristique d'un système homogène et dans ce cas, le taux de dissipation de l'énergie turbulente par la marée (ϵ_t ; McKenzie & Leggett, 1993) est supérieur à $2,4 \cdot 10^{-5} \text{ m}^2 \cdot \text{s}^{-3}$ (McKenzie & Leggett, 1991). Quelles que soient les conditions de marée, les valeurs du taux de dissipation de l'énergie turbulente du vent (ϵ) en profondeur sont ainsi inférieures à ϵ_t , ce qui implique un rôle moins important du vent sur l'homogénéisation des masses d'eau et par conséquent, sur la distribution verticale des ophioplutei.

Selon la classification éthomorphologique de Aleyev (1976), les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* auraient un nombre de Reynolds $< 5 \cdot 10^{-3}$. Lorsque ce nombre est inférieur à 1, ce qui correspond généralement à des organismes dont la taille est de l'ordre du mm, la mobilité sera gouvernée par les forces de viscosité et non plus les forces d'inertie (Chia *et al.*, 1984; Lefèvre, 1990). Dans ce cas comme l'illustre Chia *et al.* (1984) dans leur revue sur le déplacement des larves d'invertébrés marins, "in a practical sense, this means that when a small larva stops swimming, it stops dead in its tracks; there is virtually no coasting or gliding as a result of inertia as there is in larger organisms such as fish. Further movement is only accomplished by pushing against the viscous milieu". L'un des moyens de se déplacer dans un fluide se fera "by sculling or moving a stiff oarlike appendage back and forth" (Purcell, 1977). Dans ce cas, la bande ciliée des ophioplutei va avoir un rôle important dans le processus de nage (Strathmann, 1975). L'organisation de la bande ciliée est telle que les cils créent un courant opposé ou vers la région péribuccale de la larve, ce qui produit une composante postérieure qui propulse la larve (Strathmann, 1971). Pendant le développement larvaire si la larve ne présente pas une nage efficace, elle va être confrontée au problème du risque d'augmentation de sa densité qui l'amènera alors à se rapprocher du fond trop précocement lors de sa vie pélagique relativement longue et donc à sédentariser alors que la larve est en phase de pré-compétence. Ce processus va être contrecarré par l'augmentation des forces de résistances liées au développement des bras larvaires (chapitre V). Emllet (1983) a démontré, en utilisant un modèle considérant les forces générées sur une échinopluteus à 4 bras, que les forces de résistance doublent lorsque la

longueur du bras double. Chez les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*, la longueur du bras postéro-latéral augmente d'environ 400 % entre le stade à 2 bras et le stade à 8 bras (Chapitre V).

Bien qu'apparemment physiquement capable de mouvements actifs, les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* ne peuvent s'affranchir de l'hydrodynamisme local, même en période de grande morte-eau et se comportent comme des particules inertes. L'interaction physique/biologie est alors limitée pendant la phase larvaire d'*Ophiothrix fragilis*. D'autres observations de déplacement chez les crustacés copépodes *Temora longicornis* et *Acartia clausi* (données non publiées) confirment cette impossibilité d'expression des capacités de déplacement face à l'homogénéisation des masses d'eau sous l'effet de la marée, bien que leur vitesse de déplacement soit comprise entre 8,5 et 31,5 cm.min⁻¹ et entre 14,7 et 56,0 cm.min⁻¹, respectivement (Mileikovsky, 1973).

Le nuage larvaire est transporté passivement en fonction du déplacement alternatif des masses d'eau, vers le large lors du jusant et vers la côte lors du flot. Les plus fortes abondances larvaires observées au niveau de la station de référence lors du jusant semblent indiquer une alimentation en larves préférentiellement par la côte, alors que les plus fortes densités d'adultes capables de pondre sont localisées au niveau de la station de référence, dans les eaux intermédiaires (zone de balancement de la structure frontale). La présence des ophioplutei au niveau de la bande d'eau côtière jouxtant les eaux intermédiaires procurerait certains avantages aux ophioplutei : cette zone est trophiquement favorable à la présence des adultes de par l'existence d'un bon équilibre entre l'abondance des fractions minérales et organiques (Gounin, 1993) ; les ophioplutei évoluent dans des eaux où les variations des paramètres physico-chimiques sont tamponnées et où la biomasse phytoplanctonique, source de nourriture, est importante (Brunet, 1994) ; l'hydrodynamisme de la zone favorise les apports de larves et optimise la sédentarisation par projection épisodique des eaux côtières au dessus de la population d'adultes. La zone frontale, instable et sous contrôle de la marée (Brylinski & Lagadeuc, 1990), jouerait un rôle considérable dans ce schéma d'alimentation de la population d'*Ophiothrix fragilis* du détroit du Pas de Calais en jeunes recrues. Ce schéma de déplacement horizontal des larves et des masses d'eau sera étudié plus précisément lors du chapitre suivant.

La localisation des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* dans les eaux plus côtières leur assure à priori une ressource trophique quantitativement suffisante. Les résultats des estimations de la biomasse phytoplanctonique lors des différentes missions mettent en évidence des concentrations en chlorophylle *a* pouvant atteindre 4,8 µg.l⁻¹ au niveau de la station de référence et d'une manière générale, cette concentration dépasse rarement 6 µg.l⁻¹ à ces périodes de l'année dans le détroit du Pas de Calais (Brylinski *et al.*, 1984 ; Brunet *et al.*, 1992). Cependant, une limitation par la nourriture est envisageable du point de vue qualitatif. En effet, Brunet (1994) a défini la structure moyenne des populations phytoplanctoniques dans le détroit du Pas de Calais comme constituée de 61 % de grosses cellules (> 20 µm), 18 % de cellules

entre 5 et 20 μm et 23 % de cellules inférieures à 5 μm . Chez les Echinodermes, l'ingestion de ces cellules va dépendre du diamètre du sommet de l'oesophage qui peut présenter des changements au cours du développement larvaire (Strathmann, 1971). Enfin, la période de présence des ophioplutei coïncide avec celle d'une grande majorité de copépodes (Brylinski, 1975) qui représentent, lors des différentes missions, de 60 à 99 % des échantillons. Ces copépodes sont des compétiteurs vis à vis de la nourriture disponible, cette compétition s'avérant d'autant plus redoutable que ceux-ci sont capables de mouvements actifs.

La présence en pleine eau d'individus en cours de métamorphose à la fin du mois de juin pourrait indiquer que la métamorphose précède la sédentarisation comme suggéré par Banse (1986) et Hendler (1991) mais aussi que des processus de remise en suspension pourraient avoir lieu. Bien que favorable en terme d'optimisation de la sédentarisation (chapitre V), la métamorphose en pleine eau ne peut être confirmée à la vue de ces résultats. En effet, d'autres observations indiquent un rôle très important des courants de marée sur l'homogénéisation des masses d'eau et par conséquent des particules vivantes ou inertes qui s'y trouvent : (i) des juvéniles immédiatement post-métamorphiques ont été échantillonnés sur toute la hauteur de la colonne d'eau aussi bien en conditions de grande vive-eau, qu'en conditions de marée moyenne et de grande morte-eau, (ii) des juvéniles de l'ophiure *Ophiura albida* (comparables en taille et en poids aux juvéniles d'*Ophiothrix fragilis*) ont également été retrouvés sur toute la hauteur de la colonne d'eau en forte abondance, ce qui semble confirmer l'importance des phénomènes d'homogénéisation par les courants de marée et d'advection dans la mesure où ces individus ne peuvent être issus d'une remise en suspension à partir de la zone de prélèvement puisque cette espèce ne fait pas partie du cortège faunistique du peuplement des cailloutis, (iii) lors de la mission en condition de grande vive-eau, certains prélèvements depuis le fond jusqu'en surface contenaient des sédiments fins. Des expérimentations sur des élevages d'ophioplutei au laboratoire permettraient de tester ces hypothèses et de considérer cet important processus qu'est la remise en suspension de post-larves dans la structuration et la dynamique des populations d'adultes benthiques (Martel & Chia, 1991 ; Lambert, 1991 ; Thiébaud *et al.*, 1996).

CHAPITRE VII

**TRANSPORT HORIZONTAL
DES OPHIOPLUTEI D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS***

CHAPITRE VII

TRANSPORT HORIZONTAL DES OPHIOPLUTEI D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS*

INTRODUCTION

Les conditions hydrodynamiques en Manche orientale aboutissent à la création d'une masse d'eau côtière de 3 à 5 milles de large, caractérisée par sa forte turbidité, sa faible salinité (Dupont *et al.*, 1991) et sa biomasse phytoplanctonique importante (Brylinski *et al.*, 1984 ; Quisthoudt, 1987). Cette masse d'eau est séparée des eaux du large par une zone frontale instable sous contrôle de la marée. Cette zone frontale présente des variations cycliques associées aux différents cycles de marée (Brylinski & Lagadeuc, 1990). Cette structuration joue un rôle considérable sur le transport des éléments particuliers et sur la distribution du zooplancton qui peut alors apparaître sous forme de deux groupes distincts (l'un à la côte, l'autre au large) ou sous la forme de deux populations d'une même espèce ubiquiste (Brylinski, 1986 ; Brylinski *et al.*, 1988). A l'échelle de l'année ou de la saison, cette structure pourrait également jouer un rôle considérable dans le transport des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* depuis les populations allochtones du large du Pays de Caux jusqu'à leur arrivée au niveau du détroit du Pas de Calais. Les études de la structure frontale ayant été réalisées de la Baie de Seine jusqu'au sud du cap Gris-Nez, il est intéressant de considérer le rôle de cette structure en association avec la présence d'un cap et de tester son influence sur la distribution horizontale des larves d'*Ophiothrix fragilis* en terme d'échange côte-large et sur le recrutement de l'espèce. La distribution des ophioplutei a ainsi été étudiée en échantillonnant la radiale en conditions de marées différentes à l'échelle du cycle flot/jusant et analysée en fonction de la structure hydrologique et des paramètres physico-chimiques associés.

L'échantillonnage a été réalisé le long de la radiale BENGRI. Les ophioplutei et leur cortège zooplanctonique ont été prélevés au filet à plancton (200 μm de vide de maille). La structure de la masse d'eau a été caractérisée grâce à un profil de sonde CTD et par des prélèvements à la bouteille Niskin (biomasse phytoplanctonique, matières en suspension) avant chaque trait de plancton.

VII.1. RESULTATS

VII.1.1. Mission I - Marée de vive-eau (24-25/06/97 - Coefficients : 93/91 - 87/84)

L'échantillonnage de la radiale pendant 21h30 (7 séries de prélèvements de la station 2 à la station 10) n'a pas permis de révéler de très fortes abondances d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*. Sur l'ensemble des échantillons collectés, 1 ophiopluteus à 4 bras, 13 ophioplutei à 6

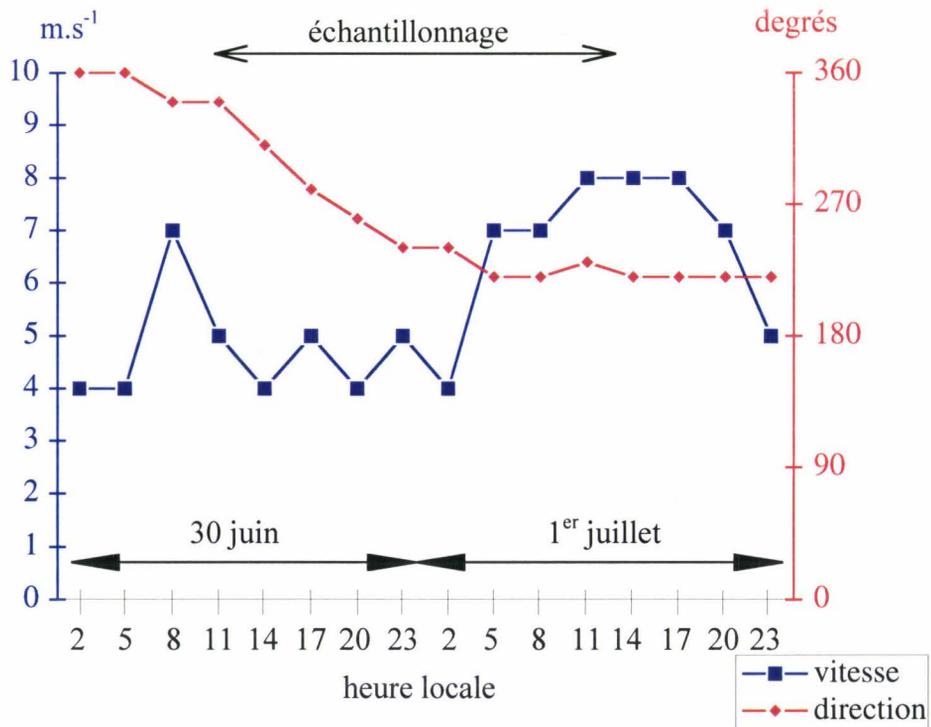


Figure 63 : Direction (degrés) et vitesse ($m.s^{-1}$) du vent lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997.

bras et 17 ophioplutei à 8 bras ont été observés. Dans ces conditions de vive-eau, on peut noter que la présence de ces larves semblent s'étendre de la station la plus côtière (st. 2) à la station la plus au large (st. 10).

VII.1.2. Mission II - Marée moyenne (30/06 - 01/07/97 - Coefficients : 61/62 - 64/67)

VII.1.2.1. Evolution des paramètres physico-chimiques

VII. 1.2.1.1. *Direction et vitesse du vent*

Pendant le mois de juin 1997, les vents ont été dominants de secteur sud-ouest avec quelques épisodes de vent de secteur nord-est (N-E : 9 jours sur 30), mais les vitesses moyennes sont restées faibles, généralement inférieures à force 4 sur l'échelle Beaufort (moyenne \pm écart type : $5,2 \pm 2,0$ m.s⁻¹). La tendance depuis le 26 juin est à des vents variables de secteur nord-ouest à nord-est qualifiés de légères à jolies brises. La journée du 29/06 a été dominée par une petite brise de secteur nord-est de vitesse moyenne $3,6 \pm 2,0$ m.s⁻¹. La première partie de la mission (11h30 à 17h - 30/06) a été dominée par des vents faibles de nord-ouest, puis pendant la deuxième partie (20h à 8h30 - 30/06-01/07), des vents de secteur sud-ouest forçant jusqu'à la jolie brise ont prévalu (Figure 63).

VII.1.2.1.2. *Conditions hydrologiques*

La radiale a été échantillonnée 8 fois au cours des 21h20min qu'a duré la mission par conditions de marée moyenne (coefficient : 61/62 le 30 juin et 64/67 le 1^{er} juillet). Des problèmes techniques ne nous ont pas permis de réaliser les profils de sonde pendant toute la mission, seuls les profils des radiales 1 à 5 sont disponibles. Les différentes séries de prélèvements peuvent être situés dans le cycle de marée de la manière suivante (les horaires des étales, de basse mer et de pleine mer sont définis grâce à l'annuaire du S.H.O.M. (Anonyme, 1988) et sont présentés en heure locale et en temps écoulé (min) depuis le début de la mission) :

Situations marégraphiques :	Heures locales :	Laps de temps correspondants :
Etale de flot	12h27 (67 min)	radiale 1, entre les stations 4 et 5
Basse mer	16h06 (286 min)	radiale 2, entre les stations 6 et 7
Etale de jusant	19h13 (473 min)	radiale 3, entre les stations 8 et 9
Pleine mer	21h28 (608 min)	radiale 4, entre les stations 5 et 6
Etale de flot	00h58 (818 min)	radiale 5, entre les stations 6 et 7

A TEMPERATURE (°C)

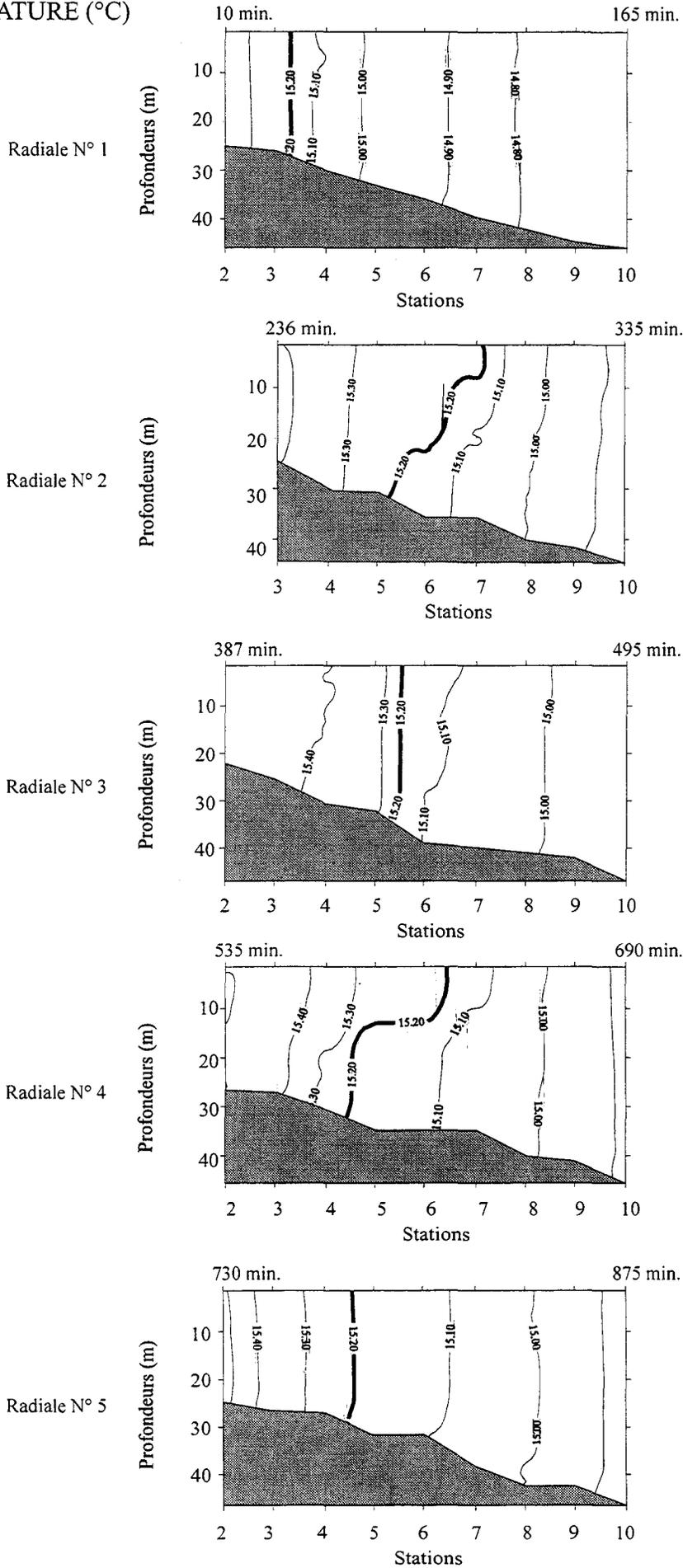
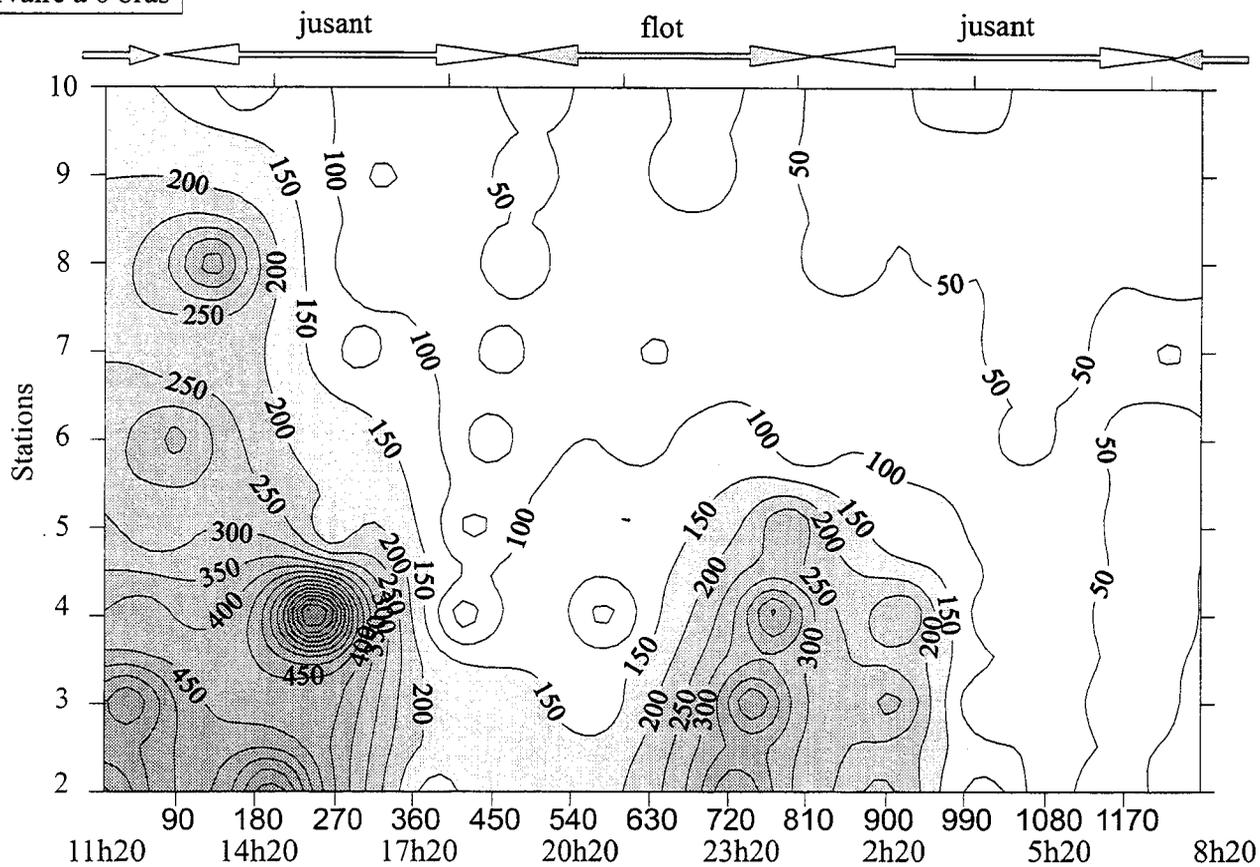


Figure 64 A : Evolution de la température (°C) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997 (Abscisse : N° station et temps (min) depuis le début de l'échantillonnage).

Stade larvaire à 6 bras



Stade larvaire à 8 bras

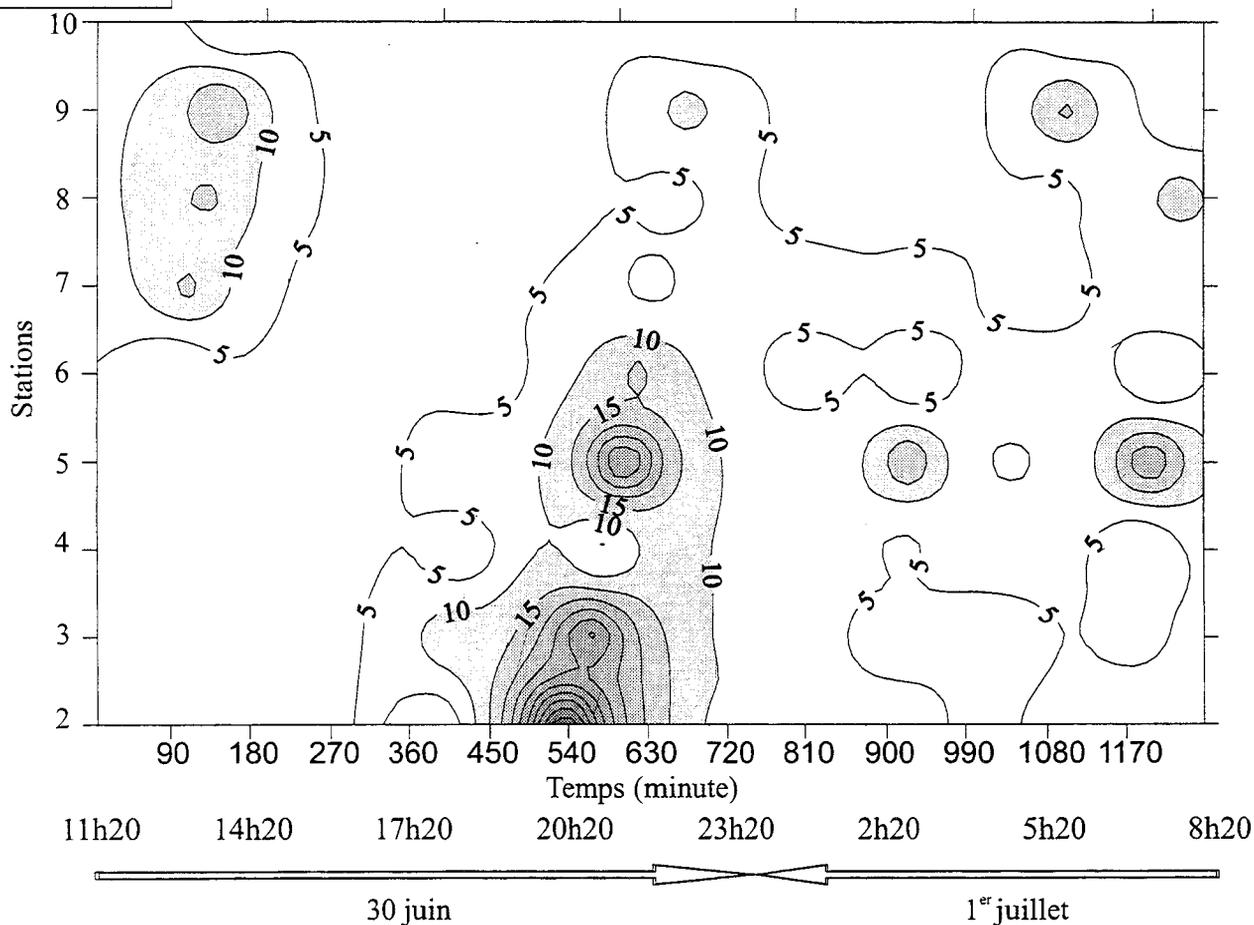


Figure 68 : Evolution spatio-temporelle de l'abondance des ophioplutei de stades à 6 et à 8 bras (ind.m⁻³) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997.

Les profils surface-fond de température, de salinité et du sigma-t effectués le long de la radiale mettent en évidence un gradient côte-large marqué (Figure 64). Les différences entre les valeurs de la température, de la salinité et du sigma-t intégrées sur toute la colonne d'eau entre la station 3 et la station 9 sont de l'ordre de 0,5 °C, 0,18 p.s.u. et 0,25 kg.m⁻³, respectivement (Annexe 5). Ces gradients côte-large sont beaucoup plus importants que les gradients fond-surface. Les masses d'eau apparaissent relativement homogènes verticalement, ce qui est confirmé par des valeurs de l'énergie potentielle relativement faibles la plupart du temps (Figure 65). A côté de cette tendance générale, la structure des masses d'eau apparaît profondément modifiée lors des cycles de marée. Les isothermes faibles, les isohalines et les isopycnes élevées ont tendance à se rapprocher de la côte avec le flot et à s'en éloigner lors du jusant (Figure 64). Lors du jusant, il apparaît au niveau des stations côtières et intermédiaires une stratification des masses d'eau liée à un chevauchement d'eaux typiquement côtières, d'une quinzaine de mètres d'épaisseur (plus chaudes, moins denses) sur des eaux du large (Figure 64 (radiale 2)). Cette hétérogénéité verticale est marquée par une énergie potentielle du système plus élevée lors de la radiale n° 2 au niveau des stations 6 et 7 (Figure 65). La plus grande valeur d'énergie potentielle pour cette radiale est alors approximativement 7 fois supérieure à la plus petite valeur. Lors du flot, une thermocline se forme entre les stations 5 et 6 aux alentours de la pleine mer de 21h28. Les courants portant à la côte (S.H.O.M., 1997), les eaux du large plus denses passent sous les eaux à caractéristiques plus côtières (Figure 64 (radiale 4)), ce qui se traduit par une augmentation de l'énergie potentielle au niveau des stations 4 à 6 d'un facteur multiplicatif pouvant atteindre 14 (Figure 65).

Les valeurs de matières en suspension (MES) révèlent un léger gradient côte-large. La quantité de MES au cours du suivi évolue au fond entre 5,8 et 10,2 mg.l⁻¹ à la station 3 et entre 4,4 et 6,9 mg.l⁻¹ à la station 9 alors qu'elle fluctue en surface entre 1,9 et 9,0 mg.l⁻¹ à la station 3 et entre 3,7 et 7,6 mg.l⁻¹ à la station 9. Quelques valeurs plus importantes au fond (jusqu'à 24,3 mg.l⁻¹) sont relatives à des phénomènes de remises en suspension lors des renverses de courant (Figure 66). Ces matières en suspension sont caractérisées par une teneur en carbone total comprise au fond entre 400 et 710 µg.l⁻¹ à la station 3, entre 229 et 295 µg.l⁻¹ à la station 9 et en surface entre 358 et 646 µg.l⁻¹ à la station 3, entre 248 et 281 µg.l⁻¹ à la station 9. La part de carbone organique dans les matières en suspension se situe entre 54 et 94 %, les stations les plus côtières se révélant plus riches en matière minérale que les stations du large. Cette différence est accentuée lors du jusant (Figure 67). La teneur des MES en azote total est comprise au fond entre 43 et 70 µg.l⁻¹ à la station 3, entre 23 et 43 µg.l⁻¹ à la station 9 et en surface entre 41 et 64 µg.l⁻¹ à la station 3, entre 32 et 41 µg.l⁻¹ à la station 9.

Energie potentielle

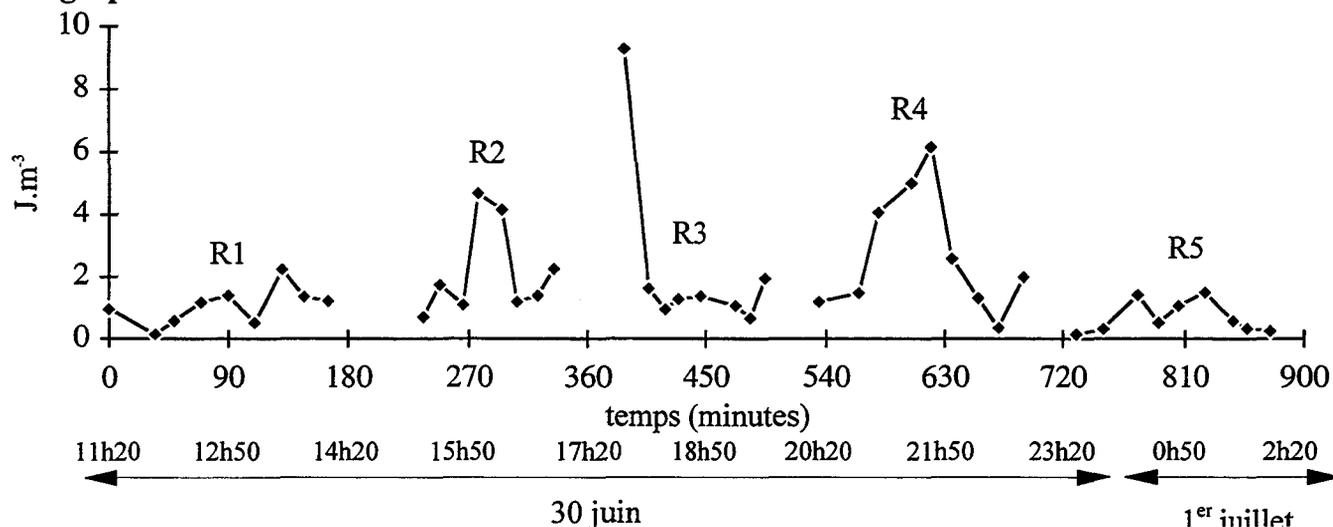


Figure 65 : Evolution de l'énergie potentielle (E_p en $J.m^3$) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997 (R : N^o radiale).

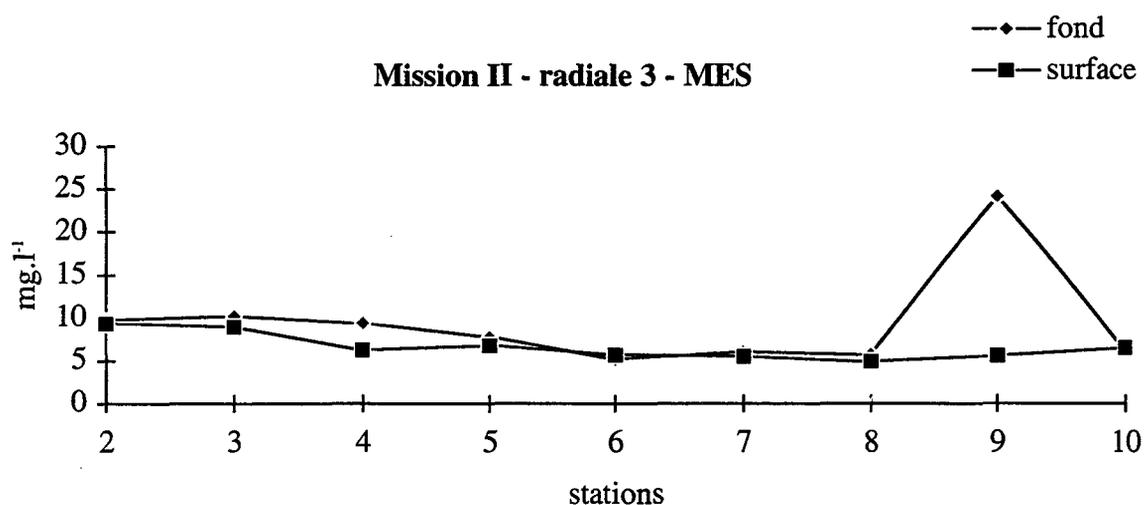


Figure 66 : Evolution de la quantité de matière en suspension ($mg.l^{-1}$) en sub-surface et au fond lors de l'échantillonnage de la radiale N^o 3 le 30 juin 1997.

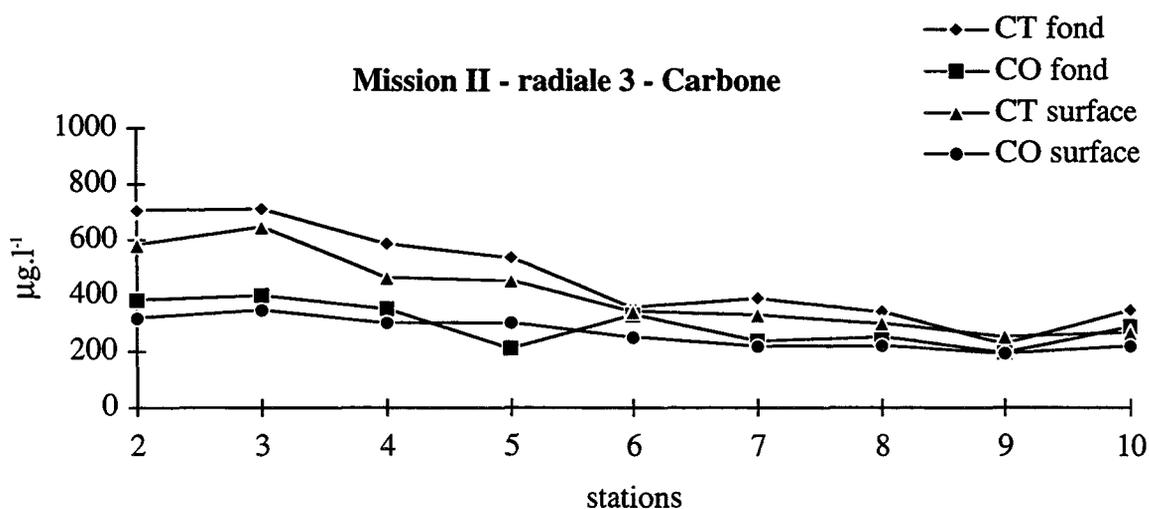


Figure 67 : Evolution de la quantité de carbone total (CT) et organique (CO) ($\mu g.l^{-1}$) en sub-surface et au fond lors de l'échantillonnage de la radiale N^o 3 le 30 juin 1997.

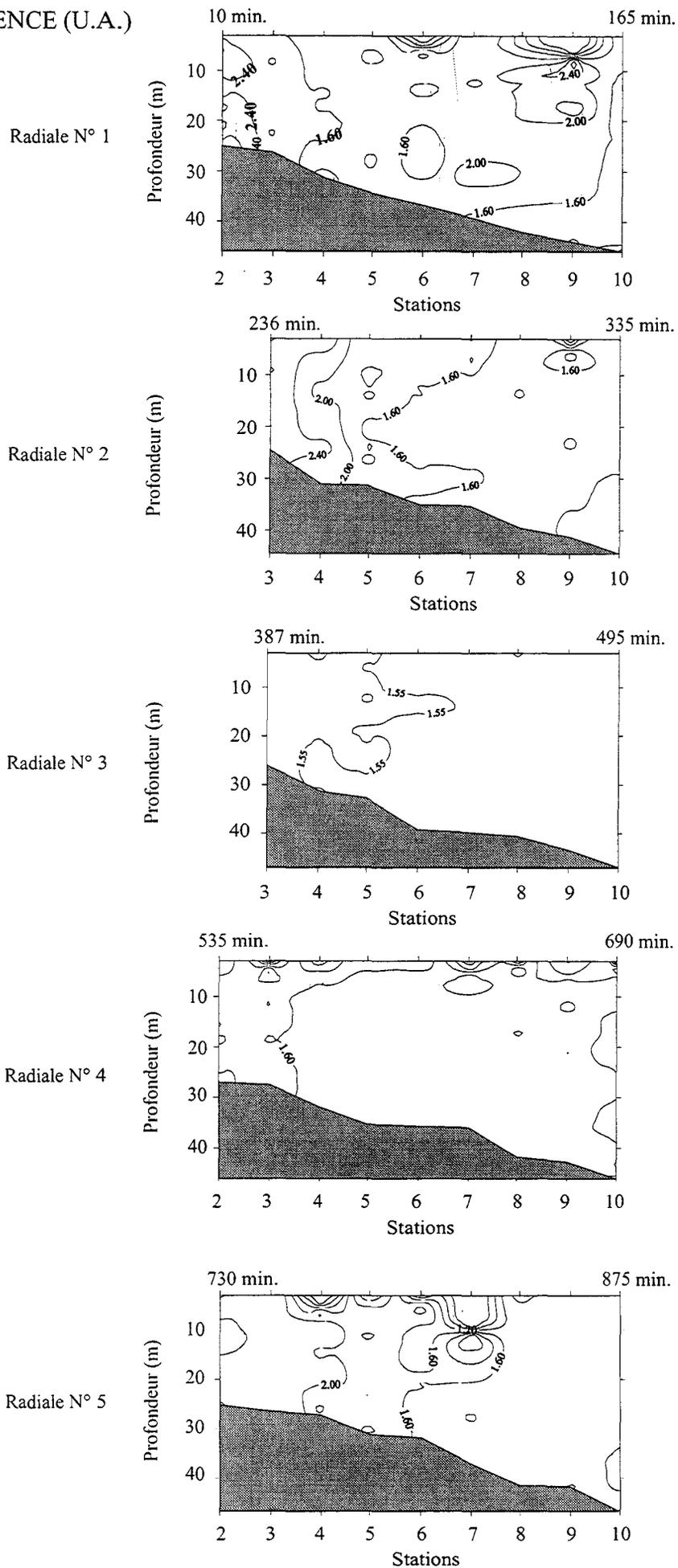


Figure 64 D : Evolution de la fluorescence (U.A.) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997 (Abscisse : N° station et temps (min) depuis le début de l'échantillonnage).

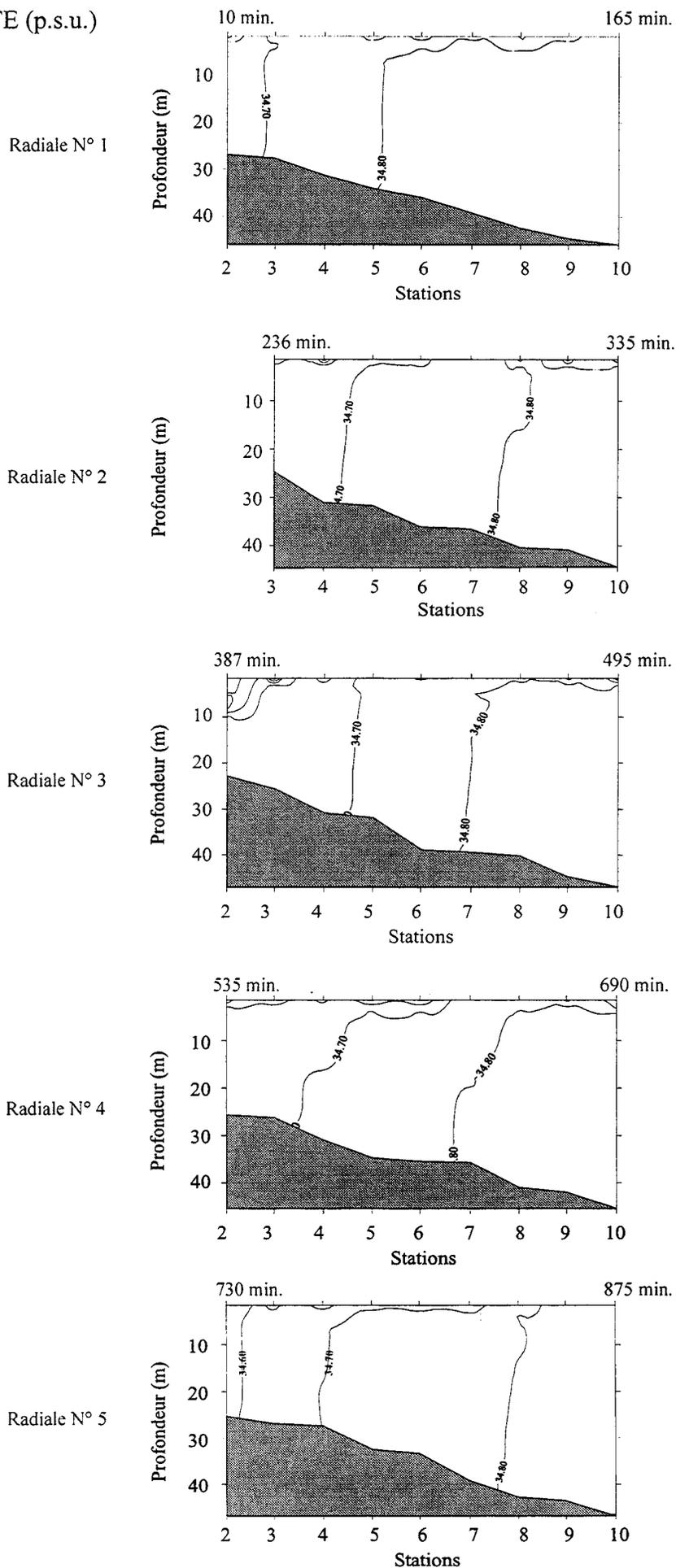


Figure 64 B : Evolution de la salinité (p.s.u.) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997 (Abscisse : N° station et temps (min) depuis le début de l'échantillonnage).

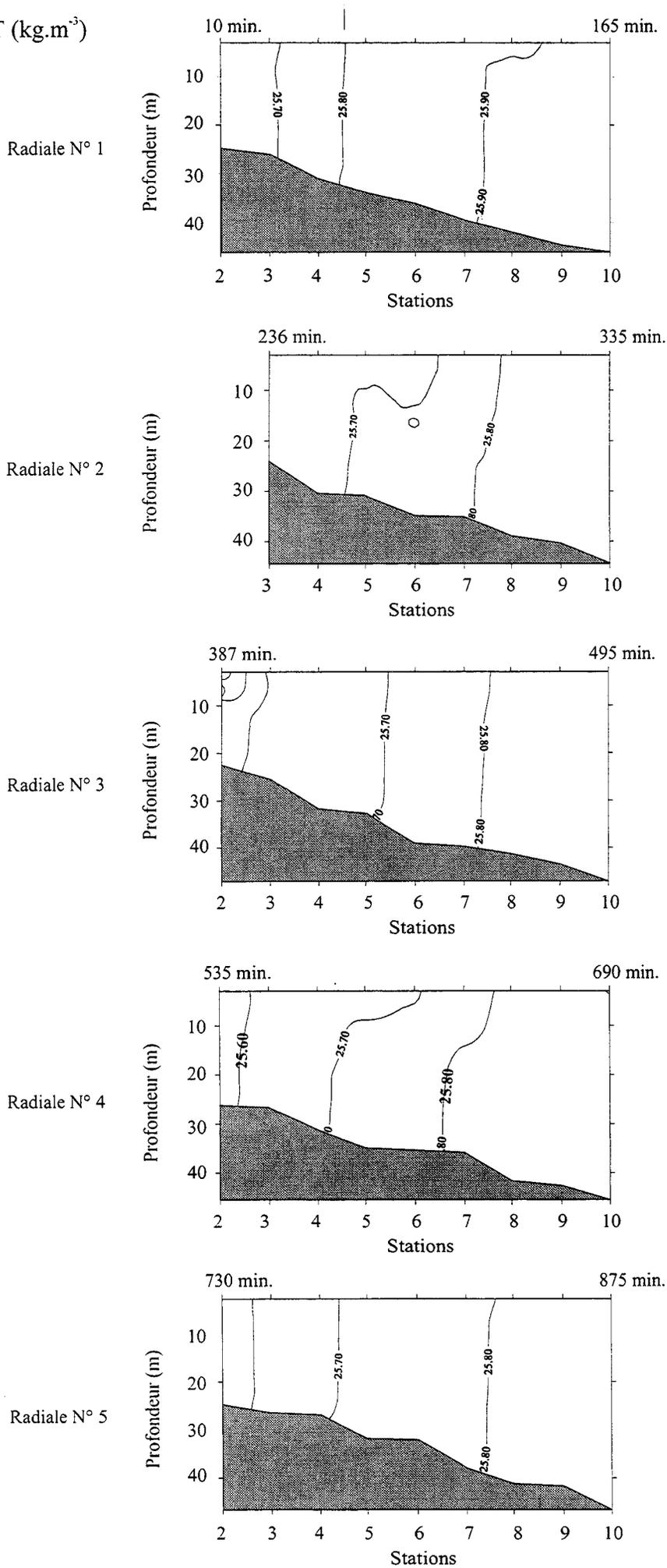


Figure 64 C : Evolution du sigma-t (kg.m^{-3}) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997 (Abscisse : N° station et temps (min) depuis le début de l'échantillonnage).

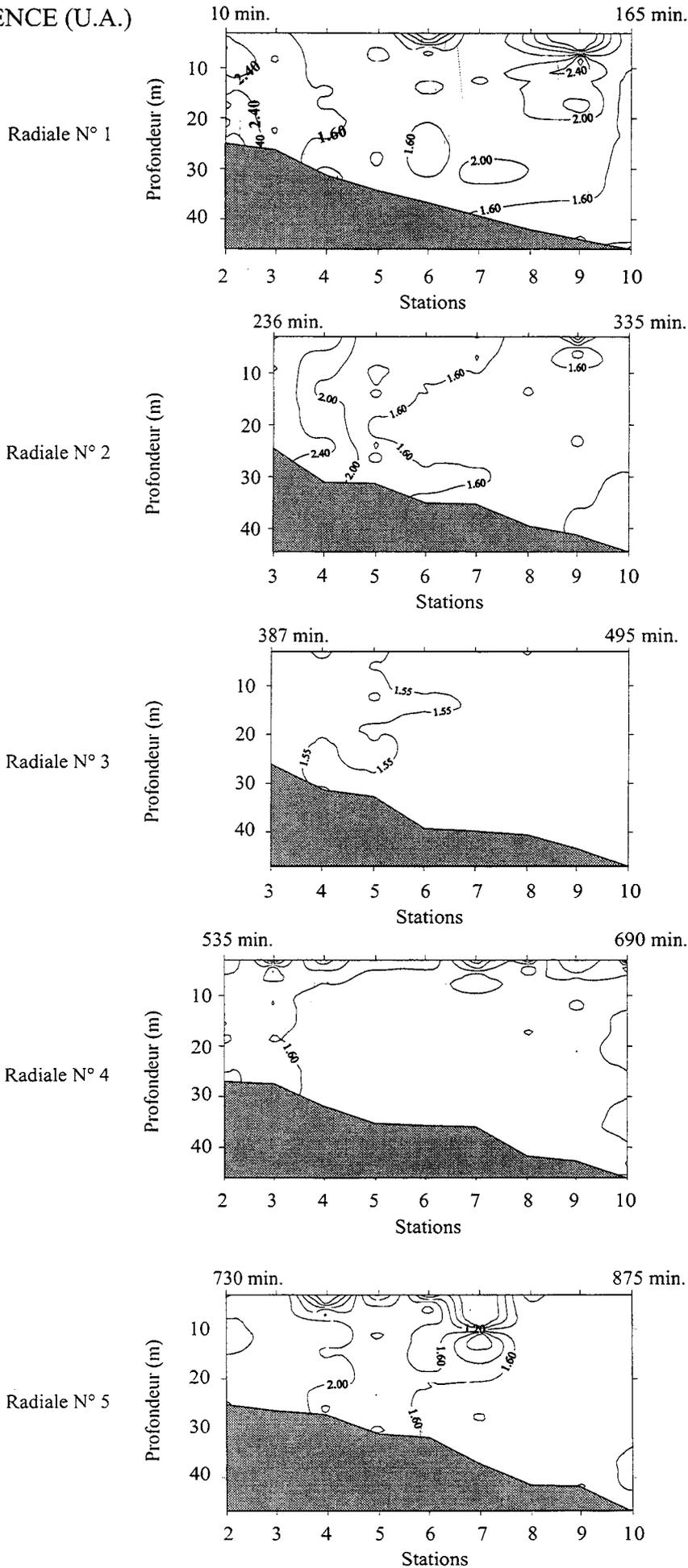


Figure 64 D : Evolution de la fluorescence (U.A.) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997 (Abscisse : N° station et temps (min) depuis le début de l'échantillonnage).

Energie potentielle

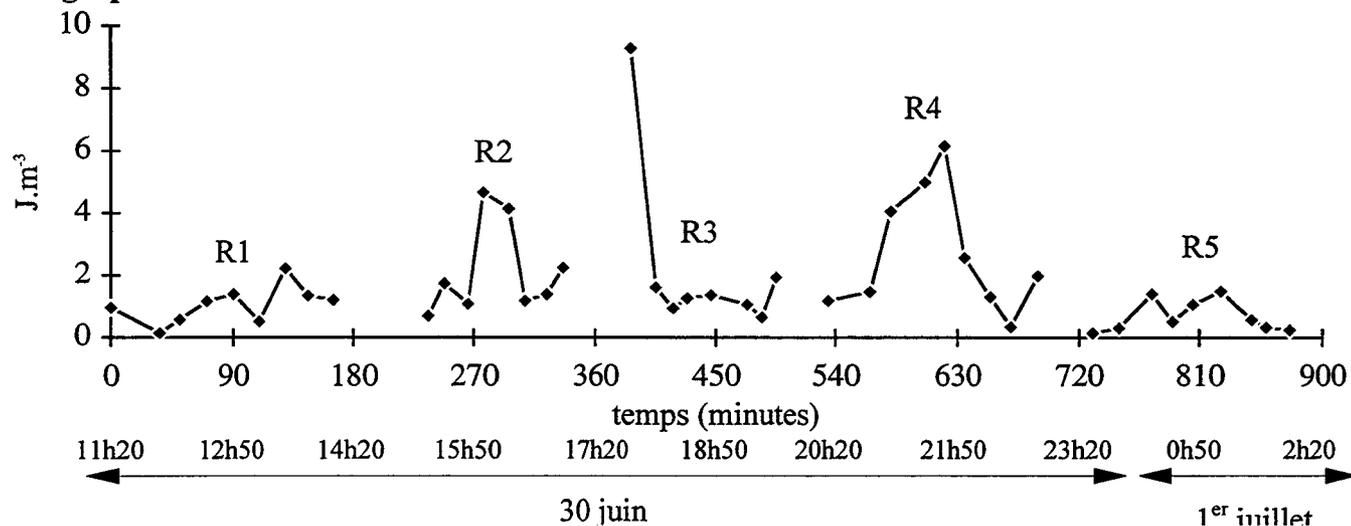


Figure 65 : Evolution de l'énergie potentielle (E_p en $J.m^{-3}$) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997 (R : N^o radiale).

Mission II - radiale 3 - MES

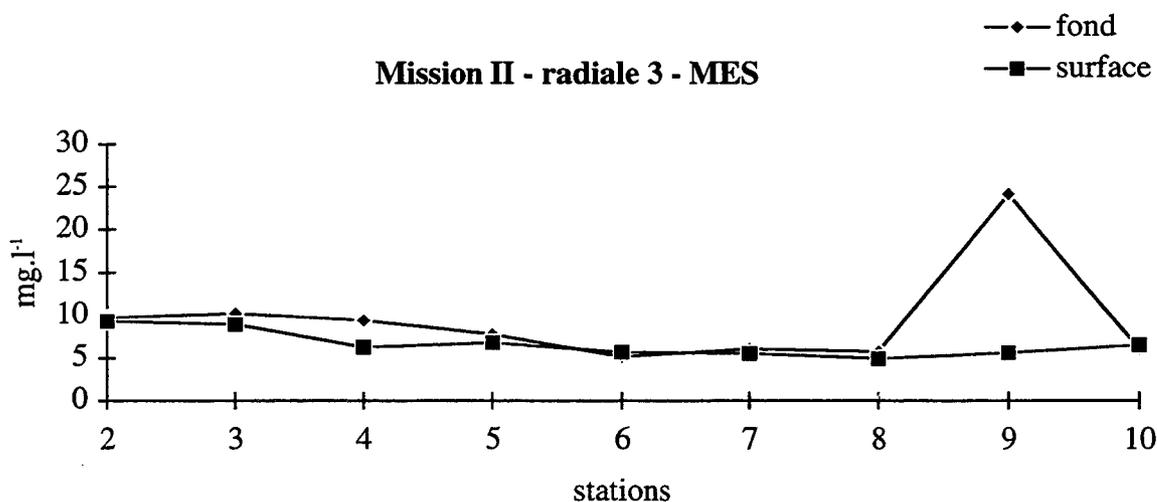


Figure 66 : Evolution de la quantité de matière en suspension ($mg.l^{-1}$) en sub-surface et au fond lors de l'échantillonnage de la radiale N^o 3 le 30 juin 1997.

Mission II - radiale 3 - Carbone

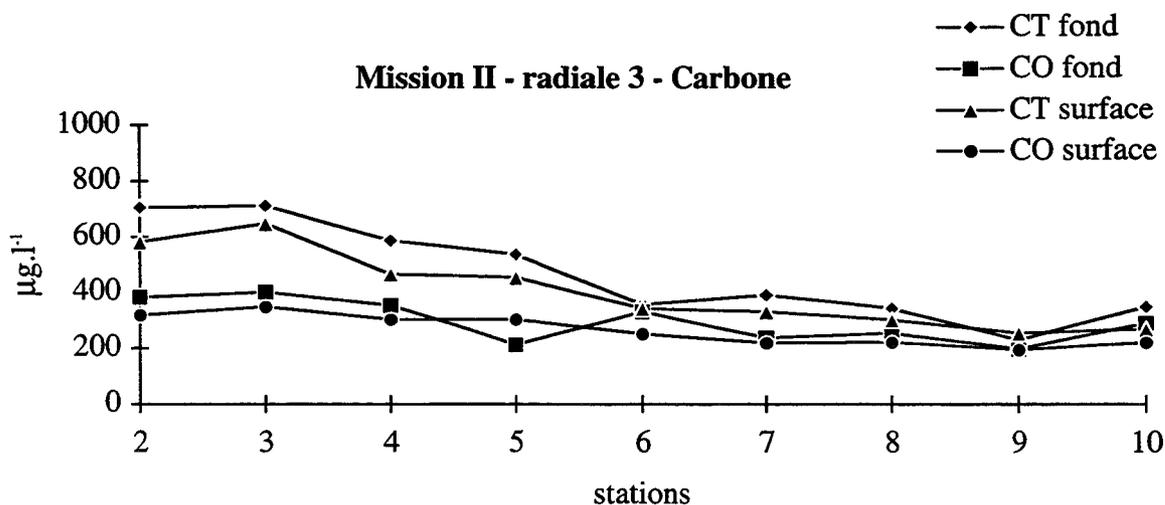


Figure 67 : Evolution de la quantité de carbone total (CT) et organique (CO) ($\mu g.l^{-1}$) en sub-surface et au fond lors de l'échantillonnage de la radiale N^o 3 le 30 juin 1997.

Les profils surface-fond de température, de salinité et du sigma-t effectués le long de la radiale mettent en évidence un gradient côte-large marqué (Figure 64). Les différences entre les valeurs de la température, de la salinité et du sigma-t intégrées sur toute la colonne d'eau entre la station 3 et la station 9 sont de l'ordre de 0,5 °C, 0,18 p.s.u. et 0,25 kg.m⁻³, respectivement (Annexe 5). Ces gradients côte-large sont beaucoup plus importants que les gradients fond-surface. Les masses d'eau apparaissent relativement homogènes verticalement, ce qui est confirmé par des valeurs de l'énergie potentielle relativement faibles la plupart du temps (Figure 65). A côté de cette tendance générale, la structure des masses d'eau apparaît profondément modifiée lors des cycles de marée. Les isothermes faibles, les isohalines et les isopycnes élevées ont tendance à se rapprocher de la côte avec le flot et à s'en éloigner lors du jusant (Figure 64). Lors du jusant, il apparaît au niveau des stations côtières et intermédiaires une stratification des masses d'eau liée à un chevauchement d'eaux typiquement côtières, d'une quinzaine de mètres d'épaisseur (plus chaudes, moins denses) sur des eaux du large (Figure 64 (radiale 2)). Cette hétérogénéité verticale est marquée par une énergie potentielle du système plus élevée lors de la radiale n° 2 au niveau des stations 6 et 7 (Figure 65). La plus grande valeur d'énergie potentielle pour cette radiale est alors approximativement 7 fois supérieure à la plus petite valeur. Lors du flot, une thermocline se forme entre les stations 5 et 6 aux alentours de la pleine mer de 21h28. Les courants portant à la côte (S.H.O.M., 1997), les eaux du large plus denses passent sous les eaux à caractéristiques plus côtières (Figure 64 (radiale 4)), ce qui se traduit par une augmentation de l'énergie potentielle au niveau des stations 4 à 6 d'un facteur multiplicatif pouvant atteindre 14 (Figure 65).

Les valeurs de matières en suspension (MES) révèlent un léger gradient côte-large. La quantité de MES au cours du suivi évolue au fond entre 5,8 et 10,2 mg.l⁻¹ à la station 3 et entre 4,4 et 6,9 mg.l⁻¹ à la station 9 alors qu'elle fluctue en surface entre 1,9 et 9,0 mg.l⁻¹ à la station 3 et entre 3,7 et 7,6 mg.l⁻¹ à la station 9. Quelques valeurs plus importantes au fond (jusqu'à 24,3 mg.l⁻¹) sont relatives à des phénomènes de remises en suspension lors des renverses de courant (Figure 66). Ces matières en suspension sont caractérisées par une teneur en carbone total comprise au fond entre 400 et 710 µg.l⁻¹ à la station 3, entre 229 et 295 µg.l⁻¹ à la station 9 et en surface entre 358 et 646 µg.l⁻¹ à la station 3, entre 248 et 281 µg.l⁻¹ à la station 9. La part de carbone organique dans les matières en suspension se situe entre 54 et 94 %, les stations les plus côtières se révélant plus riches en matière minérale que les stations du large. Cette différence est accentuée lors du jusant (Figure 67). La teneur des MES en azote total est comprise au fond entre 43 et 70 µg.l⁻¹ à la station 3, entre 23 et 43 µg.l⁻¹ à la station 9 et en surface entre 41 et 64 µg.l⁻¹ à la station 3, entre 32 et 41 µg.l⁻¹ à la station 9.

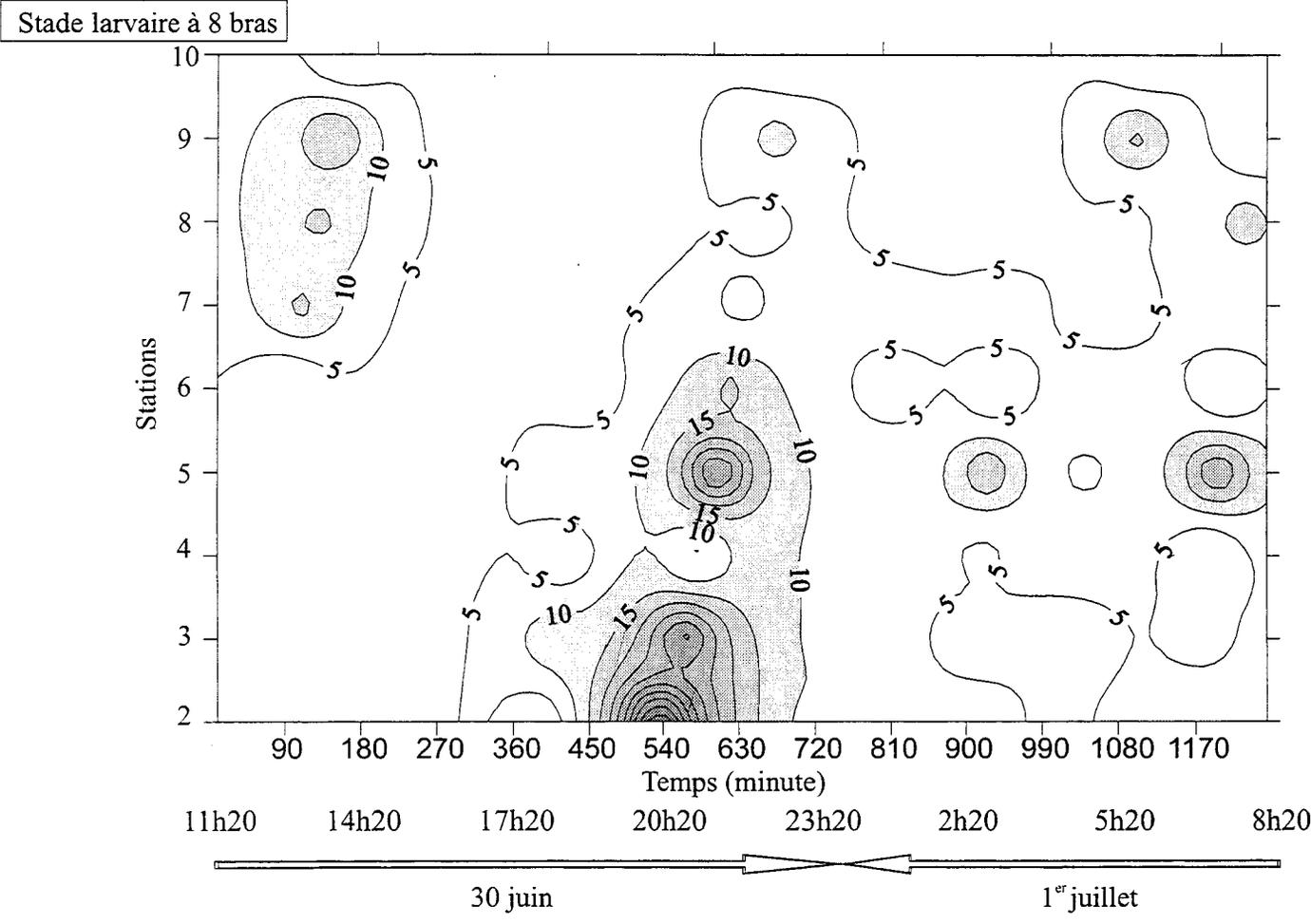
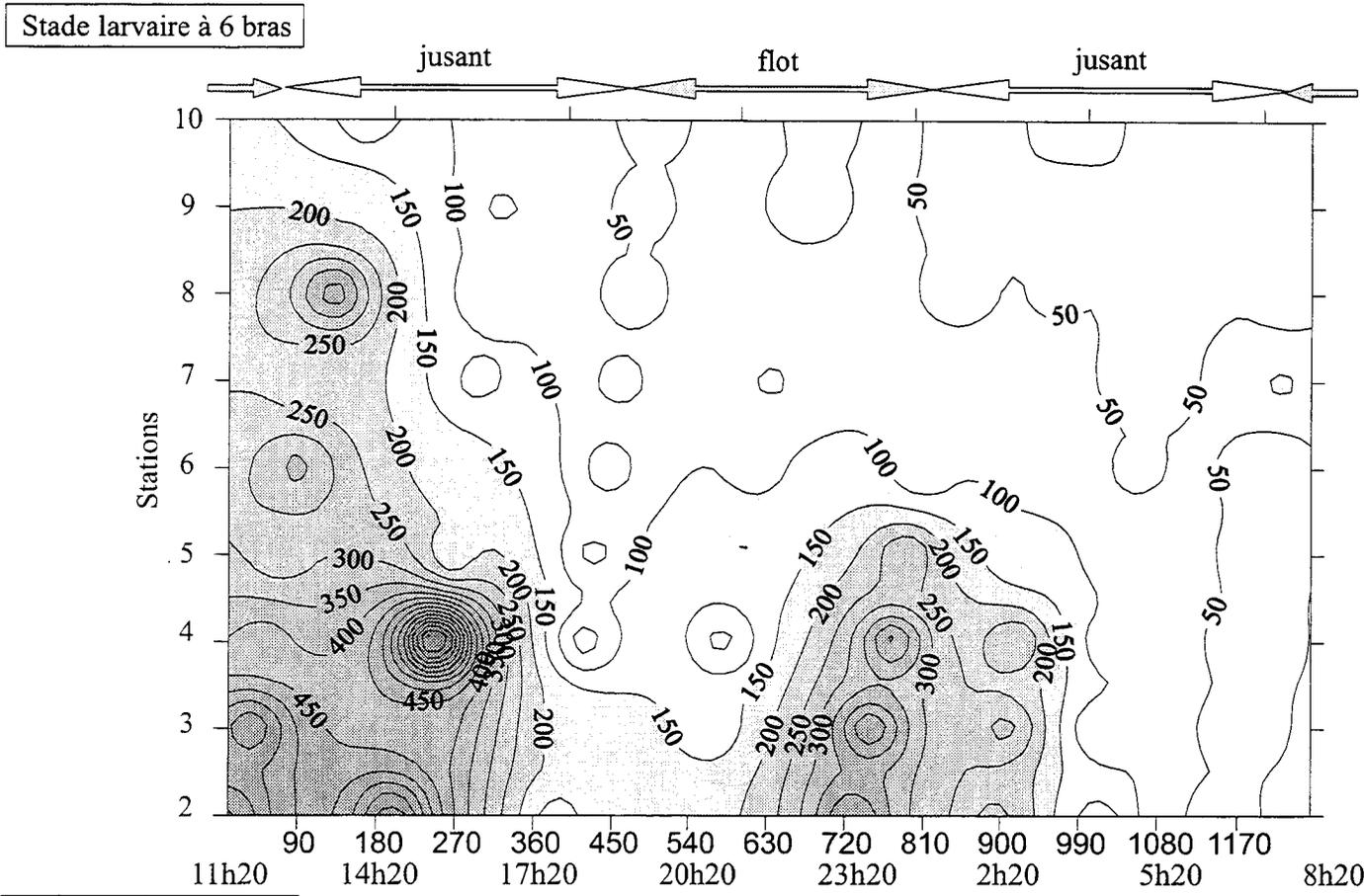


Figure 68 : Evolution spatio-temporelle de l'abondance des ophioplutei de stades à 6 et à 8 bras (ind.m⁻²) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997.

VII.1.2.2. Evolution des paramètres biologiques

VII.1.2.2.1. *Composition et transport de la population larvaire*

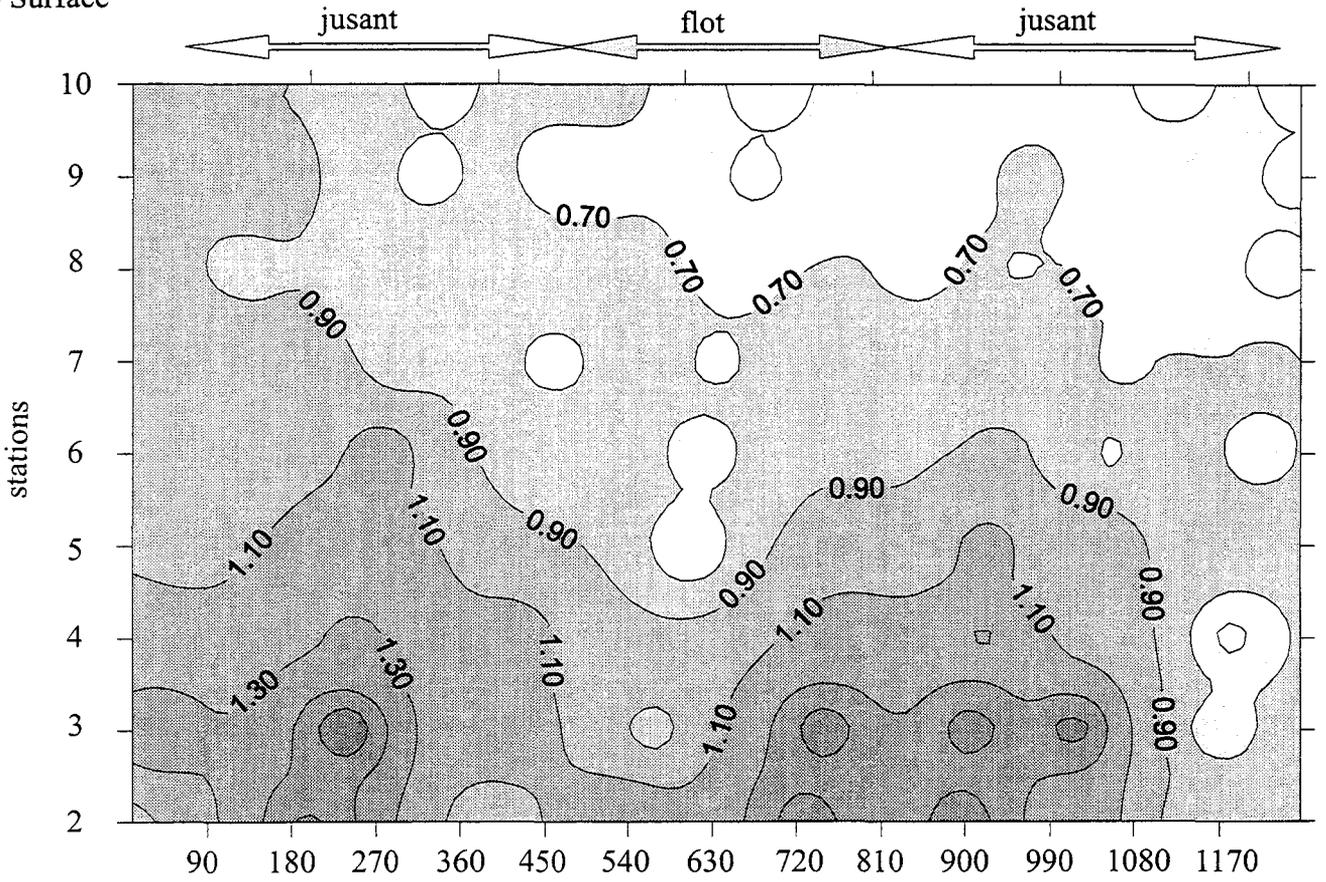
Au cours de cette mission, des ophioplutei à 6 et à 8 bras ont été échantillonnés lors des 8 radiales. L'abondance larvaire est très variable entre les différentes radiales et, pour une même radiale, entre les stations (Annexe 6). Les stades à 6 bras sont dominants et les abondances extrêmes relevées pour les stades à 6 et à 8 bras sont 0-952 ind.m⁻² et 0-60 ind.m⁻², respectivement. Les abondances relatives des stades à 6 et à 8 bras au cours de l'échantillonnage varient de 40 à 100 % et de 0 à 60 %, respectivement (Annexe 6). Les variations d'abondance des larves à 6 bras, de la côte vers le large, mettent en évidence une plus forte concentration dans les eaux côtières. Les abondances les plus importantes sont observées entre les stations 2 et 4 (à l'exception de la radiale 8 avec une plus forte abondance à la station 7) (Figure 68). A l'échelle du cycle de marée, il apparaît un transport oscillant du nuage larvaire vers le large lors du jusant et vers la côte lors du flot associé à une arrivée de masse d'eau nouvelle sur le site lors du flot ; les abondances maximales sont observées entre la pleine mer et la basse mer. En période de jusant, il y a extension vers le large du nuage larvaire à forte densité d'individus. Cette extension se fait jusqu'à la station 10 lors de la première partie de la mission, alors qu'elle se limite à la station 6 lors de la deuxième partie de la mission. Pour le stade à 8 bras, les abondances maximales sont observées depuis la station 2 jusqu'à la station 9 en fonction de la radiale considérée ; cette expansion vers le large peut être un biais lié aux très faibles effectifs. Si l'on considère uniquement les valeurs supérieures à 10 ind.m⁻², alors il apparaît une forte concentration des ophioplutei à 8 bras jusqu'à la station 6 aux alentours de la pleine mer de 21h28 (608 min/To) (Figure 68) (Annexe 6).

VII.1.2.2.2. *Evolution de la biomasse phytoplanctonique*

Les variations de concentrations en chlorophylle *a* (Chl. *a*) le long de chaque radiale montrent l'existence d'un gradient côte-large bien marqué (Figure 69). Les concentrations les plus importantes sont observées aux stations 2 et 3. Les différences de concentrations entre le fond et la surface sont relativement peu importantes (Figure 69). En cette période de l'année, les concentrations observées évoluent au fond de 0,3 à 2,0 µg.l⁻¹ et en sub-surface de 0,3 à 1,9 µg.l⁻¹. L'hétérogénéité horizontale est supérieure à l'hétérogénéité verticale. A l'échelle d'un cycle de marée, il apparaît un mouvement transversal des eaux plus concentrées en Chl. *a* lors du jusant et ce jusqu'aux environs des stations 5 et 6 en surface, 4 et 5 au fond (Figure 69).

L'évolution de la fluorescence *in vivo* témoigne de l'existence d'un gradient côte-large, mais les variations sont moins nettes que pour la Chl. *a* (Figure 64). Les valeurs les plus fortes sont observées jusqu'aux environs de la station 5. L'hétérogénéité horizontale est cependant supérieure à l'hétérogénéité verticale. Les zones de faible fluorescence en surface aux stations 6

(a) Surface



(b) Fond

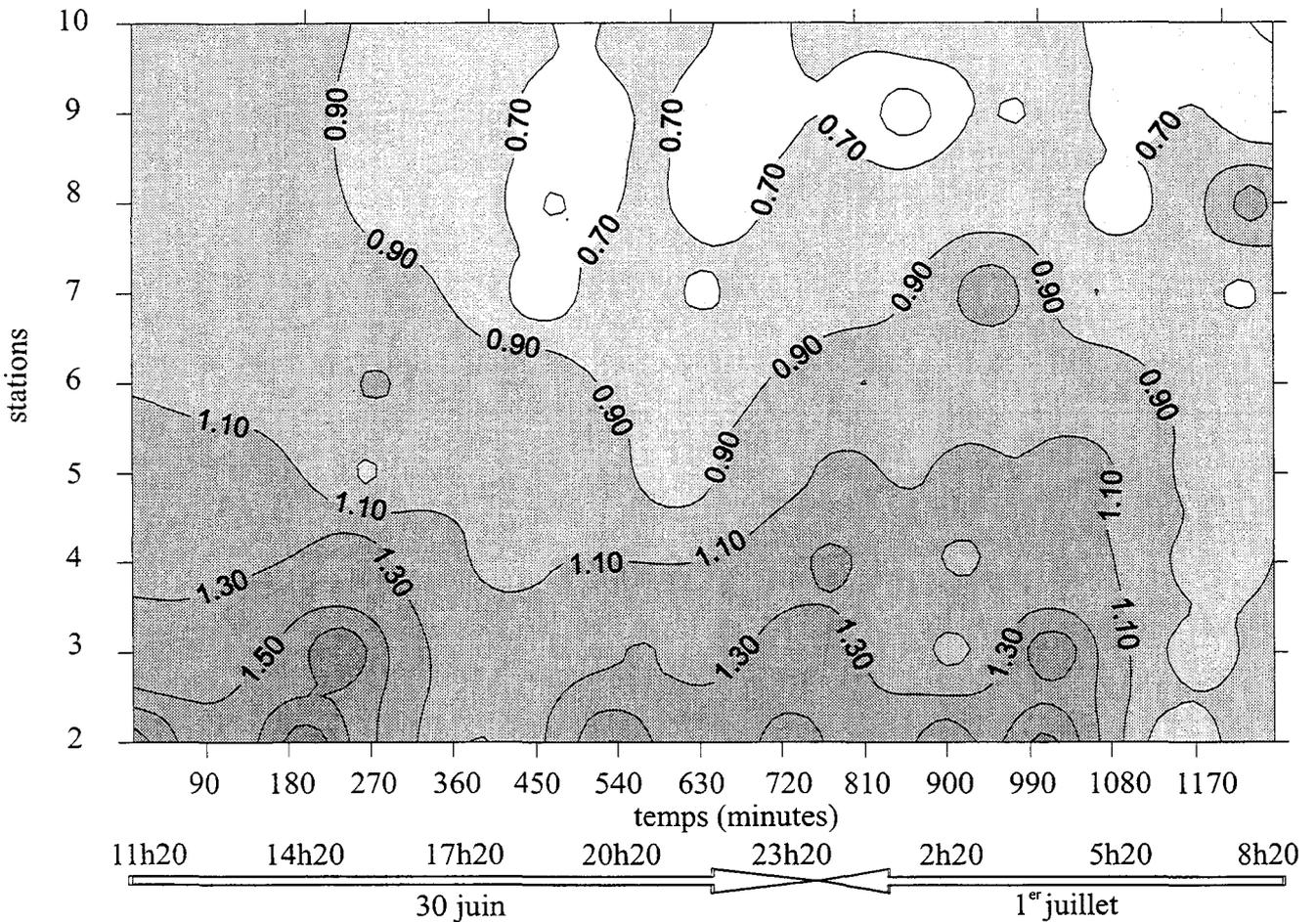


Figure 69 : Evolution spatio-temporelle de la concentration en chlorophylle a ($\mu\text{g.l}^{-1}$) en sub-surface et au fond lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997.

(90 min/To) et 9 (147 min/To) lors de l'échantillonnage de la radiale 1 et lors de la radiale 5 aux stations 4 (775 min/To) et 7 (825 min/To) (Figure 64) ne sont que des artefacts liés à une absence de données fiables dans les premiers mètres de la colonne d'eau.

VII.1.2.2.3. *Cortège zooplanctonique des prélèvements*

Les copépodes occupent la majeure partie des échantillons. *Temora longicornis* et *Acartia clausi* sont les plus représentés. Leur abondance relative varie de 91 à 99 % selon les radiales échantillonnées. Les larves d'*Ophiothrix fragilis* (tous stades confondus) représentent alors de 0,01 à 1,2 % des échantillons. Les larves de Crustacés divers et les autres zooplanctontes (Annélides, Mollusques, juvéniles de Poissons, Tuniciers, Chaetognathes, Cnidaires) ne représentent que de 0,7 à 3,3 %, et de 0,3 à 5,5 % des échantillons, respectivement.

VII.1.3. **Mission III - Marée de grande vive-eau (20-21/08/97 - Coefficients : 113/113 - 112/109)**

VII.1.3.1. Evolution des paramètres physico-chimiques

VII.1.3.1.1. *Direction et vitesse du vent*

Le mois d'août 1997 se caractérise par une alternance de vent de secteurs sud-ouest et nord-est (N-E : 10 jours entre le 1^{er} et le 21/08) dont la vitesse est (moyenne \pm écart type) $4,19 \pm 2,0 \text{ m.s}^{-1}$, c'est à dire force 4 à 5 sur l'échelle de Beaufort. Les 18, 19 et 20 août sont dominés par de petites brises de secteur nord-est. Jusqu'à 23 h le premier jour de mission, des vents de nord-est ont soufflé à 4 m.s^{-1} en permanence. Puis, les vents tournèrent pour venir au secteur sud-est puis sud-ouest, leur vitesse restant faible ($< 4 \text{ m.s}^{-1}$) (Figure 70).

VII.1.3.1.2. *Conditions hydrologiques*

L'effort d'échantillonnage a porté sur une période de plus de vingt heures permettant ainsi de suivre approximativement deux cycles de marée avec quatorze prospections de la radiale au large du cap Gris-Nez. Les caractéristiques de la marée (Anonyme, 1988) pendant cette période de grande vive-eau (coefficients : 113/113 le 20 août et 112/109 le 21 août) sont les suivantes (les horaires sont exprimés en heure locale et en temps écoulé depuis le début de la mission) :

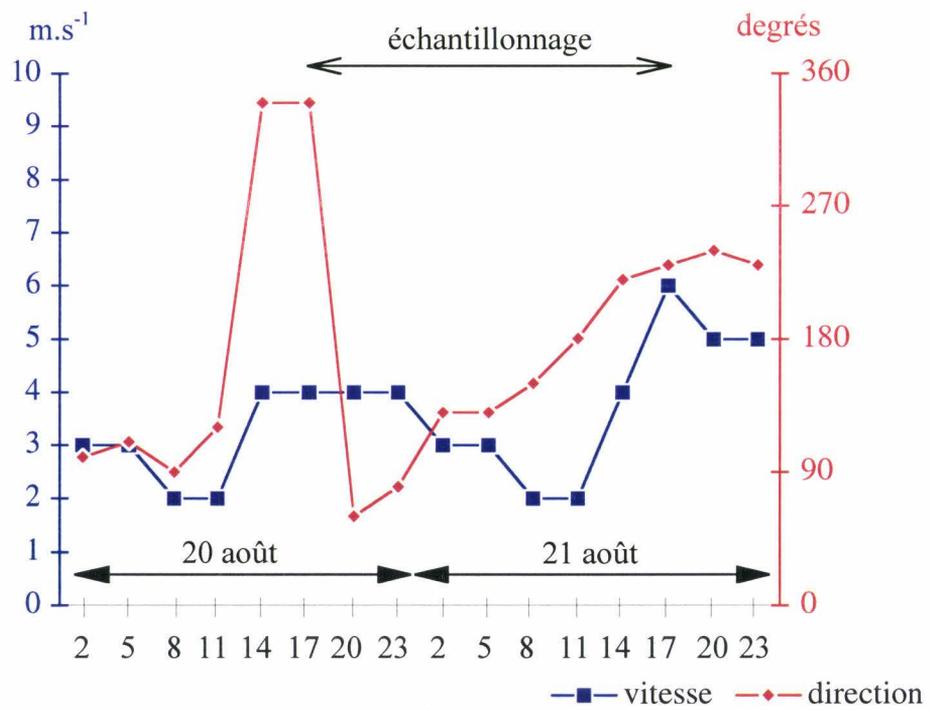


Figure 70 : Direction (degrés) et vitesse (m.s⁻¹) du vent lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 20 et le 21 août 1997.

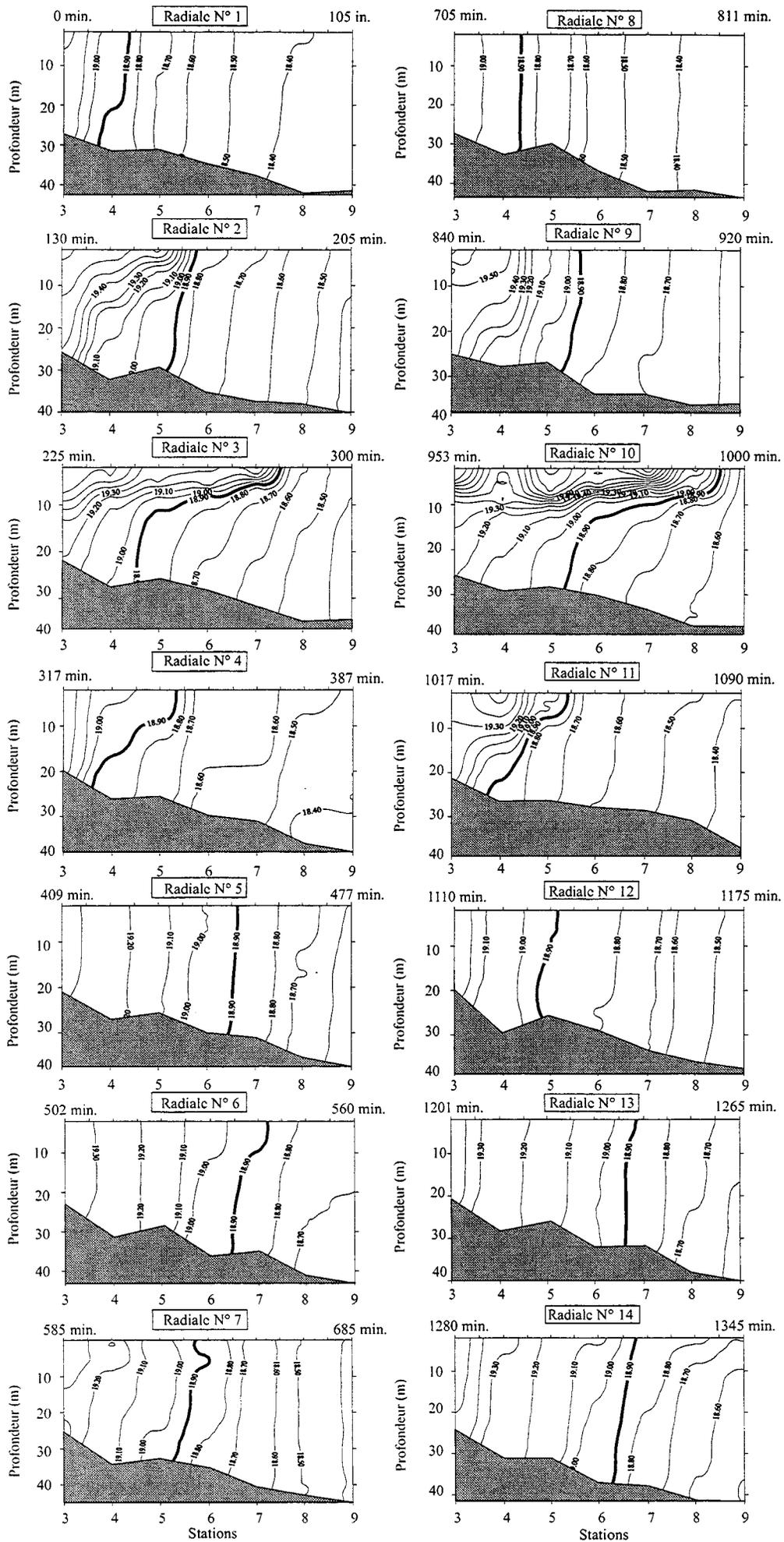


Figure 71 A : Evolution de la température (°C) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 20 et le 21 août 1997 (Abscisse : N° station et temps (min) depuis le début de l'échantillonnage).

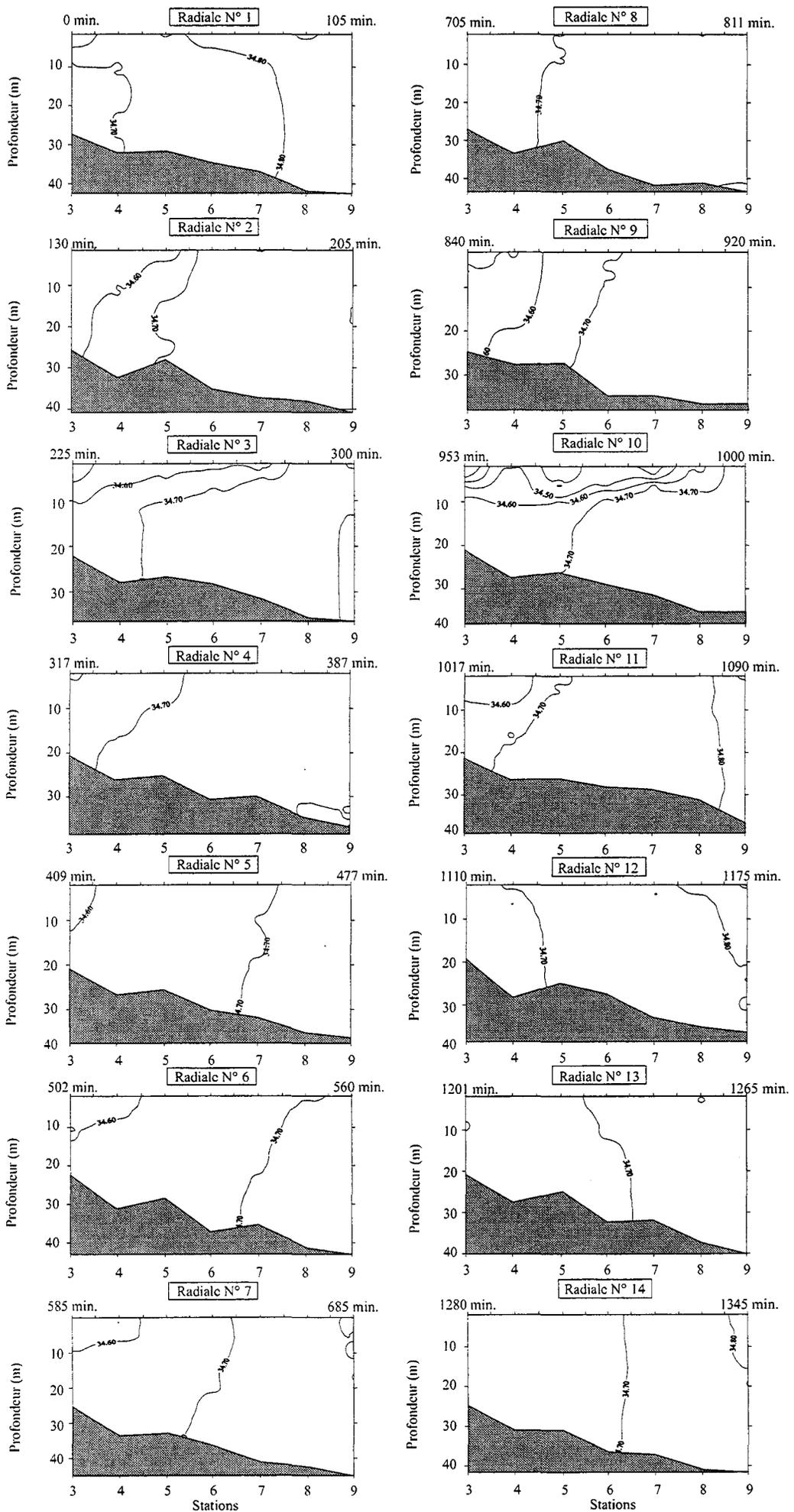


Figure 71 B : Evolution de la salinité (p.s.u.) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 20 et le 21 août 1997 (Abscisse : N° station et temps (min) depuis le début de l'échantillonnage).

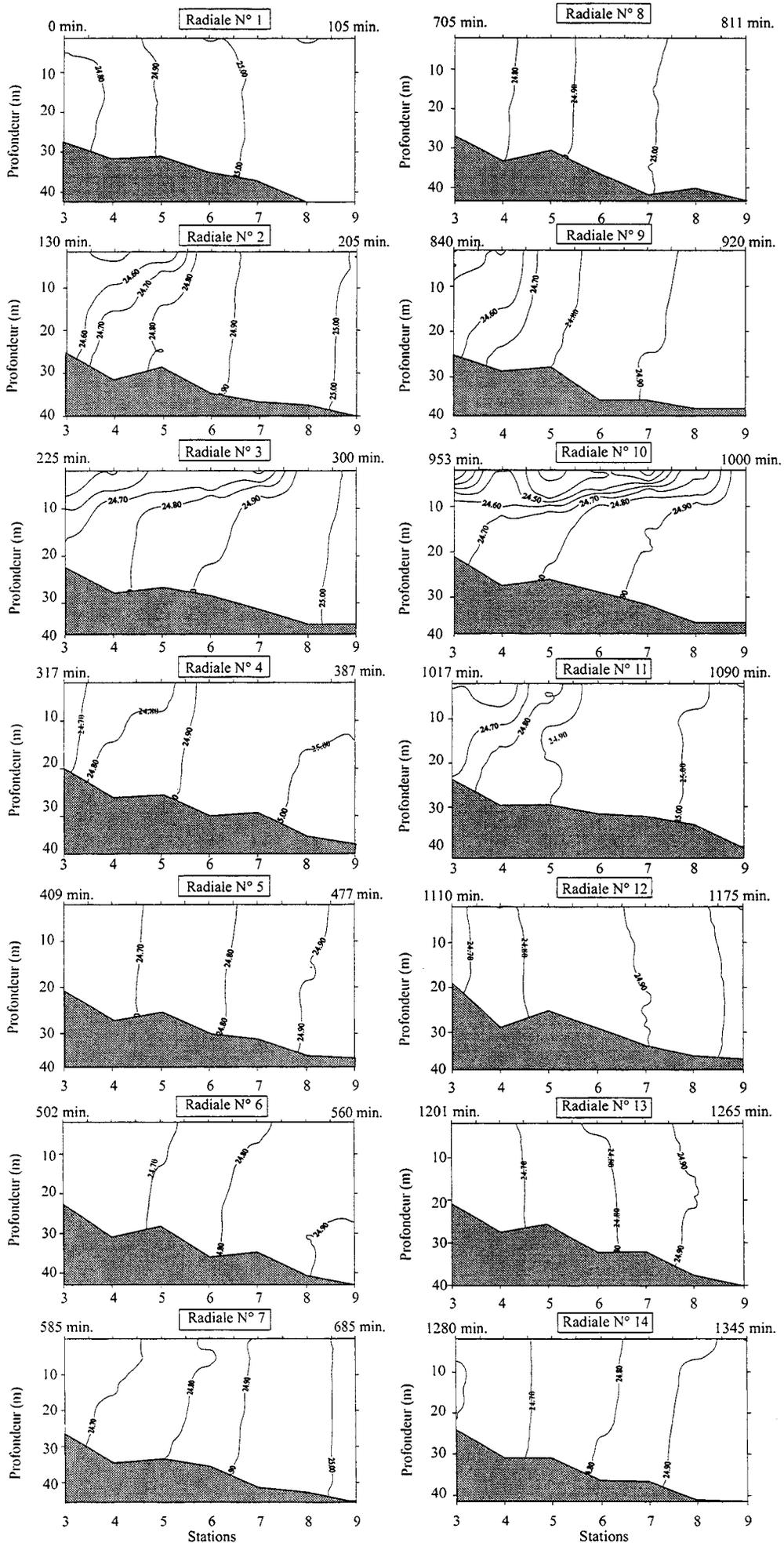


Figure 71 C : Evolution du sigma-t (kg.m^{-3}) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 20 et le 21 août 1997 (Abscisse : N° station et temps (min) depuis le début de l'échantillonnage).

Energie potentielle

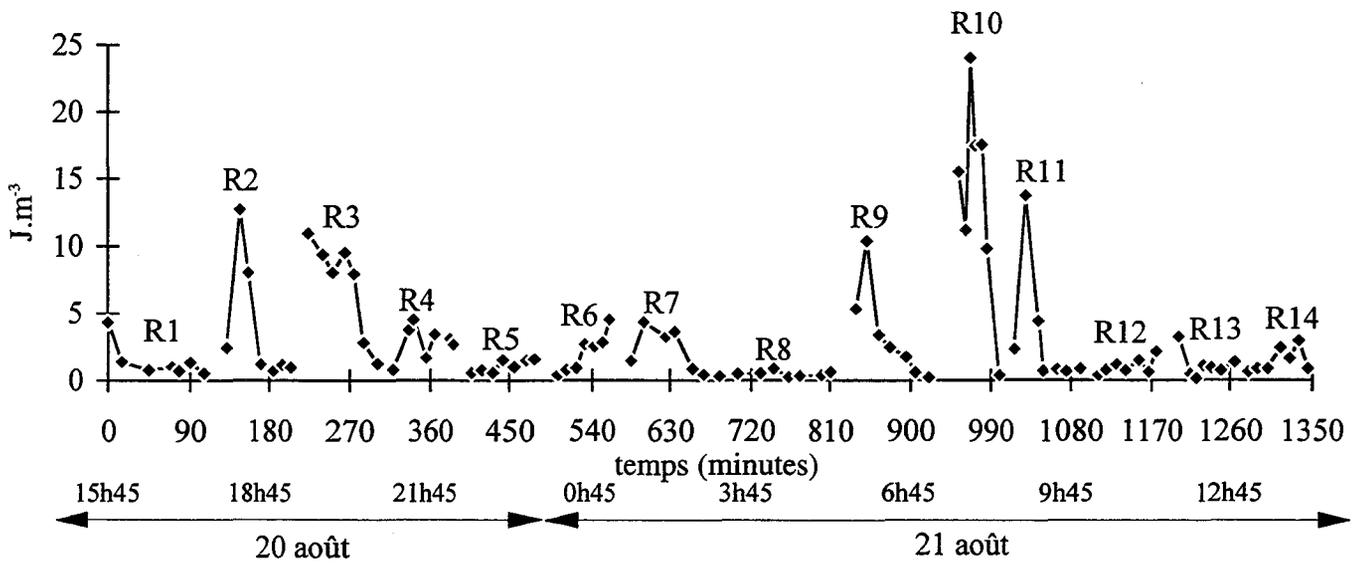


Figure 72 : Evolution de l'énergie potentielle ($J.m^3$) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 20 et le 21 août 1997.

Situations marégraphiques :	Heures locales :	Laps de temps correspondants :
Etale de flot	17h42 (117 min)	radiale 1, après la station 9
Basse mer	21h45 (360 min)	radiale 4, entre les stations 6 et 7
Etale de jusant	00h19 (514 min)	radiale 6, entre les stations 4 et 5
Pleine mer	02h34 (649 min)	radiale 7, entre les stations 6 et 7
Etale de flot	05h54 (849 min)	radiale 9, entre les stations 3 et 4
Basse mer	10h09 (1104 min)	radiale 11, après la station 9
Etale de jusant	12h43 (1258 min)	radiale 13, entre les stations 8 et 9

Les masses d'eau présentent un net gradient côte-large tout au long de la mission. Les variations entre les valeurs intégrées sur la colonne d'eau de la température, de la salinité et du sigma-t entre la station 3 et la station 9 sont de l'ordre 0,7 à 1,2°C, de 0,11 à 0,24 p.s.u. et de 0,28 à 0,49 kg.m⁻³, respectivement (Annexe 6). L'hétérogénéité verticale est généralement beaucoup moins importante que l'hétérogénéité horizontale (Figure 71). Cependant, épisodiquement lors du cycle de marée, de forts gradients verticaux de température, de salinité et du sigma-t peuvent être observés des stations côtières jusqu'aux stations intermédiaires. Lors du jusant, les masses d'eaux côtières progressent vers le large, ce qui se traduit par une avancée vers les stations intermédiaires des isothermes élevées, des isopycnes et des isohalines faibles. Il apparaît alors une stratification verticale très nette avec des eaux de surface plus chaudes, moins denses, d'une épaisseur d'environ 10 mètres, qui se superposent à des eaux du large (Figure 71). Cette projection des eaux côtières se réalise jusqu'aux environs des stations 7 et 8 lors de la première partie de la mission (radiales 2 et 3, entre 130 et 300 min/To), alors qu'elle s'étend jusqu'entre les stations 8 et 9 lors de la deuxième partie de la mission (radiales 10 et 11, entre 953 et 1090 min/To). Ces épisodes de stratification importante des masses d'eau sont caractérisés par des augmentations considérables de l'énergie potentielle du système, alors que les valeurs restent généralement faibles, caractéristiques d'un système brassé homogène verticalement (Figure 72). L'énergie potentielle est 9 fois plus importante à la station 3 qu'à la station 9 lors de la radiale 3. Elle est 41 fois plus forte lors de la radiale 10. Lors de la basse mer, la profondeur locale étant minimale et la vitesse des courants maximale, le système tend à s'homogénéiser verticalement. Cette homogénéisation n'est pas instantanée, mais se produit 1 heure après la basse mer. Lors du flot, le système s'homogénéise par le large et les isothermes les plus basses, les isohalines et les isopycnes élevées se rapprochent de la côte reflétant ainsi le recul des eaux côtières par arrivée d'eau à caractéristiques du large. La colonne d'eau devient homogène verticalement et le restera jusqu'au jusant de la marée suivante.

Au cours du suivi, les valeurs de matières en suspension (MES) évoluent au fond entre 4,1 et 12,7 mg.l⁻¹ à la station 3 et entre 4,2 et 10,1 mg.l⁻¹ à la station 9, en surface entre 5,3 et 10,0 mg.l⁻¹ à la station 3 et entre 3,1 et 6,8 mg.l⁻¹ à la station 9. Des augmentations de la quantité de MES en surface sont observées lors des épisodes de jusant. La teneur des MES en carbone total varie au fond entre 395 et 1129 µg.l⁻¹ à la station 3 et entre 285 et 450 µg.l⁻¹ à la

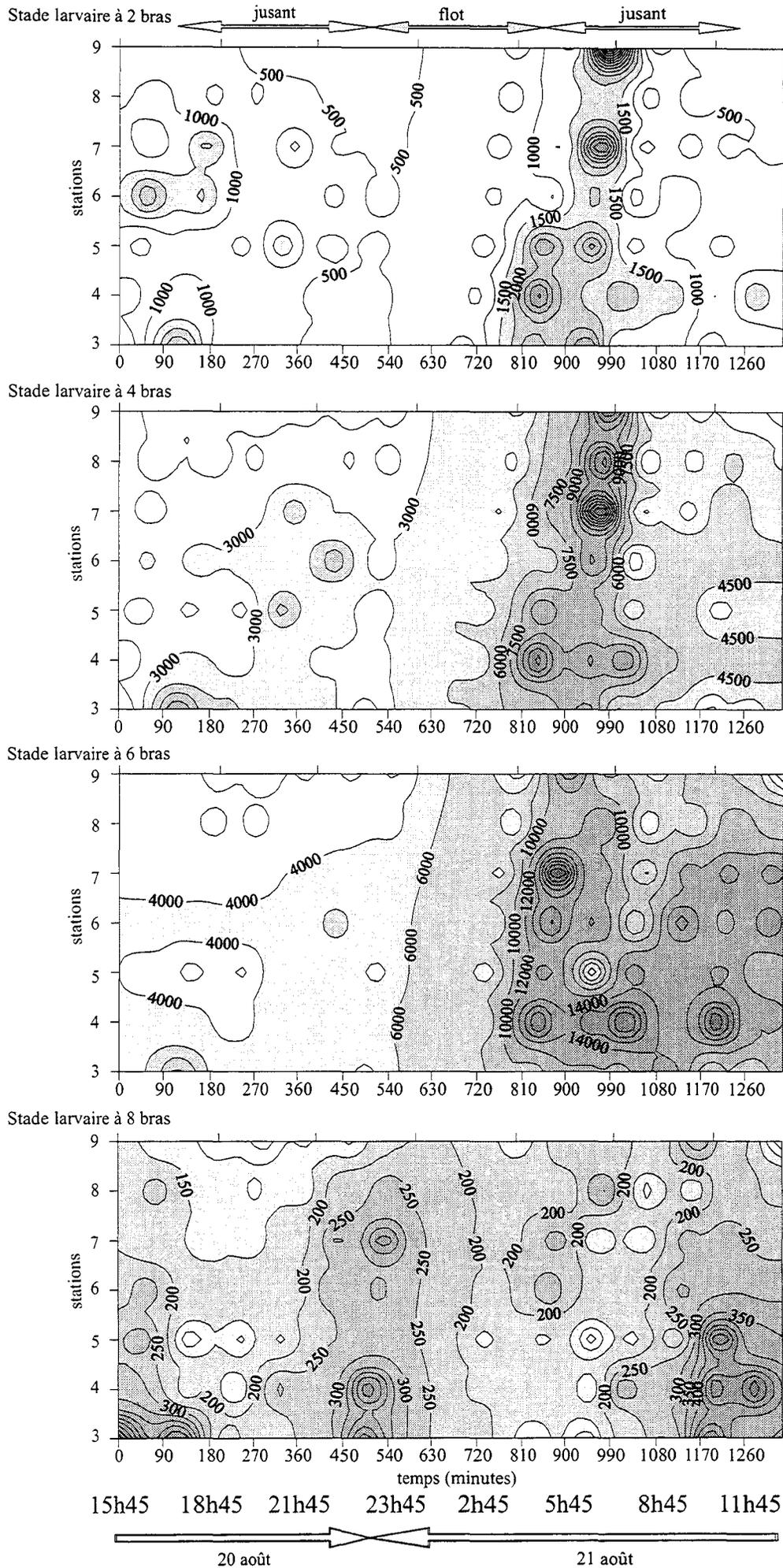


Figure 73 : Evolution spatio-temporelle de l'abondance totale des ophioplutei des différents stades (ind.m⁻²) lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 20 et le 21 août 1997.

station 9, en surface entre 81 et 744 $\mu\text{g.l}^{-1}$ à la station 3 et entre 247 et 447 $\mu\text{g.l}^{-1}$ à la station 9. Le carbone organique représente alors de 30 à 91 % du carbone total avec des valeurs plus faibles à la côte liés à une dominance de la fraction minérale notamment lors du jusant. La teneur en azote total est comprise au fond entre 41 et 96 $\mu\text{g.l}^{-1}$ à la station 3 et entre 27,6 et 54,1 $\mu\text{g.l}^{-1}$ à la station 9, en surface entre 47 et 75 $\mu\text{g.l}^{-1}$ à la station 3 et entre 30 et 48 $\mu\text{g.l}^{-1}$ à la station 9.

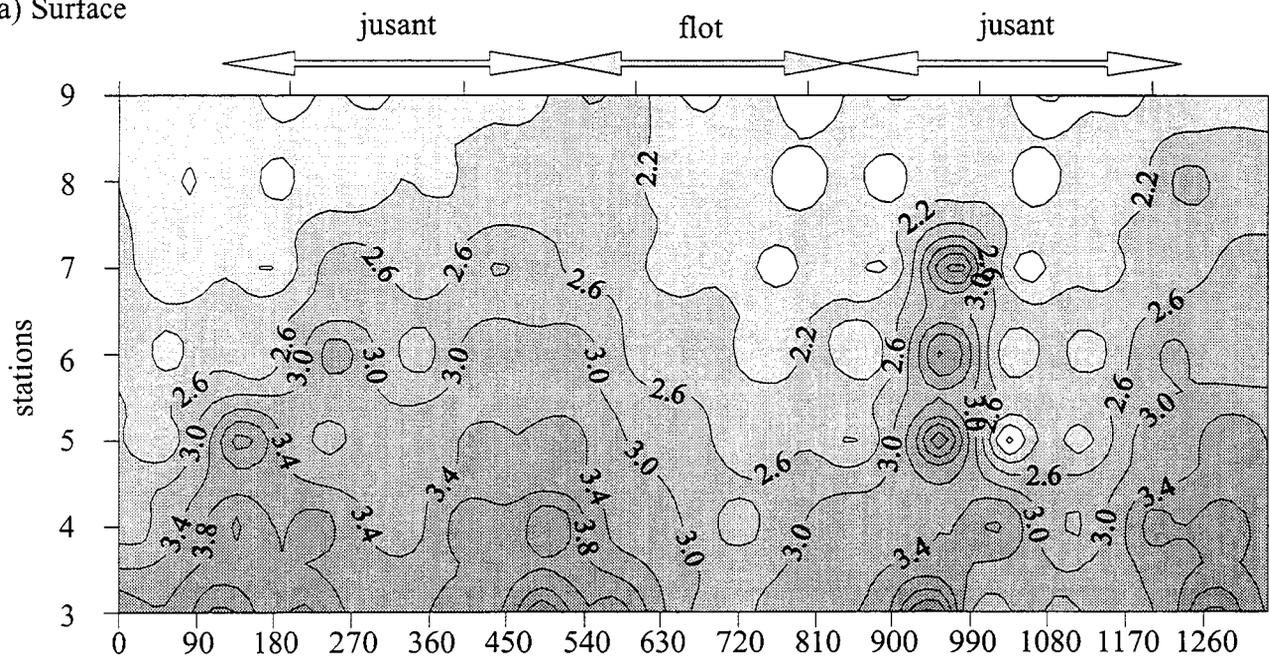
VII.1.3.2. Evolution des paramètres biologiques

VII.1.3.2.1. *Composition et transport de la population larvaire*

Les quatre stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* ont été échantillonnés lors de cette mission. Les abondances varient de 0 à 8260 ind.m⁻² pour le stade à 2 bras, de 0 à 23160 ind.m⁻² pour le stade à 4 bras, de 0 à 28152 ind.m⁻² pour le stade à 6 bras et de 0 à 740 ind.m⁻² pour le stade à 8 bras (Annexe 6). Les stades à 6 et à 8 bras dominent les populations larvaires avec une abondance relative qui représente respectivement 8,2 à 56,4 % et 18,0 à 87,1 % des échantillons (Annexe 6). Les stades à 2 et à 4 bras représentent respectivement 0,2 à 29,2 et 0,2 à 12,9 % de l'abondance des échantillons. Il ne semble pas y avoir d'affinité particulière d'un stade larvaire donné pour les eaux côtières ou du large. Cette présence de larves de différents stades implique un mélange de plusieurs nuages larvaires. En effet, les stades à 2 bras ont entre 1,5 et 2 jours d'existence, les stades à 4 bras 3 jours, les stades à 6 bras 4 jours et les stades à 8 bras entre 7 et 10 jours (McBride, 1907). Les stades à 2 et 4 bras, le stade à 6 bras et le stade à 8 bras constituent trois groupes de larves d'origine spatio-temporelle différente qui, à un moment de leur développement, se sont mélangés pour ne constituer qu'un seul groupe transporté vers le site du détroit du Pas de Calais.

Le schéma de variation spatio-temporelle des abondances larvaires est relativement similaire entre les différents stades (Figure 73). Lors de la fin de flot de la première partie de la mission, les larves des stades 2 à 6 bras sont plus abondantes au niveau de la station 6, alors que les larves à 8 bras présentent une abondance décroissante de la côte vers le large. Lors du jusant le 20/08, il y a augmentation des abondances larvaires à la côte (radiale 2, entre 130 et 205 min/To), puis mélange transversal progressif tel que les abondances seront de nouveau plus importantes à la station 6 pour les stades 2 à 6 bras, aux stations 6 et 7 pour les larves de stade à 8 bras. Au voisinage de la basse mer, la faible profondeur et la vitesse de courant croissante provoquent l'homogénéisation des masses d'eau et des abondances larvaires (radiale 6, entre 502 et 560 min/To). Lors du flot suivant, de plus fortes abondances des différents stades larvaires sont observées au niveau de la côte (radiale 7, entre 585 et 685 min/To) puis l'ensemble tend à s'homogénéiser avant l'étalement de flot. Lors du jusant du 21/08, le schéma d'évolution spatio-temporelle de l'abondance larvaire est comparable à celui du début de mission. Les larves, quel que soit leur stade, vont devenir très abondantes sur l'ensemble de la radiale avec le jusant, puis l'homogénéisation progressive du système qui débute avec la basse

(a) Surface



(b) Fond

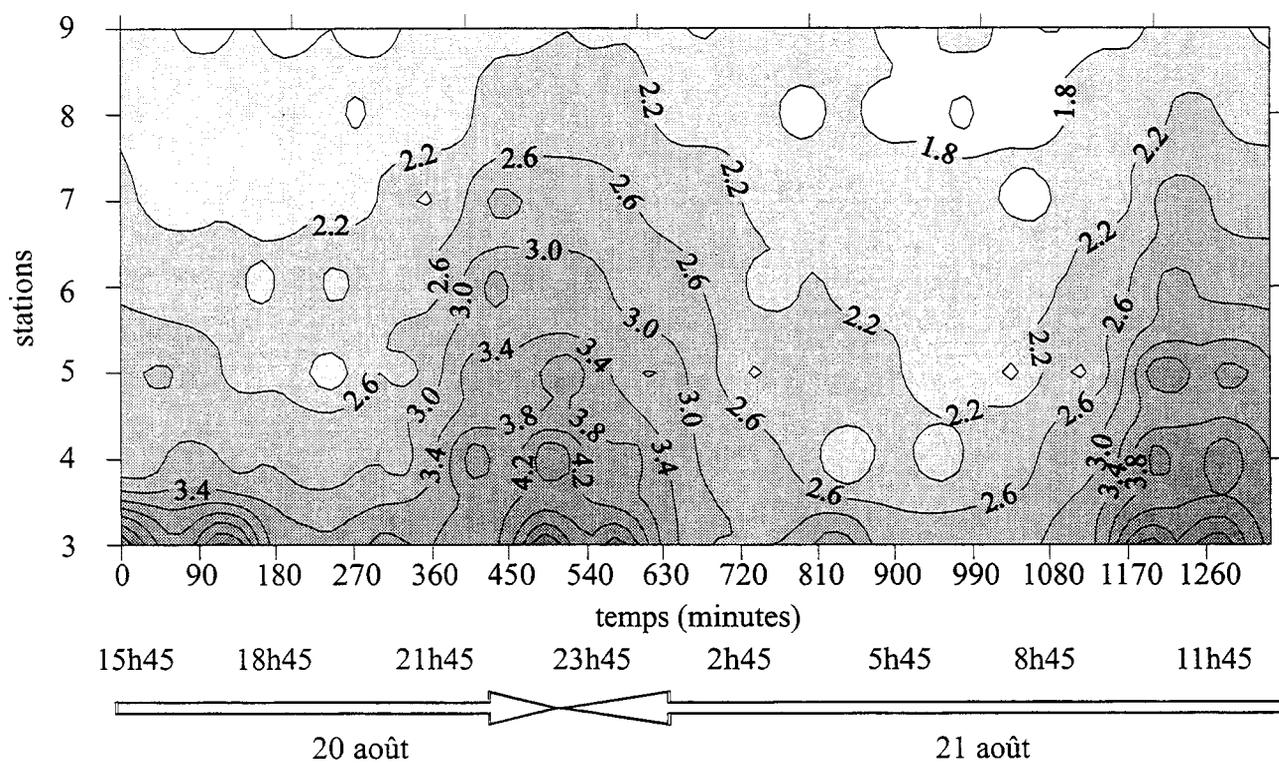


Figure 74 : Evolution spatio-temporelle de la concentration en chlorophylle a ($\mu\text{g.l}^{-1}$) en sub-surface et au fond lors de l'échantillonnage de la radiale BENGRI le 20 et le 21 août 1997.

mer entraîne une alimentation de la zone intermédiaire de la radiale en larves de différents stades. Quel que soit le moment de la marée, les plus fortes abondances d'ophioplutei, tous stades confondus, ne s'observent que rarement au-delà de la station 7.

VII.1.3.2.2. *Evolution de la biomasse phytoplanktonique*

Les valeurs extrêmes de chlorophylle *a* observées entre la côte et le large, toutes radiales confondues, lors de cette mission de la fin du mois d'août 97 sont 1,3 et 5,5 $\mu\text{g.l}^{-1}$ en surface et 1,3 et 5,9 $\mu\text{g.l}^{-1}$ au fond, marquant ainsi un gradient côte-large très important (Figure 74). Les différences de concentration entre la surface et le fond sont relativement peu importantes, sauf lors des épisodes de stratification des masses d'eau de début de jusant. En surface, les concentrations les plus importantes sont observées lors du jusant et la biomasse phytoplanktonique correspondante s'étend jusqu'à la station 6 le 20 août et jusqu'à la station 8 le 21 août. Lors des basses mers, l'homogénéisation de la colonne d'eau provoquent une diminution des concentrations de surface. Au fond, de tels mouvements transversaux sont également observés, mais l'amplitude et les concentrations apparaissent maximales autour des étales de jusant.

Des problèmes techniques ne nous ont pas permis de mesurer la fluorescence *in vivo*.

VII.1.3.2.3. *Cortège zooplanctonique des prélèvements*

Les échantillons sont dominés par les copépodes, avec majoritairement *Temora longicornis* et *Acartia clausi*. Leur abondance relative varie de 60 à 89 % selon les radiales. Les larves d'*Ophiothrix fragilis* (tous stades confondus) représentent de 0,5 à 20 % des échantillons. Les larves de Crustacés divers et les autres zooplanctontes (Annélides, Mollusques, juvéniles de Poissons, Tuniciers, Chaetognathes, Cnidaires) représentent, respectivement, de 0,8 à 2 % et de 6 à 18 % des échantillons.

VII.2. DISCUSSION

Les prélèvements réalisés à différentes périodes de l'année dans le cadre de l'étude de la distribution horizontale des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* dans le détroit du Pas de Calais confirment, dans un premier temps, l'étalement sur plusieurs mois de la présence des larves sur le site mis en évidence dans le chapitre V. Les échantillons du 24-25 juin 1997 contiennent très peu de larves. Le stade à 8 bras est représenté, suggérant ainsi une ponte dès le début du mois de juin. Le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997, seuls les stades à 6 et 8 bras sont échantillonnés, le stade à 6 bras étant dominant (40 à 100 % des ophioplutei). Les abondances varient de quelques dizaines à quelques centaines d'individus par mètre carré. Les 20 et 21 août 1997, l'ensemble des stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* est échantillonné avec des abondances s'échelonnant

entre quelques centaines et quelques milliers de larves âgées (6 et 8 bras) par mètre carré. Les fortes abondances larvaires sur le site et notamment la présence de stades à 8 bras à la fin du mois d'août confirment les observations démographiques de Davoult *et al.* (1990a) concluant à l'existence d'un recrutement principal de l'espèce fin août-début septembre.

A l'échelle du cycle de la marée, les structures hydrologiques se déplacent vers la côte pendant le montant et vers le large pendant le baissant, en conformité avec la disposition en ellipse de la rose des courants avec son petit axe perpendiculaire à la côte (Anonyme, 1968). Les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* sont observés tout au long de la radiale en abondance variable. La distribution des différents stades larvaires apparaît fortement corrélée à la structure hydrologique. Ainsi, en condition de marée moyenne (coefficients 61/62 - 64/67 le 30 juin et le 1^{er} juillet 1997), les larves à 6 bras sont plus abondantes dans les eaux côtières et sont transportées vers le large lors du jusant. Ce transport permet un apport important de larves (de 100 à 400 ind.m⁻²) vers les stations les plus au large (5 milles de la côte) dans des conditions de vent favorables : vent de secteur sud-est favorisant l'extension des masses d'eau côtière vers le large lors du jusant. Dans les conditions de vent de secteur sud-ouest (observations du 1^{er} juillet), vents les plus fréquemment observés sur le site, l'extension du nuage larvaire se limite aux stations intermédiaires (station 6 à environ 3,5 milles des côtes).

Les stades à 8 bras apparaissent plus abondants lors du flot suggérant une origine allochtone du nuage larvaire transporté par des eaux provenant de régions situées plus au sud. Cependant, la présence au large d'ophioplutei de stade à 8 bras en fin de flot le 30 juin peut suggérer un deuxième passage de masse d'eau projetée vers le large lors du jusant de la marée précédente comme cela a déjà été observée dans des conditions de morte-eau (coefficient 35/34) lors d'un suivi lagrangien de bouée dérivante (Chapitre I : Figure 8) et en période de vive-eau (coefficient 115) (Brylinski *et al.*, 1984) sous forme d'une dessalure de surface au niveau de station plus au large.

En condition de grande vive-eau (coefficients 113/113 et 112/109, les 20 et 21 août 1997), les mouvements transversaux des nuages larvaires sont également liés aux déplacements respectifs des masses d'eaux côtière et du large lors de l'alternance flot/jusant. Les ophioplutei des différents stades sont présents sur toute la radiale échantillonnée. Les abondances les plus importantes sont cependant observées entre la pleine mer et la basse mer pour les stades à 2, 4 et 6 bras, entre la basse mer et la pleine mer pour le stade à 8 bras. Dans ces conditions de fort courant, le vent de secteur sud-ouest n'agit pas à l'encontre du mouvement transversal des eaux lors du jusant, puisque le 21 août, les masses d'eaux transportant les stades 2 à 6 bras progressent jusqu'à la station 9 (5 milles de la côte). Dans ces conditions de marée, le vent n'apparaît pas comme déterminant dans le transport des larves à l'échelle du cycle flot/jusant. Cependant, à l'échelle de plusieurs jours, les vents de secteur nord-est s'exerçant du 18 au 20

août peuvent expliquer la moindre ampleur du mouvement transversal le 20 août par inversion ou annulation de la dérive résiduelle (Belgrano *et al.*, 1990 ; Salomon, 1991).

Le schéma de distribution des larves sur la radiale au large du cap Gris-Nez reste sensiblement le même dans les deux situations marégraphiques étudiées avec cependant des mouvements transversaux des masses d'eaux et des larves qu'elles contiennent plus importants en condition de vive-eau. Ces mouvements des masses d'eau sur le site apparaissent contradictoires avec les observations faites par Brylinski *et al.* (1984) et Brylinski & Lagadeuc (1990) sur des radiales au sud du cap Gris-Nez. En effet, selon ces auteurs, la stratification de la colonne d'eau maximale en condition de morte-eau induit des transferts côte-large plus intenses. En fait, au niveau du cap Gris-Nez, l'extension vers le large est tout d'abord favorisée par l'effet de cap. Cette projection des eaux lors du jusant est ensuite accentuée grâce à une particularité topographique : dans la baie de Wissant, une transition très brutale se fait entre des fonds de 5-10 m et des fonds de 20 m empêchant ainsi une homogénéisation progressive des masses d'eaux qui sortent de la baie avec les eaux du détroit. L'épaisseur (environ 10 mètres) de la couche d'eau plus chaude, moins salée et moins dense provenant de la baie lors des épisodes de stratification de jusant et se projetant plus au large confirme cette hypothèse. L'existence de cette particularité topographique explique ainsi pourquoi la masse d'eau est plus stratifiée en vive eau, ce qui est normalement une caractéristique des masses d'eau d'un système macrotidal sous influence estuarienne. Une telle analogie entre l'hydrodynamisme local et l'hydrodynamisme estuarien pour ce site a déjà été évoquée par Brylinski & Aelbrecht (1993).

La distribution des ophioplutei de différents stades semble favoriser une concentration à la côte alors que l'émission des larves se fait selon toute vraisemblance au niveau des plus fortes concentrations d'individus adultes, c'est à dire aux alentours de la station 6 (Davault, données non publiées). Les nuages larvaires semblent être constitués d'individus d'origine spatio-temporelle différente. En effet, si l'on considère la chronologie du développement larvaire proposée par McBride (1907) et le schéma de circulation selon lequel la dérive résiduelle engendre un mouvement des masses d'eau vers le nord, de la Manche vers la Mer du Nord, les différents stades ophioplutei observés sur le site ne peuvent pas provenir de la même ponte et/ou de la même population d'adultes. A un moment donné du transport de ces nuages larvaires, des phénomènes de mélange doivent intervenir et contribuer ainsi à la formation d'un nuage unique. Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées :

(1) Les larves émises par la population locale peuvent être maintenues sur le site seulement à l'échelle du cycle semi-diurne de la marée et passer plusieurs fois au dessus de la population d'adultes dans des conditions de vent favorables à une annulation ou à une réduction de la dérive résiduelle (vent de secteur nord-est). A l'échelle de la durée de vie larvaire, ces larves finiront par être perdues par la population locale dans la mesure où elles ne pourront atteindre la stade de compétence permettant leur sédentarisation. Le recrutement observé serait alors le

résultat d'un apport de larves provenant de sites situés plus au sud comme suggéré dans le chapitre V avec une importance considérable de la structure frontale dans le transport des populations larvaires. En considérant comme unique facteur de transport larvaire la dérive résiduelle comprise entre 1,6 et 3,3 km par jour (Lagadeuc & Brylinski, 1987), la présence de larves de stades à 2, 4, 6 et même de jeunes individus à 8 bras ($1,5 \leq$ durée de vie pélagique \leq 10 jours) est compatible avec une émission par la population locale étendue dans l'axe des courants sur environ 45 km (dont environ 30 km au sud du cap Gris-Nez). De plus, au cours du cycle semi-diurne de la marée le nuage de jeunes larves va pouvoir effectuer des passages multiples sur le site (cf. section I.2.2.). Cependant, ces larves seront perdues par la population locale par exportation vers le nord avant de débiter leur métamorphose et d'acquérir leur capacité de sédentarisation. Dans ce cas, seule une origine allochtone des larves permettrait d'expliquer le fort taux de recrutement observé dans le détroit. Cette hypothèse d'une origine allochtone a déjà été suggérée pour les Annélides polychètes, *Polydora ciliata* qui sédentarisent dans la région (Lagadeuc & Brylinski, 1987) et est confirmée par les simulations de Salomon (1990) à l'échelle de la Manche. Selon ces travaux, l'origine la plus probable serait le large du Pays de Caux, site reconnu pour présenter des populations d'ophiures (Davoult *et al.*, 1993). Lors de leur transport depuis ces sites, la dispersion vers le large des ophioplutei sera limitée par la présence de la structure frontale. Bien que sa structuration et son existence même soient dépendantes des conditions de flot/jusant et de morte-eau/vive-eau, cette structure fonctionne comme une barrière physique à la dispersion empêchant une trop grande dilution du nuage larvaire avant son arrivée sur le site du détroit du Pas de Calais. Le rôle de barrière d'une telle structure frontale a déjà été signalé par Shanks (1995) dans sa revue sur les mécanismes de dispersion des larves d'invertébrés et de poissons et par Pedrotti & Fenaux (1992) en Méditerranée occidentale, sur le transport des larves échinoplutei et ophioplutei des principales espèces d'Echinodermes. Au niveau du détroit du Pas de Calais, la structure frontale est également apparue comme un élément important dans la dynamique du transport de larves de poissons (Grioche & Koubbi, 1997 ; Grioche *et al.*, 1997) et sur le transfert de cellules phytoplanctoniques entre la côte et le large exerçant ainsi un contrôle sur la productivité (Brunet, 1994).

(2) Les ophioplutei émis par la population locale sont maintenus à proximité de leur site de sédentarisation par une combinaison de facteurs hydrologiques, physiques et biologiques. Les larves pourraient être piégées dans la baie de Wissant et lors d'une éventuelle projection du nuage larvaire vers le large, la population serait transportée dans un système giratoire. Prandle & Player (1993) ont en effet démontré l'existence de gyres au sud et au nord du cap Gris-Nez. Le gyre du sud a été caractérisé par un rayon de 20 km et par une période giratoire de 7 jours. Les ophioplutei pourraient alors être transportés 20 km au sud et 20 km au nord du site de la population d'adultes pendant 14 jours. Ce laps de temps permettrait aux larves les plus âgées d'acquérir leur compétence à la sédentarisation, mais ne permet pas d'expliquer un maintien des

larves pendant les 26 jours théoriques (McBride, 1907) entre leur naissance et leur sédentarisation. Une alternative consisterait à considérer cette durée de vie pélagique comme erronée. Bien que très exhaustive, cette étude du développement d'*Ophiothrix fragilis* par McBride repose sur un ensemble d'observations de larves issues de reproduction artificielle ou de prélèvements *in situ* dans des conditions environnementales différentes du point de vue de l'état de maturation des adultes, mais aussi du point de vue de la disponibilité de la nourriture pour les adultes comme pour les larves. De nombreux travaux ont démontré les possibilités de retard de la métamorphose et de la sédentarisation de la part de nombreux Echinodermes avec un rôle important de la disponibilité de nourriture sur ce processus (Strathmann, 1978 ; Olson & Olson, 1989 ; Peckenik, 1990 ; Fenaux *et al.*, 1994 ; Basch & Pearse, 1995). Par exemple, Paulay *et al.* (1985) montrent que la métamorphose de l'oursin *Dendraster excentricus* se produit 21 jours après fécondation en présence d'une ration alimentaire enrichie, après 27 jours avec une ration non altérée et après 47 jours avec une ration réduite. De même, les juvéniles de l'étoile de mer *Luidia foliolata* apparaissent 85 jours après la fécondation en présence de fortes rations alimentaires alors qu'ils n'apparaissent qu'après 167 jours avec de faibles rations alimentaires (George, 1994). Certains de ces travaux permettent également de conclure quant à une variabilité interindividuelle au cours d'une même étude ou à des différences liées à l'expérimentateur. George (1995) a mis en évidence que les caractéristiques de l'environnement des femelles d'oursins en terme de quantité et de qualité de nourriture pouvaient avoir un rôle sur la qualité des oeufs et des larves. La chronologie de McBride (1907) considère l'apparition du stade à 8 bras entre le 7^{ème} et le 10^{ème} jour après la fécondation (il conclut alors que cet intervalle est lié à des différences dans la disponibilité de la nourriture) puis une initiation de la métamorphose vers le 16^{ème} jour et une métamorphose complète le 26^{ème} jour. Compte tenu des résultats des études susnommées, une réduction de la période entre l'apparition du stade à 8 bras et la fin de la métamorphose apparaît envisageable, si l'on considère que les adultes matures d'une part et les ophioplutei des observations de McBride d'autre part, ne se trouvaient pas dans des conditions optimales de développement gonadique ou de développement larvaire, respectivement.

Sans confirmation à propos de la chronologie du développement des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* par des expérimentations en laboratoire sous conditions contrôlées de nutrition, aucune de ces deux hypothèses ne peut être rejetée. Une alternative à l'obtention de larves (avant d'en maîtriser l'élevage) consisterait en l'utilisation d'un modèle numérique de circulation des masses d'eau dont la partie biologie serait assez développée pour "contrôler" la durée de vie pélagique.

CHAPITRE VIII

MODELISATION DU TRANSPORT LARVAIRE *D'OPHIOTHRIX FRAGILIS* EN MANCHE ET CONSEQUENCES SUR LE RECRUTEMENT

CHAPITRE VIII

MODELISATION DU TRANSPORT LARVAIRE D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS* EN MANCHE ET CONSEQUENCES SUR LE RECRUTEMENT

INTRODUCTION

L'état des connaissances sur l'hydrodynamique des zones côtières permet de connaître le mouvement des eaux à des échelles de temps et d'espace comparables aux échelles biologiques. Après les études de terrains indispensables à la mise en évidence des processus majeurs régulant la phase larvaire pélagique de nombreux organismes, l'utilisation de modèles physiques se généralise afin de quantifier l'importance relative des principaux processus hydrodynamiques impliqués et, en y intégrant un volet biologique, d'obtenir des schémas de distribution de larves pour une gamme de conditions géographiques, hydrodynamiques et météorologiques qui, faute de temps et de moyens, ne pourraient être abordées par une approche *in situ* (Hill, 1994 ; Tremblay *et al.*, 1994 ; Garvine *et al.*, 1997).

Les simulations ont été réalisées en collaboration avec E. Thiébaud et C. Ellien du Laboratoire d'Océanologie Biologique de l'Université Paris VI. Le modèle employé est le modèle bidimensionnel lagrangien de circulation des eaux élaboré dans le cadre du programme MAST Européen FLUXMANCHE I (Salomon & Breton, 1991 et 1993). Ce modèle, d'abord conçu pour l'étude de l'hydrodynamisme de la Manche (Salomon *et al.*, 1993), a ensuite été appliqué au suivi de la dissémination de substances dissoutes ou particulières et de micro-organismes (Guéguéniat *et al.*, 1995 ; Breton & Salomon, 1995). Bien que la densité des larves planctoniques, conditionnant leur flottabilité, est généralement supérieure à celle du milieu environnant et, qu'elles disposent d'adaptations morphologiques au milieu visqueux qui les différencient fondamentalement des particules inertes (Lefèvre, 1990), Ellien (1997) et Ellien *et al.* (sous presse) ont mis en évidence la validité de l'utilisation d'un tel modèle dans le cadre de l'étude du transport des larves de l'Annélide polychètes *Pectinaria koreni*.

En complément des études *in situ* sur la phase larvaire d'*Ophiothrix fragilis*, l'utilisation de ce modèle à l'échelle de la Manche va permettre de confirmer ou d'infirmer certaines hypothèses avancées dans les chapitres précédents. Les objectifs d'une telle procédure sont de :

- caractériser les échelles spatiales auxquelles se réalise la dissémination des larves pour différentes populations de la Manche et mettre en évidence des structures de rétention ou au contraire de dispersion / advection.

- quantifier les pertes engendrées au cours de la phase larvaire par transport vers des fonds non favorables à la sédentarisation.

- définir l'influence des régimes de vent sur les schémas de transport larvaire.

- estimer le flux de larves entre des populations géographiquement éloignées.

La finalité de l'utilisation d'un tel modèle est de comprendre le recrutement de l'espèce et la dynamique de la population dans un système soumis à un régime mégatidal.

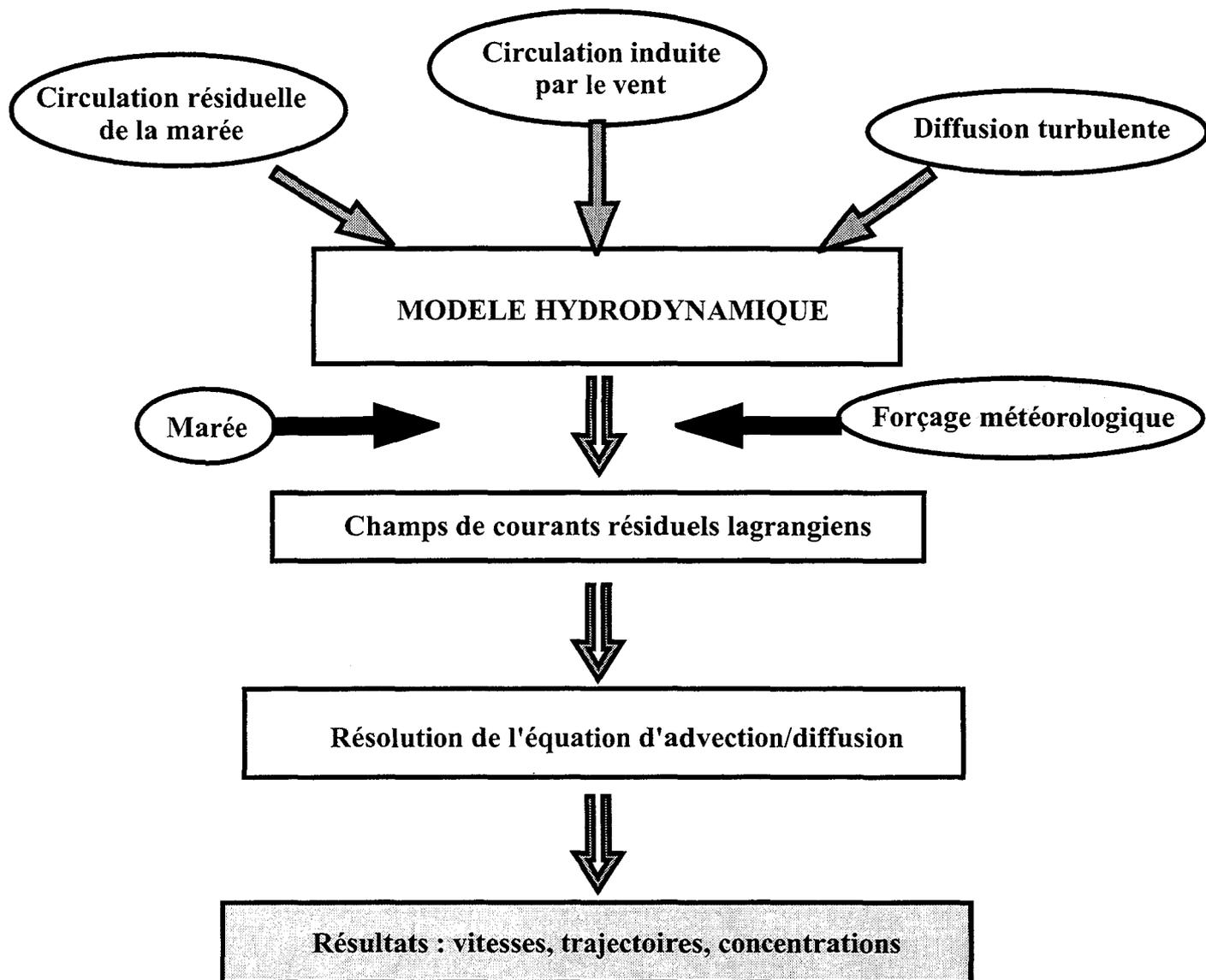


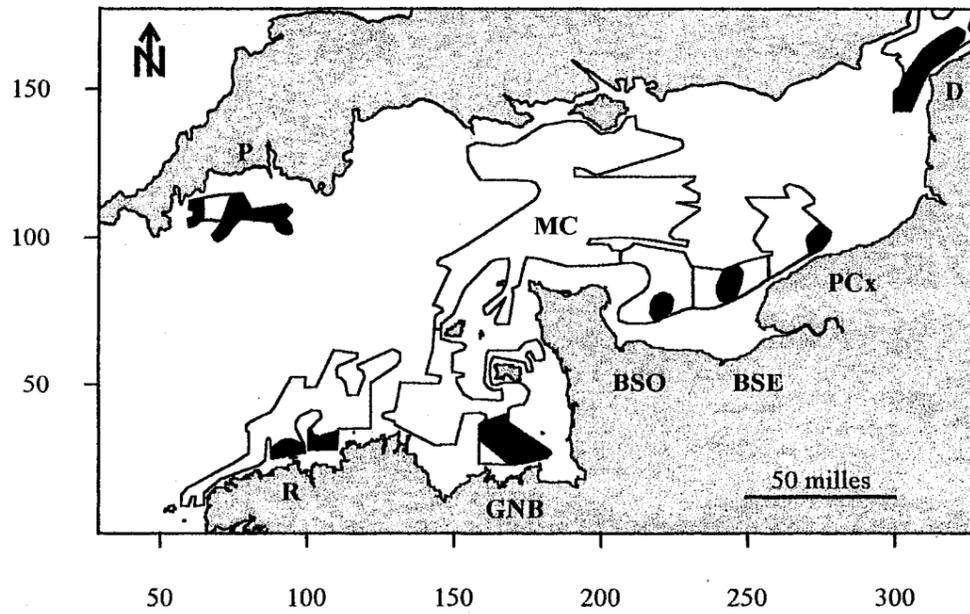
Figure 75 : Schéma conceptuel du modèle lagrangien 2D de circulation des masses d'eau en Manche (d'après Breton & Salomon, 1995).

VIII.1. MATÉRIELS ET MÉTHODES

VIII.1.1. Le modèle numérique

La méthodologie développée dans cette partie est une synthèse des travaux de Salomon et collaborateurs (Salomon, 1990 ; Salomon, 1991 ; Salomon & Breton, 1991 ; Salomon *et al.*, 1991 ; Salomon & Breton, 1993 ; Breton & Salomon, 1995 ; Salomon *et al.*, 1996)

Les conditions hydrodynamiques générales en Manche et l'importance donnée aux échelles de temps supérieures à celles caractéristiques du mélange vertical permettent l'utilisation d'un modèle 2D. La figure 75 présente le schéma conceptuel de ce modèle. La première étape consiste à estimer les courants de marée instantanés en résolvant l'équation de Navier & Stokes intégrée sur la verticale (équations de Saint Venant). La méthode numérique utilisée est du type A.D.I. (Alternate Direction Implicit). Elle prend en compte les bancs découvrants et fonctionne à partir des conditions aux limites de niveau (détails de la méthode A.D.I. dans Peaceman & Rachford, 1955 ; Leendertsee, 1970). Pour une meilleure précision et afin de pouvoir utiliser le modèle dans l'étude d'autres mécanismes que la marée, la méthode des modèles emboîtés a été utilisée : le modèle de la Manche est inséré dans un modèle plus vaste qui s'étend au-delà du plateau continental. Ce premier modèle est limité aux méridiens 12° W et 12,5° E et aux parallèles 47° N et 63° N. Sa résolution spatiale est effectuée sur une maille de 10 km. Le modèle de la Manche a pour limites géographiques 48°48' N et 51°20' N, 6°28' W et 3° E, ce qui représente une emprise de 367 x 184 mailles de 1 mille carré chacune. Cette taille a été choisie pour permettre une construction précise de la trajectoire des particules au cours d'un cycle de marée et d'accéder au mouvement résiduel lagrangien. Dans un système de courants oscillants, lorsque les gradients de vitesse sont importants, les déplacements résiduels ne peuvent s'apprécier par l'intégrale des vitesses au point fixe (résiduelle d'Euler), ni même en ajoutant une correction du premier ordre, la dérive de Stokes : il faut en outre introduire la dérive de Lagrange et pour cela tenir compte de la trajectoire réelle des particules d'eau à l'intérieur du cycle de marée. Les mouvements résiduels obtenus sont alors fonction de l'instant de départ, comme dans la nature. Cela crée une difficulté résolue par la méthode des coordonnées barycentriques en substituant aux deux paramètres : instant et lieu de départ, le seul paramètre : position du centre de gravité de la trajectoire de marée. Pour une marée donnée, un seul champ de vitesses dites résiduelles lagrangiennes exprimées par rapport au barycentre des trajectoires est alors déduit. Ces vitesses résiduelles lagrangiennes permettront un calcul direct, sur une grande durée, du déplacement et du mélange de substances dissoutes ou particulières en utilisant l'expression usuelle de l'équation d'advection/diffusion.



□ Zones sédimentaires favorables à la sédentarisation des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*.

■ Zones d'émission des ophioplutei.

P : Plymouth GNB : Golfe Normanno-Breton PCx : Pays de Caux
 R : Roscoff BSO : Baie de Seine occidentale D : Détroit du Pas de Calais
 BSE : Baie de Seine orientale

(Synthèse des travaux de Holme, 1966 ; Cabioch, 1968 ; Retière, 1979 ;
 Larsonneur *et al.*, 1982 ; Holme, 1984 ; Gentil & Cabioch, 1997 ; Cabioch & Glaçon, inédit).

Figure 76 : Localisation des sites d'injection larvaire et des sédiments favorables à la sédentarisation des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* en Manche.

VIII.1.2. Les paramètres de simulations

La localisation des différentes populations d'*Ophiothrix fragilis* à l'échelle de la Manche (Figure 76) a été déterminée grâce à la synthèse de différents travaux portant sur les populations benthiques de la Manche (Holme, 1966 ; Cabioch, 1968 ; Retière, 1979 ; Cabioch & Glaçon, 1975 et 1977 ; Larssonneur *et al.*, 1982 ; Holme, 1984 ; Gentil & Cabioch, 1997 ; Sanvicente-Anorve, 1995). Les résultats de ces études ont été comparés dans le temps et dans l'espace afin de déterminer avec la plus grande précision la localisation des populations les plus importantes du point de vue de la densité des individus, mais aussi du point de vue de la pérennité des populations. D'après ces résultats et en considérant les paramètres essentiels dans la compréhension de la dispersion larvaire en Manche (éloignement à la côte, présence ou non de structure de rétention ou de dispersion, densité des géniteurs), 7 sites sources ont été retenus (Tableau 10).

Tableau 10 : Présentation générale des 7 sites sources retenus pour les simulations.

Site :	Localisation :	Profondeur :	Caractéristique hypothétique de la zone :
Détroit du Pas de Calais	côte	30-40 m	forte dispersion potentielle
Pays de Caux	côte	20-30 m	dispersion assez importante
Partie est de la Baie de Seine	large	30-40 m	dispersion assez importante
Partie ouest de la Baie de Seine	large	30-40 m	rétention partielle (gyre de Barfleur)
Golfe Normanno-Breton	côte	30-40 m	rétention forte
Roscoff	côte	80 m	forte dispersion potentielle
Plymouth	côte	70 m	dispersion assez importante

Le tableau 11 présente les paramètres biologiques utilisés lors des simulations. Lorsque les données quantitatives concernant les densités de populations n'étaient pas disponibles, celles-ci ont été estimées à partir de données qualitatives (nombre d'individus issus d'un dragage ramené au volume de prélèvement) et à partir de photographies (références citées précédemment). Les résultats des études de la dynamique de la population d'ophiures du détroit du Pas de Calais (Davoult, 1989 ; Davoult *et al.*, 1990a ; Davoult *et al.*, 1990b) ont été généralisés à toutes les populations :

- le sex-ratio est non significativement différent de 1.
- les ovaires matures contiennent approximativement 190000 ovocytes.
- la structure de la population au moment de la ponte et la taille des individus susceptibles de se développer sexuellement (Smith, 1940) sont tels que 90 % des femelles de la population sont susceptibles de pondre. Un ovocyte sera considéré comme pouvant aboutir à la formation

d'une larve. Ainsi, le nombre d'oeufs et donc de larves émis par unité de surface peut être calculé selon l'équation :

$$\Omega = 0,9 \times N \times 0,5 \times F$$

avec Ω , le nombre d'oeufs émis par unité de surface ; N, la densité d'individus (ind.m⁻²) et F, la fécondité potentielle moyenne d'une femelle.

Tableau 11 : Caractéristiques des populations sources en terme de densité, de nombre de femelles susceptibles de pondre et de concentration larvaire initiale suite à la ponte.

Sites :	Densité (ind.m ⁻²) :	Femelles susceptibles	Concentrations larvaires
		de pondre (ind.m ⁻²) :	initiales (ind.m ⁻²) :
Détroit du Pas de Calais	1500	675	128,25.10 ⁶
Pays de Caux	1000	450	85,5.10 ⁶
Partie est de la Baie de Seine	4000	1800	342.10 ⁶
Partie ouest de la Baie de Seine	1000	450	85,5.10 ⁶
Golfe Normanno-Breton	500	225	42,75.10 ⁶
Roscoff	500	225	42,75.10 ⁶
Plymouth	500	225	42,75.10 ⁶

La durée de vie larvaire de 26 jours (McBride, 1907) est prise comme référence pour le temps de simulation. D'autres simulations seront ensuite réalisées en majorant ou en minorant cette durée de vie larvaire de 20 %, c'est à dire 5 jours.

Un taux de mortalité arbitraire et constant a été affecté aux ophioplutei. Les travaux de Rumrill (1990) reportent des valeurs de taux de mortalité comprises entre 0,018 et 0,266 j⁻¹ pour différentes espèces méroplanctoniques. Celui des ophioplutei a été fixé à 0,06 j⁻¹ (mortalité de 79 % au cours de la phase larvaire de 26 jours).

Les paramètres de vent du modèle physique ont été choisis en conformité avec les vecteurs de vents les plus couramment relevés au sémaphore de Boulogne sur Mer. Les vents de secteurs sud-ouest et nord-est sont les plus importants qualitativement et quantitativement, dans la mesure où ceux de secteur sud-ouest favorisent la dérive des masses d'eau selon l'axe Manche - Mer du Nord, alors que les vents de nord-est (prévalants en conditions anticycloniques estivales) peuvent limiter ou inverser la dérive résiduelle (Belgrano *et al.*, 1990). Les

simulations ont été réalisées dans ces deux conditions de vents pour une vitesse de 6 m.s^{-1} (jolie brise de degré 4 sur l'échelle Beaufort).

Les simulations ont été effectuées en conditions de marée moyenne (coefficient 70).

Les résultats sont présentés sous forme de cartes de distribution de densités larvaires (ind.m^{-3}). Une telle représentation permet la visualisation des caractéristiques du panache larvaire à la fin de la phase dispersive (axes majeurs de dispersion, extension maximale, zones de fortes concentrations).

Afin de quantifier les pertes, la proportion de larves se sédentarisant sur un substrat favorable au développement des jeunes recrues peut être estimée. Ces zones favorables sont les cailloutis des zones de fort hydrodynamisme déterminées à partir de la carte de localisation des sédiments en Manche de Larssonneur *et al.* (1982). Cette carte est transformée en une matrice 0/1, 0 pour les mailles du modèle où la sédentarisation n'est pas favorable, 1 pour celles où les larves sédentariseront et se développeront en juvéniles. Le nombre de larves se déposant sur un substrat propice à leur survie correspond ainsi au nombre de larves se fixant sur chaque maille du modèle multiplié par 0 ou par 1. Les densités larvaires supérieures ou égales à 1 ind.m^{-2} à la fin de la phase dispersive ont été reportées pour chaque site et pour chaque situation de simulation.

VIII.2. RESULTATS

VIII.2.1. Simulations de la dispersion larvaire sur 26 jours et influence du secteur de vent dominant

VIII.2.1.1. Plymouth

En l'absence de vent, la cohorte larvaire émise au large de Plymouth est transportée à l'ouest (limite du modèle) et à l'est de la population émettrice telle que l'isoligne du panache larvaire représentant $0,01 \text{ ind.m}^{-3}$ se situe à une distance d'environ 60 milles de la zone d'émission (Figure 77). La diffusion vers le large entraîne la cohorte larvaire à environ 45 milles de la zone d'émission. Les plus fortes densités larvaires ($> 10000 \text{ ind.m}^{-3}$) sont observées le long des côtes à l'ouest de la zone d'émission et 5,2 % de la cohorte larvaire est retenue sur la zone favorable à la sédentarisation (Figure 78). Les pertes par advection/diffusion représentent 15,8 % du stock initial de larves (Tableau 12). La population d'*Ophiothrix fragilis* de Plymouth reste isolée du reste de la Manche. Aucune densité larvaire supérieure à 1 ind.m^{-2} n'est observée au niveau des autres zones favorables à la sédentarisation (Tableau 13).

Un vent de secteur sud-ouest soufflant en continu pendant 26 jours atténue le transport vers l'ouest, accentue le transport vers l'est et limite de 5 milles la diffusion vers le large. Les

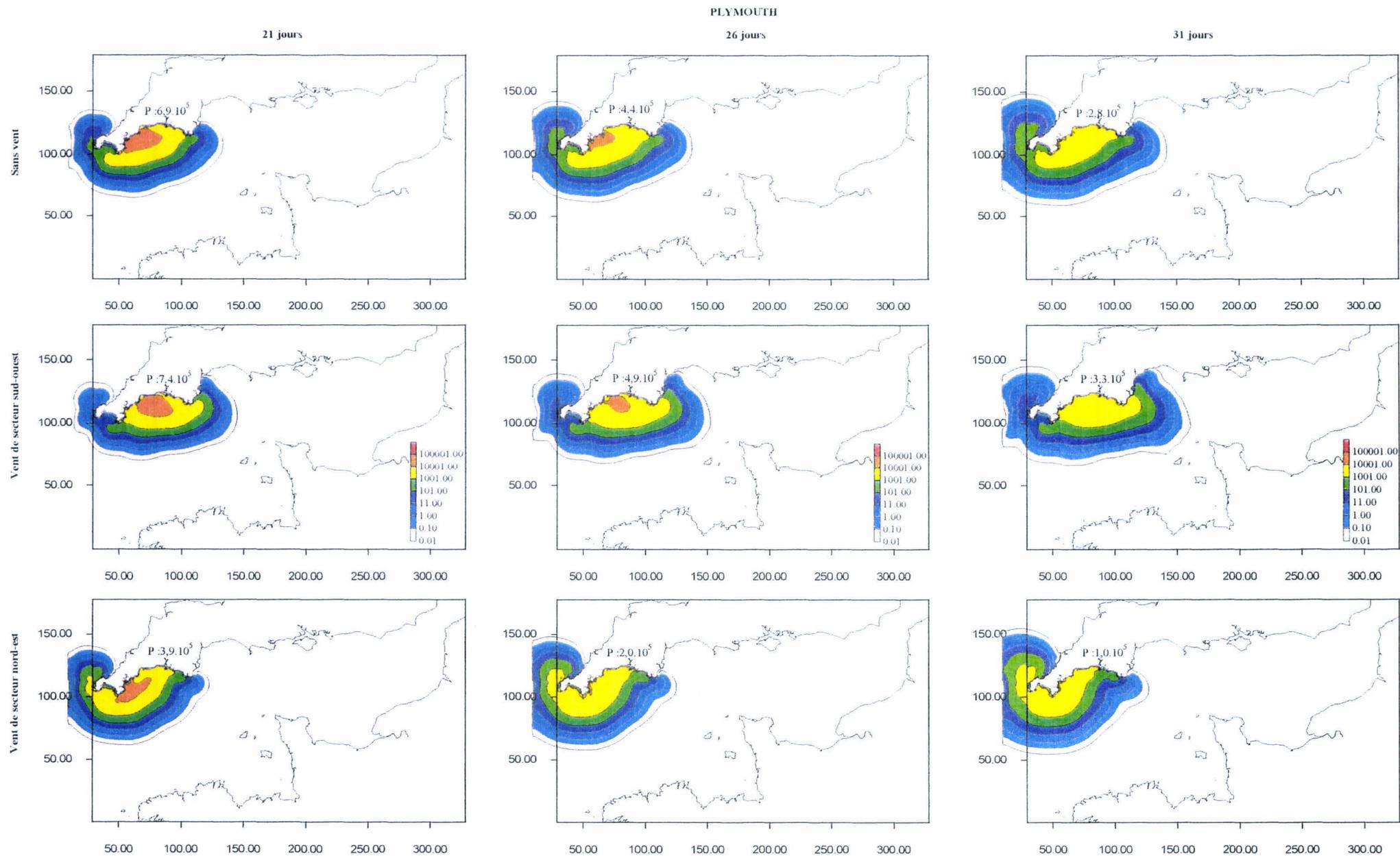


Figure 77 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m⁻³) émis au large de Plymouth en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s⁻¹) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures à 1 ind.m⁻² sont indiquées sur les sites favorables.

plus fortes densités de larves sont ainsi plus proches des zones favorables à la sédentarisation, ce qui explique une légère augmentation du pourcentage de rétention (5,8 %) (Figure 78). Les pertes par advection/diffusion sont peu modifiées (15,2 %) (Tableau 12).

Des conditions de vent de secteur nord-est favorisent un transport vers l'ouest avec pour conséquence une perte de larves par advection/diffusion de 18,7 % par rapport au stock initial. Le pourcentage de rétention diminue fortement (2,3 %) (Tableau 12).

Dans ces deux conditions de vent, la population de Plymouth ne permet pas une alimentation significative en larves susceptibles de sédentariser au niveau des autres populations de la Manche (Tableaux 14 & 15).

Tableau 12 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire au large de Plymouth.

Lieu d'émission (Stock initial de larves)	Durée de vie larvaire (jours)	Vent	A	B	C	D
Plymouth (No = 7,04.10 ¹⁵)	21	0	8,0	71	21,0	27,7
		SO, 6 m.s ⁻¹	8,7	71	20,3	30,0
		NE, 6 m.s ⁻¹	4,6	71	24,4	15,8
	26	0	5,2	79	15,8	24,6
		SO, 6 m.s ⁻¹	5,8	79	15,2	27,5
		NE, 6 m.s ⁻¹	2,3	79	18,7	11,1
	31	0	3,3	85	11,7	22,2
		SO, 6 m.s ⁻¹	3,8	85	11,2	25,7
		NE, 6 m.s ⁻¹	1,2	85	13,8	7,8

VIII.1.1.2. Roscoff

Le schéma de dispersion sans vent est relativement isotropique (Figure 79). Les courants résiduels induisent un transport vers l'ouest et vers l'est alors que les processus diffusifs sont responsables de l'expansion du nuage vers le large. Le transport de la cohorte larvaire se fait sur environ 60 milles vers le nord (isoligne du panache larvaire représentant 0,01 ind.m⁻³), vers l'ouest et vers l'est à partir de la zone d'émission. La rétention des larves au bout de 26 jours de vie pélagique est très importante (11,9 %) (Figure 78) sous l'effet de pertes par advection/diffusion relativement faibles (9 %) (Tableau 16).

Tableau 13 : Modélisation du transport larvaire d'*Ophiothrix fragilis* en Manche : possibilités de rétention des ophioplutei au niveau des zones d'émission et possibilités de colonisation de sites favorables en conditions de vent nul en fonction de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours).

216

zone de sédentarisation :

Sans vent		zone de sédentarisation :							
		Plymouth	Roscoff	Golfe Normanno-Breton	Manche centrale	Baie de Seine occidentale	Baie de Seine orientale	Pays de Caux	Détroit du Pas de Calais
zone d'émission : Plymouth	21 jours	+++	--	--	--			0	0
	26 jours	+++	--	--	--			0	0
	31 jours	+++	--	--	--			0	0
Roscoff	21 jours	--	+++	+++	--			0	0
	26 jours	--	+++	+++	--				0
	31 jours	--	+++	+++	-	--			0
Golfe Normanno-Breton	21 jours		+	+++	+++	--			0
	26 jours		++	+++	+++	+	--		0
	31 jours		++	+++	+++	+	--		0
Baie de Seine occidentale	21 jours			--	+++	+++	++	--	0
	26 jours		--	--	+++	+++	++	--	0
	31 jours		--	--	+++	+++	++	--	
Baie de Seine orientale	21 jours				++	+++	+++	+++	0
	26 jours				++	+++	+++	+++	
	31 jours			--	+++	+++	+++	+++	
Pays de Caux	21 jours	0			--	--	+++	+++	--
	26 jours	0			--	--	+++	+++	--
	31 jours	0			--	-	+++	+++	--
Détroit du Pas de Calais	21 jours	0	0	0				--	+++
	26 jours	0	0	0				--	+++
	31 jours	0	0					--	+++

Aucune sédentarisation possible : 0

Nombre de larve < 1 sur l'ensemble du site de sédentarisation : Aucune marque

Nombre de larves.m² : N : N < 1 : -- (et nombre de larves > 1 sur l'ensemble du site de sédentarisation).

1 < N < 10 : -

10 < N < 100 : +

100 < N < 1000 : ++

N > 1000 : +++

Tableau 14 : Modélisation du transport larvaire d'*Ophiothrix fragilis* en Manche : possibilités de rétention des ophioplutei au niveau des zones d'émission et possibilités de colonisation de sites favorables en conditions de vent dominant de secteur sud-ouest en fonction de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours).

217

zone de sédentarisation :

Vent de secteur sud-ouest vitesse 6 m.s ⁻¹	zone d'émission :	zone de sédentarisation :								
		Plymouth	Roscoff	Golfe Normanno-Breton	Manche centrale	Baie de Seine occidentale	Baie de Seine orientale	Détroit du Pays de Caux Pas de Calais		
	Plymouth	21 jours	+++	--	--	--		0	0	
		26 jours	+++	--	--	--			0	
		31 jours	+++	--	--	--			0	
	Roscoff	21 jours	--	+++	+++	--			0	
		26 jours	--	+++	+++	--	--		0	
		31 jours	--	+++	+++	-	--		0	
	Golfe Normanno-Breton	21 jours		+	+++	+++	-		0	
		26 jours		++	+++	+++	++	--	0	
		31 jours		++	+++	+++	++	--		
	Baie de Seine occidentale	21 jours			--	+++	+++	+++	--	
		26 jours			--	+++	+++	+++	--	
		31 jours			--	+++	+++	+++	-	
	Baie de Seine orientale	21 jours				+	+++	+++	+++	0
		26 jours				+	+++	+++	+++	0
		31 jours				+	+++	+++	+++	--
	Pays de Caux	21 jours	0	0	0		--	-	+++	-
		26 jours	0	0		--	--	+	+++	+
		31 jours	0			--	--	+	+++	+++
	Détroit du Pas de Calais	21 jours	0	0	0		0			+++
		26 jours	0	0	0	0	0			+++
		31 jours	0	0	0					+++

Aucune sédentarisation possible : 0

Nombre de larve < 1 sur l'ensemble du site de sédentarisation : Aucune marque

Nombre de larves.m⁻² : N : N < 1 : -- (et nombre de larves > 1 sur l'ensemble du site de sédentarisation).

1 < N < 10 : -

10 < N < 100 : +

100 < N < 1000 : ++

N > 1000 : +++

Tableau 15 : Modélisation du transport larvaire d'*Ophiothrix fragilis* en Manche : possibilités de rétention des ophioplutei au niveau des zones d'émission et possibilités de colonisation de sites favorables en conditions de vent dominant de secteur nord-est en fonction de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours).

zone de sédentarisation :

Vent de secteur nord-est vitesse 6 m.s ⁻¹	zone d'émission :	zone de sédentarisation :							
		Plymouth	Roscoff	Golfe Normanno-Breton	Manche centrale	Baie de Seine occidentale	Baie de Seine orientale	Pays de Caux	Détroit du Pas de Calais
	21 jours	+++	--					0	0
	26 jours	+++	--	--	--			0	0
	31 jours	+++	--	--	--			0	0
	21 jours	--	+++	++	--			0	0
	26 jours	--	+++	++	--				0
	31 jours	--	+++	++	--	--			0
	21 jours		++	+++	+++	--			0
	26 jours		++	+++	+++	--			0
	31 jours		+++	+++	+++	-			0
	21 jours		--	--	+++	+++	-	--	0
	26 jours		--	-	+++	+++	-	--	0
	31 jours		--	+	+++	+++	+	--	
	21 jours				+++	+++	+++	--	0
	26 jours				+++	+++	+++	-	
	31 jours				+++	+++	+++	-	
	21 jours	0			--	+	+++	+++	
	26 jours	0			--	++	+++	+++	
	31 jours	0			-	+++	+++	+++	
	21 jours	0	0	0				--	+++
	26 jours	0	0	0	--		--	+	+++
	31 jours	0	0		--		--	++	+++

Aucune sédentarisation possible : 0

Nombre de larve < 1 sur l'ensemble du site de sédentarisation : Aucune marque

Nombre de larves.m⁻² : N : N < 1 : -- (et nombre de larves > 1 sur l'ensemble du site de sédentarisation).

1 < N < 10 : -

10 < N < 100 : +

100 < N < 1000 : ++

N > 1000 : +++

Tableau 16 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire au large de Roscoff.

Lieu d'émission (Stock initial de larves)	Durée de vie larvaire (jours)	Vent				D
			A	B	C	
Roscoff (No = 9,42.10 ¹⁵)	21	0	17,9	71	11,1	61,7
		SO, 6 m.s ⁻¹	17,8	71	11,2	61,4
		NE, 6 m.s ⁻¹	17,7	71	11,3	61,2
	26	0	12,0	79	9,0	56,9
		SO, 6 m.s ⁻¹	11,6	79	9,4	55,5
		NE, 6 m.s ⁻¹	12,0	79	9,0	57,2
	31	0	7,9	85	7,1	52,7
		SO, 6 m.s ⁻¹	7,6	85	7,4	50,4
		NE, 6 m.s ⁻¹	8,0	85	7,0	53,4

Les larves pourront également atteindre le golfe Normanno-Breton (1719 ind.m²) et dans une moindre mesure, la Manche centrale (0,2 ind.m²) (Tableau 13).

Les courants induits par le vent ont peu d'effet sur le schéma de dispersion. Les pertes par advection/diffusion sont relativement stables quelles soient les conditions de vent (9,0 à 9,4 % pour une durée de vie larvaire de 26 jours) (Tableau 16). En condition de vent de secteur SO comme en condition de NE, le schéma de dispersion présente un allongement supplémentaire < 1 mille nautique selon son axe ouest-est. Le noyau de plus forte densité larvaire est maintenu à proximité de l'aire des adultes d'où un taux de rétention à la fin de la phase dispersive qui varie peu (11,6 à 12,0 %) (Figure 78). La colonisation du golfe Normanno-Breton et de la Manche centrale est favorisée en condition de vent de SO (2184 et 0,6 ind.m², respectivement) et est défavorisée en condition de vent de NE (557 et 0,02 ind.m², respectivement). Une faible probabilité de sédentarisation en Baie de Seine occidentale apparaît en condition de vent de SO dominant (Tableaux 14 & 15). Globalement, un peu plus de la moitié des ophioplutei qui survivent à la mortalité naturelle vont sédentariser au niveau de sites favorables (Tableau 16).

VIII.1.1.3. Le golfe Normanno-Breton

En l'absence de vent, la cohorte larvaire est transportée préférentiellement vers la Manche centrale sur environ 92 milles et vers l'ouest sur 2,7 milles (isoligne 0,01 ind.m³ du panache larvaire) et vers la Baie de Seine lorsque le panache larvaire atteint les eaux sous influence de la dérive générale en Manche (Figure 80). Le pourcentage de rétention sur le site est de 6,8 % au bout de 26 jours de dispersion (Figure 78). La colonisation de la Manche centrale est très

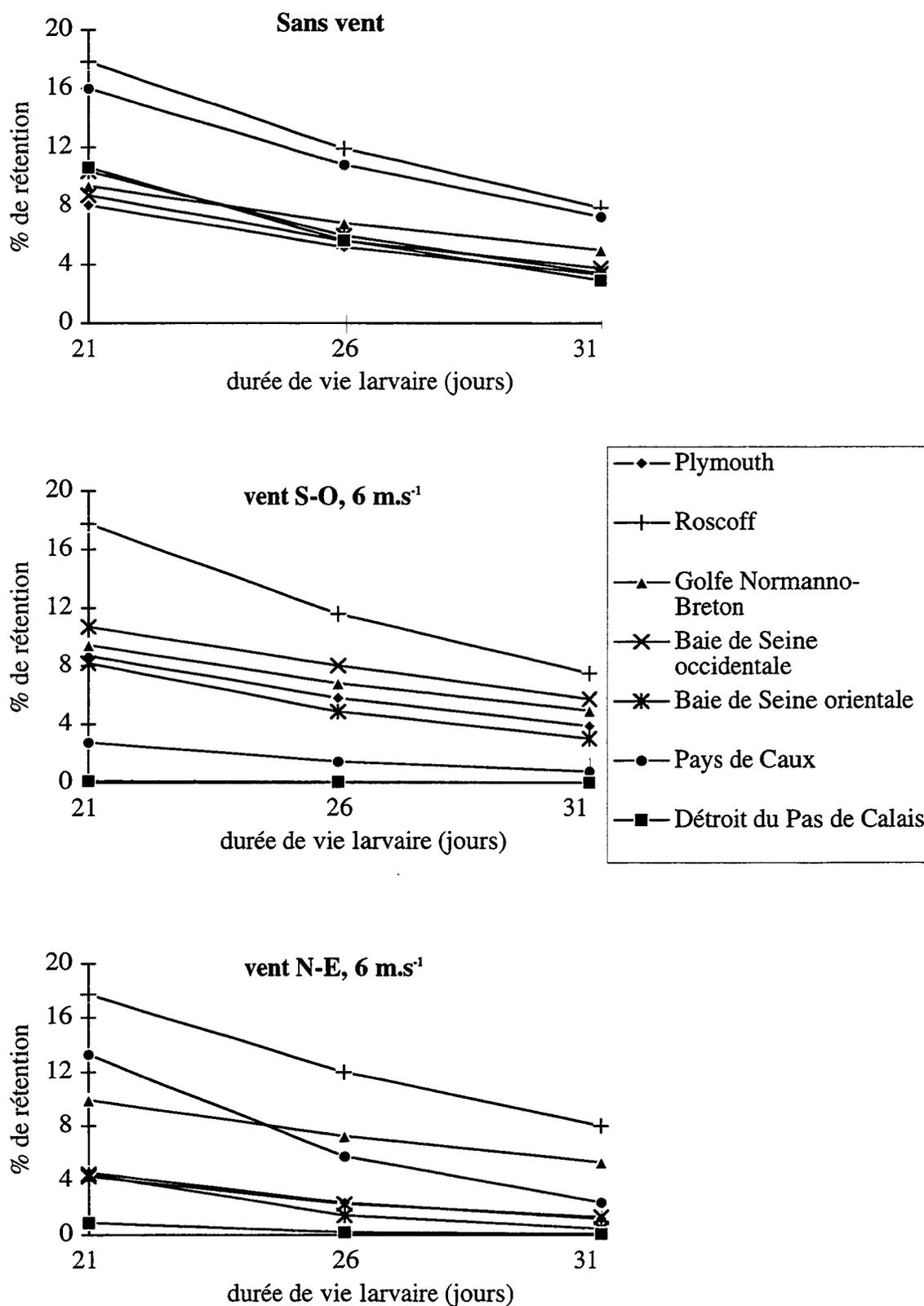


Figure 78 : Pourcentage de rétention des ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* en fonction de la durée de vie larvaire (jours) et sous différentes conditions de vent.

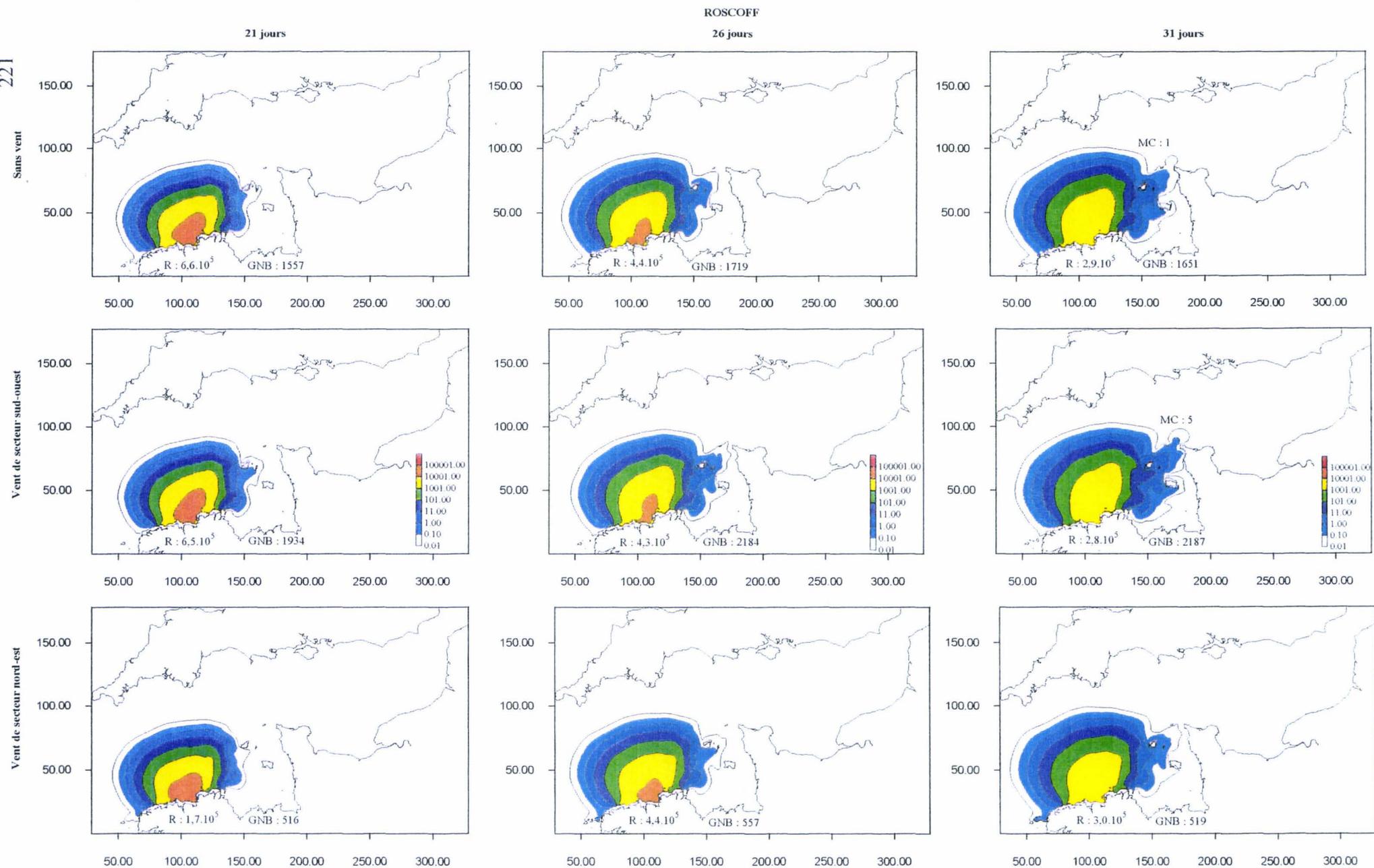


Figure 79 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m^{-3}) émis au large de Roscoff en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s^{-1}) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures à 1 ind.m^{-2} sont indiquées sur les sites favorables.

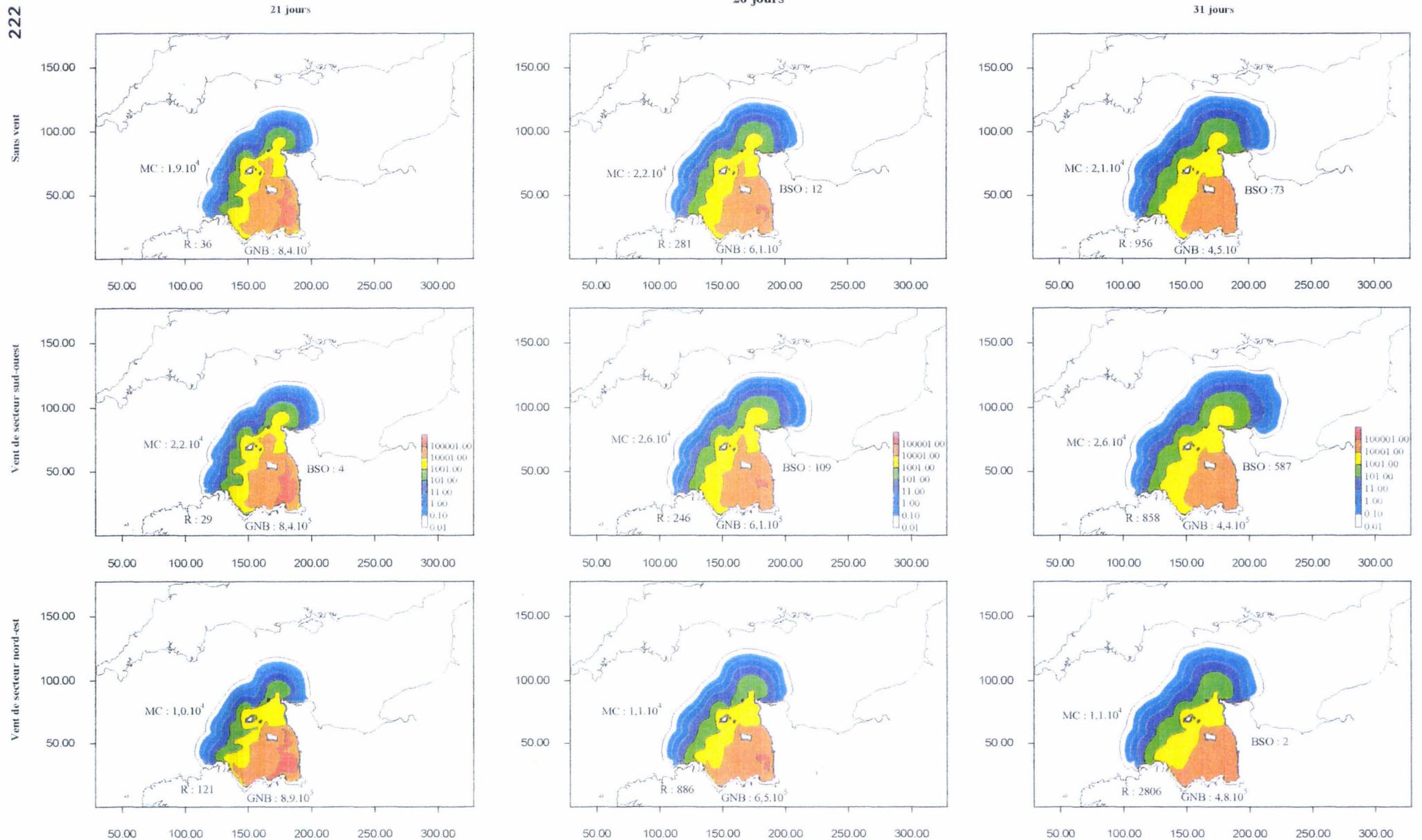


Figure 80 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m⁻³) émis dans le golfe Normanno-Breton en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s⁻¹) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures à 1 ind.m⁻² sont indiquées sur les sites favorables.

importante (21600 ind.m⁻²). La colonisation de la région de Roscoff et de la Baie de Seine occidentale apparaît réalisable à raison de, respectivement, 281 ind.m⁻² et 12 ind.m⁻² (Tableau 13).

Le schéma de dispersion, le taux de rétention (6,8 à 7,2 %) et les pertes par advection/diffusion (13,4 à 13,5 %) des ophioplutei sont peu modifiés par les changements de vents dominants (Tableau 17). Il y a redistribution du stock initial de larves selon des axes déterminés par la direction du vent. Des vents dominants de secteur SO permettent au nuage larvaire de passer la pointe du Cotentin pour coloniser la Baie de Seine occidentale (109 ind.m⁻²), sans pour autant diminuer de façon trop importante les possibilités de colonisation au large de Roscoff (246 ind.m⁻²). Le vent de NE défavorise la colonisation de la Baie de Seine occidentale (< 1 ind.m⁻²) et augmente considérablement la possibilité de sédentarisation au large de Roscoff (886 ind.m⁻²) (Tableaux 14 & 15). Parmi les 21 % d'ophioplutei survivants à la mortalité naturelle, le tiers pourra sédentariser au niveau de sites favorables (Tableau 17).

Tableau 17: (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire dans le golfe Normanno-Breton.

Lieu d'émission (Stock initial de larves)	Durée de vie larvaire (jours)	Vent	A	B	C	D
Golfe Normanno-Breton (No = 3,03.10 ¹⁶)	21	0	10,0	71	19,0	34,5
		SO, 6 m.s ⁻¹	10,2	71	18,8	35,0
		NE, 6 m.s ⁻¹	10,3	71	18,7	35,4
	26	0	7,5	79	13,5	35,7
		SO, 6 m.s ⁻¹	7,6	79	13,4	36,3
		NE, 6 m.s ⁻¹	7,6	79	13,4	36,2
	31	0	5,7	85	9,3	37,9
		SO, 6 m.s ⁻¹	5,8	85	9,2	38,4
		NE, 6 m.s ⁻¹	5,7	85	9,3	37,9

VIII.1.1.4. La Baie de Seine occidentale

Sans vent, le transport du panache larvaire se fait principalement vers le nord, le long des côtes de la presqu'île du Cotentin jusqu'à Barfleur où les larves seront prises dans un tourbillon anticyclonique (Figure 81). Au nord de la Baie, les larves présentent alors un axe de dispersion vers l'est, selon la direction générale des courants en Manche centrale. Sous l'effet de la diffusion, le panache larvaire se rapproche des côtes anglaises et atteint l'île de Wight. L'isoline 0,01 ind.m⁻³ du panache larvaire atteint une distance de 60 milles vers le nord à partir

BAIE DE SEINE OCCIDENTALE

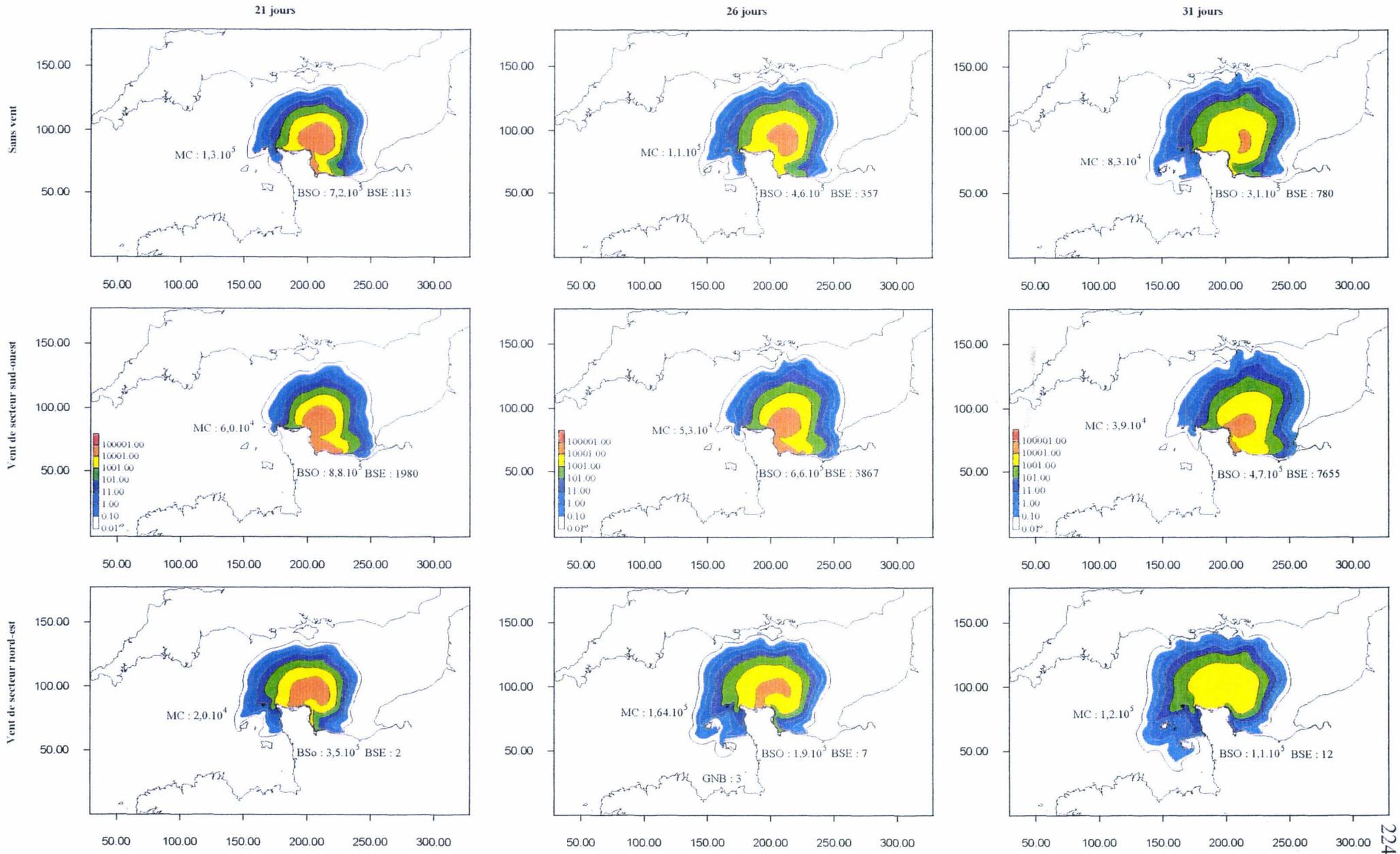


Figure 81 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m⁻³) émis en Baie de Seine occidentale en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s⁻¹) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures à 1 ind.m⁻² sont indiquées sur les sites favorables.

de la zone d'émission. Sous l'action conjuguée de l'advection et de la diffusion, la surface du panache larvaire augmente. L'axe ouest-est du panache larvaire s'étend alors sur plus de 100 milles. Sous l'action de l'advection, la zone de plus forte densité d'ophioplutei s'éloigne des côtes de la presqu'île du Cotentin vers le nord-est, mais la diffusion permet un maintien relatif des larves sur les sites favorables de la Baie à la fin de la phase dispersive (5,6 %) (Figure 78). Elle est modifiée selon le secteur de vent dominant considéré (Figure 78). Un vent de secteur SO provoque une augmentation de la rétention (8,0 %) alors qu'un vent dominant de secteur NE provoque sa diminution (2,3 %). Le vent joue également un rôle dans les possibilités de colonisation de sites voisins (Tableaux 13, 14 & 15). Sans vent, les larves peuvent potentiellement sédentariser (dans l'ordre décroissant des possibilités) en Manche centrale, en Baie de Seine orientale, dans le golfe Normanno-Breton et au large du Pays de Caux. Sous l'action d'un vent dominant de SO, les possibilités de colonisation augmentent surtout en Baie de Seine alors que sous l'action d'un vent dominant de NE, elles augmentent en Manche centrale et deviennent plus probables dans le golfe Normanno-Breton ($> 1 \text{ ind.m}^{-2}$). Le secteur de vent dominant a des répercussions importantes sur les pertes par advection/diffusion (Tableau 18). Elles varient de 2,4 % par vent de NE, à 7,6 % par vent de SO, en passant par 4,4 % sans vent.

Tableau 18 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire en Baie de Seine occidentale.

Lieu d'émission (Stock initial de larves)	Durée de vie larvaire (jours)	Vent				D
			A	B	C	
Baie de Seine occidentale ($N_0 = 9,72 \cdot 10^{15}$)	21	0	21,9	71	7,1	75,5
		SO, 6 m.s^{-1}	16,8	71	12,2	57,8
		NE, 6 m.s^{-1}	24,7	71	4,3	85,1
	26	0	16,6	79	4,4	79,1
		SO, 6 m.s^{-1}	13,4	79	7,6	63,7
		NE, 6 m.s^{-1}	18,6	79	2,4	88,7
	31	0	12,0	85	3,0	80,0
		SO, 6 m.s^{-1}	9,7	85	5,3	64,7
		NE, 6 m.s^{-1}	13,7	85	1,3	91,1

A la fin de la phase dispersive, la Manche centrale présente un stock important de larves dont la densité est sous influence du vent : 11,0 % du stock initial sans vent, 5,3 % en condition de vent de SO et 16,4 % en condition de vent de NE (Figure 78). Si l'on considère la surface de chaque site favorable, la densité larvaire à la fin de la phase dispersive est relativement proche

BAIE DE SEINE ORIENTALE

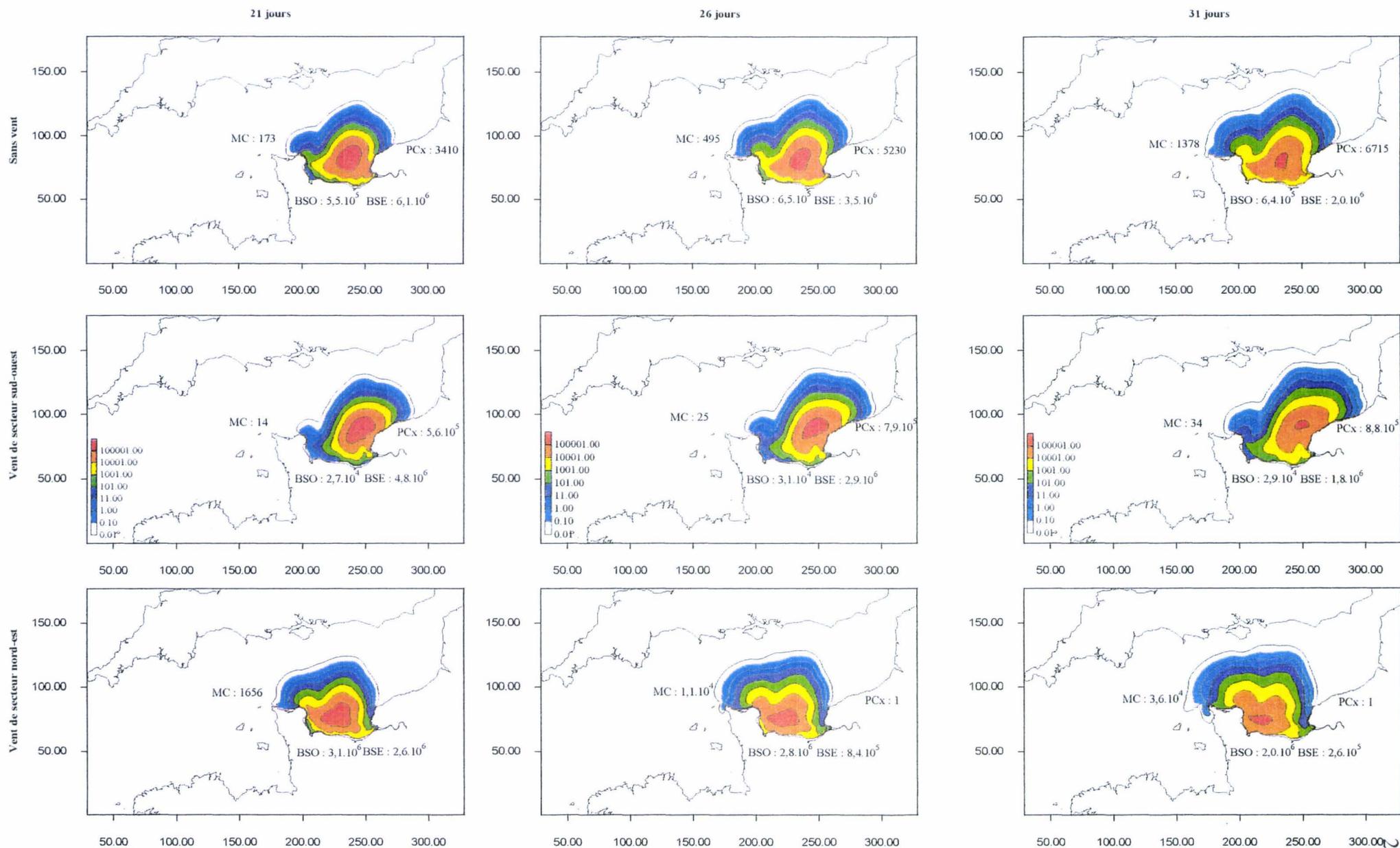


Figure 82 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m⁻³) émis en Baie de Seine orientale en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s⁻¹) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures à 1 ind.m⁻² sont indiquées sur les sites favorables.

entre les deux zones. Le vent de secteur NE est ainsi plus favorable à une sédentarisation en Manche centrale, alors que le vent de secteur SO est plus favorable à une sédentarisation dans le golfe Normanno-Breton. Parmi les 21 % de survivants à la mortalité naturelle, entre 64 et 89 % des ophioplutei, selon le secteur de vent dominant, vont pouvoir sédentariser au niveau de sites favorables (Tableau 18).

VIII.1.1.5. La Baie de Seine orientale

Sans vent, le panache larvaire se disperse principalement vers l'ouest et le nord de la Baie sur environ 68 et 48 milles, respectivement (isoligne 0,01 ind.m⁻³ du panache larvaire) (Figure 82). La rétention dans la partie sédimentairement favorable de la Baie de Seine à la fin de la phase dispersive est de 6,0 % sans vent (Figure 78). La sédentarisation est également possible (dans l'ordre décroissant des possibilités) dans la partie occidentale de la Baie de Seine, au large du pays de Caux et en Manche centrale (Tableau 13).

Les conditions de vent de SO et de NE diminuent le taux de rétention des ophioplutei dans la Baie par déplacement du noyau de plus forte densité larvaire vers l'ouest ou vers l'est selon la direction du vent dominant (4,9 et 1,4 %, respectivement) (Figure 78). Le vent de SO est défavorable à l'apport de larves dans la partie occidentale de la Baie, alors que le vent de NE y contribue fortement (rétention de 8,7 %). Les vents dominants de secteur SO ne font que renforcer les possibilités de sédentarisation au nord-est. Le vent de NE limite la sédentarisation au large du Pays de Caux et augmente la densité larvaire en Manche centrale, mais ne permet pas aux larves d'être transportées en nombre suffisant pour présenter une sédentarisation significative dans le golfe Normanno-Breton (Tableaux 14 & 15). Le secteur de vent va modifier le pourcentage de pertes des ophioplutei par les processus d'advection et de diffusion. Il augmente légèrement par vent de SO (13,6 %) et diminue par vent de NE (10,6 %) par rapport à la condition initiale sans vent (13 %) (Tableau 19).

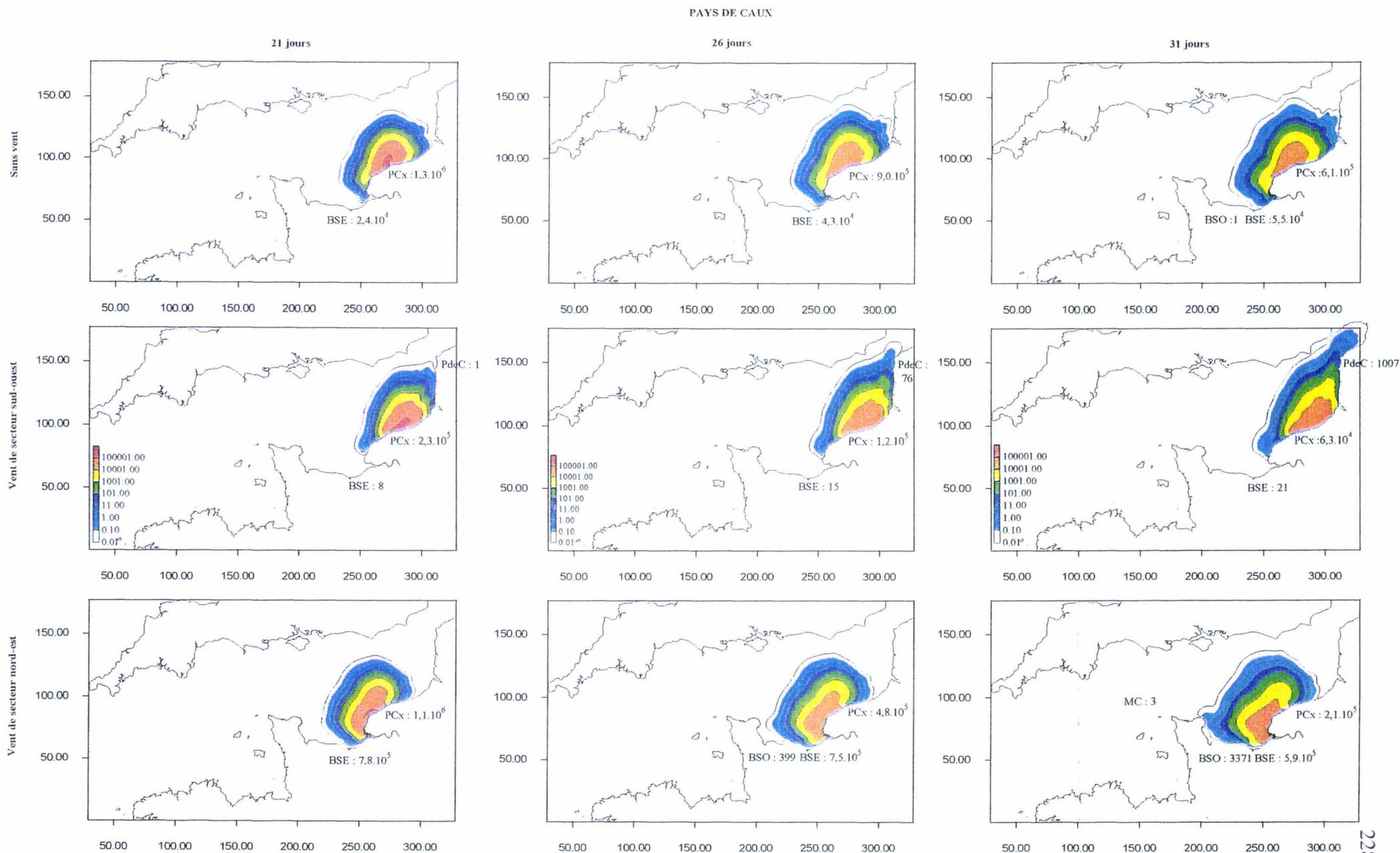


Figure 83 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* (ind.m⁻³) émis au large du Pays de Caux en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s⁻¹) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures à 1 ind.m⁻² sont indiquées sur les sites favorables.

Tableau 19 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire en Baie de Seine orientale.

Lieu d'émission	Durée de vie larvaire (jours)	Vent				D
			A	B	C	
Baie de Seine orientale (No = 3,77.10 ¹⁶)	21	0	12,1	71	16,9	41,6
		SO, 6 m.s ⁻¹	10,0	71	19,0	34,4
		NE, 6 m.s ⁻¹	14,2	71	14,8	48,9
	26	0	8,0	79	13,0	38,2
		SO, 6 m.s ⁻¹	7,3	79	13,7	34,9
		NE, 6 m.s ⁻¹	10,4	79	10,6	49,7
	31	0	5,5	85	9,5	36,4
		SO, 6 m.s ⁻¹	5,7	85	9,3	38,2
		NE, 6 m.s ⁻¹	7,8	85	7,2	51,9

VIII.1.1.6. Le pays de Caux

En condition de vent nul, le panache larvaire présente un étalement de plus de 48 milles de part et d'autre du point d'émission et une extension d'environ 41 milles vers le large, ce qui génère un schéma de dispersion relativement isotropique (Figure 83). Le pourcentage de rétention des ophioplutei au niveau de la zone sédimentaire favorable à leur sédentarisation apparaît comme l'un des plus importants en Manche (10,8 %, *i.e.* 900000 ind.m⁻²) (Figure 78). La sédentarisation des ophioplutei est possible en Baie de Seine orientale (43000 ind.m⁻²), très peu probable en Baie de Seine occidentale, en Manche centrale et dans le détroit du Pas de Calais, nulle ailleurs (Tableau 13).

Les courants induits par le vent ont un effet important sur les schémas de dispersion modifiant la forme du panache larvaire et le niveau de rétention sur le site (Figure 78). Le secteur de vent va également agir sur le pourcentages de pertes de larves par advection/diffusion (Tableau 20). Il est 9,9 % en l'absence de vent, 19,6 % par vent de SO et de 10,1 % par vent de NE. Un vent dominant de secteur SO diminue fortement le taux de rétention des ophioplutei au large du Pays de Caux (1,4 %) ainsi que la densité de larves potentiellement sédentarisables en Baie de Seine orientale (15 ind.m⁻²), mais favorise la sédentarisation dans le détroit du Pas de Calais (76 ind.m⁻²) (Tableau 14). L'isoline 0,01 ind.m⁻³ se situe alors à environ 34 milles au sud-ouest et à 80 milles au nord-est de la zone d'émission. Globalement, dans ces conditions météorologiques, seul 6,8 % des ophioplutei parmi les 21 % de survivants à la mortalité naturelle sont susceptibles de coloniser des zones de substrats favorables (Tableau 20). Un vent dominant de secteur NE diminue la rétention des larves (5,8 %) mais reste plus favorable à un

DETROIT DU PAS DE CALAIS

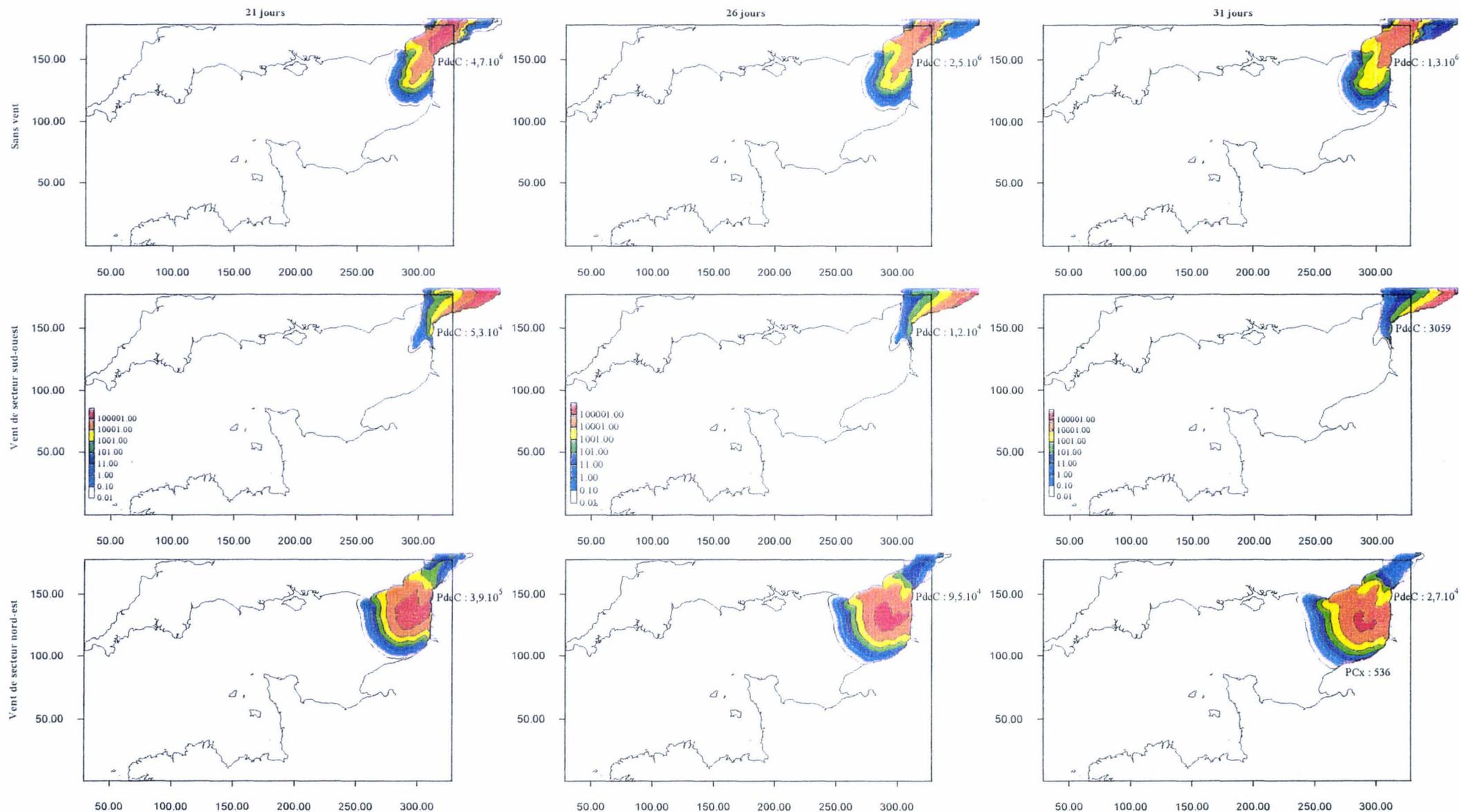


Figure 84 : Dispersion du panache d'ophioplutei d'*Ophiophragmion ophiophragmion* (ind.m⁻³) émis dans le détroit du Pas de Calais en fonction du vent (nul, SO et NE de 6 m.s⁻¹) et de la durée de vie larvaire (21, 26 et 31 jours). Les densités finales supérieures à 1 ind.m⁻² sont indiquées sur les sites favorables.

maintien des larves sur la site qu'un vent dominant de secteur SO. Ce vent de NE élimine toute possibilité de sédentarisation dans le détroit du Pas de Calais, alors qu'il est favorable à la sédentarisation des ophioplutei dans la partie orientale et occidentale de la Baie de Seine ($7,45.10^5$ et 399 ind.m^{-2} , respectivement) (Tableau 15). Près de la moitié des survivants à la mortalité naturelle vont sédentariser au niveau de sites favorables (Tableau 20). Un apport de larves sur le site de la Manche centrale existe, mais la densité larvaire est très faible ($0,5 \text{ ind.m}^{-2}$). Sous ces conditions, l'isoligne représentant $0,01 \text{ ind.m}^{-3}$ se situe à environ 27 milles au nord-est et à 68 milles au sud-ouest de la zone d'émission.

Tableau 20 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire au large du Pays de Caux.

Lieu d'émission (Stock initial de larves)	Durée de vie larvaire (jours)	Vent				D
			A	B	C	
Pays de Caux ($N_0 = 9,42.10^{15}$)	21	0	16,2	71	12,8	55,8
		SO, 6 m.s^{-1}	2,7	71	26,3	9,4
		NE, 6 m.s^{-1}	18,6	71	10,4	64,0
	26	0	11,1	79	9,9	53,0
		SO, 6 m.s^{-1}	1,4	79	19,6	6,8
		NE, 6 m.s^{-1}	10,8	79	10,2	51,6
	31	0	7,6	85	7,4	51,0
		SO, 6 m.s^{-1}	0,8	85	14,2	5,1
		NE, 6 m.s^{-1}	6,4	85	8,6	42,7

VIII.1.1.7. Le détroit du Pas de Calais

Sans vent, les larves émises dans le détroit du Pas de Calais sont advectées vers la Mer du Nord (au-delà des limites de définition du modèle) et une autre partie de la cohorte larvaire peut atteindre en très faible quantité le large du pays de Caux (Figure 84). Le panache larvaire couvre toute la largeur du détroit au bout des 26 jours de simulation. La rétention des ophioplutei est relativement importante (5,6 %) (Figure 78) face à des pertes par advection/diffusion de l'ordre de 15 % (Tableau 21).

Le secteur de vent, sur ce site particulièrement, va être déterminant dans le maintien ou l'advection du noyau de plus forte densité larvaire (Figure 78). Les vents de secteurs SO ou NE renforce les effets des processus advectif et diffusif. Les pertes de larves engendrées par ces processus sont alors d'environ 21 %. Un vent dominant de secteur SO accentue le processus d'advection, diminue la rétention des larves sur le site (0,02 %) et empêche tout apport de larve

vers les populations en amont de celle du détroit du Pas de Calais. L'isoligne du panache larvaire représentant $0,01 \text{ ind.m}^{-3}$ s'étend jusqu'à environ 29 milles de la zone d'émission. Un vent dominant de secteur NE est peu favorable à la rétention (0,2 %), mais provoque un déplacement de grande quantité de larves sur toute la largeur du détroit et permet un apport de larves au large du Pays de Caux (36 ind.m^{-2}) et dans une moindre mesure, en Baie de Seine orientale (Annexe 7). L'isoligne du panache larvaire représentant $0,01 \text{ ind.m}^{-3}$ se situe alors à plus de 65 milles de la zone d'émission larvaire (Figure 84). Le pourcentage de larves qui survivent à la mortalité naturelle et qui sédentariseront au niveau de sites favorables est fortement modifié selon le secteur de vent considéré (Tableaux 13, 14 & 15). Il est de 26,7 % en l'absence de vent, de 0,1 % par vent de SO et de 1,0 % par vent de NE (Tableau 21).

Tableau 21 : (A) rétention totale (%), (B) mortalité naturelle (%), (C) pertes par advection/diffusion (%) et (D) fréquences des individus survivant à la mortalité naturelle puis retenus sur les sites favorables, en fonction des conditions de durée de vie larvaire et de vent, lors d'une émission larvaire dans le détroit du Pas de Calais.

Lieu d'émission (Stock initial de larves)	Durée de vie larvaire (jours)	Vent				
			A	B	C	D
Détroit du Pas de Calais ($N_0 = 5,92 \cdot 10^{16}$)	21	0	10,6	71	18,4	36,5
		SO, 6 m.s^{-1}	0,1	71	28,9	0,4
		NE, 6 m.s^{-1}	0,9	71	28,1	3,0
	26	0	5,6	79	15,4	26,7
		SO, 6 m.s^{-1}	< 0,1	79	21,0	0,1
		NE, 6 m.s^{-1}	0,2	79	20,8	1,0
	31	0	2,9	85	12,1	19,5
		SO, 6 m.s^{-1}	< 0,1	85	15,0	< 0,1
		NE, 6 m.s^{-1}	0,1	85	14,9	0,4

VIII.2.2. Effet de la durée de vie larvaire sur la dispersion

VIII.2.2.1. Plymouth

L'allongement ou la réduction de la durée de vie larvaire va accentuer ou atténuer la dispersion vers l'ouest ou vers l'est, mais ne modifie pas le schéma global de dispersion mis en évidence sous différentes conditions de vent pour une durée de vie larvaire de 26 jours, alors que la rétention des larves va être modifiée (Figures 77 & 85). Pour une durée de vie larvaire de 21 jours, elle passe de 8,0 % sans vent à 8,7 % en condition de vent de secteur SO et à 4,6 % en condition de vent de NE. Pour une durée de vie larvaire de 31 jours, les taux de rétention sont nettement plus faibles et varient de 3,3 % sans vent à 3,8 % en condition de vent de SO et à

1,2 % en condition de vent de NE. L'augmentation de la durée de vie larvaire et donc de la phase de transport ne permettent cependant pas la colonisation d'autres sites favorables en Manche (Tableaux 13, 14 & 15). Si l'on considère les survivants à la mortalité naturelle, le pourcentage total des ophioplutei qui sédentarisent au niveau de sites favorables est peu modifié par les changements de durée de vie larvaire ; l'action du vent est prépondérante (Tableau 12).

VIII.2.2.2. Roscoff

La durée de vie larvaire à un effet très important sur la rétention des ophioplutei au niveau des sites favorables du large de Roscoff (Figures 79 & 85). La diminution de la durée de vie larvaire de 20 % provoque une augmentation de la rétention (17,7 à 17,8 % selon les conditions de vent) et l'augmentation de la durée de vie larvaire de 20 % entraîne une diminution de la rétention (7,5 à 8,0 % selon les conditions de vent). La colonisation du Golfe Normanno-Breton et de la Manche centrale est peu influencée par le changement de la durée de vie larvaire et reste optimale en conditions de vent de SO. Les très faibles densités larvaires observées en Baie de Seine occidentale malgré une durée de vie larvaire de 31 jours et un forçage par un vent dominant de secteur NE sur le même laps de temps indiquent la très faible probabilité de communication entre la population du large de Roscoff et la partie orientale de la Manche (Tableaux 13, 14 & 15). Les pertes engendrées par l'advection et la diffusion représente de 7 à 11,3 % du stock initial de larves, toutes conditions de vent et de durée de vie larvaire confondues (Tableau 16).

VIII.2.2.3. Le golfe Normanno-Breton

La modification de la durée de vie larvaire atténue ou accentue la dispersion des ophioplutei dans toutes les directions (Figures 80 & 85). Alors que la rétention est sensiblement la même quelles que soient les conditions de vent, la diminution de la durée de vie larvaire va augmenter la rétention (9,4 à 9,9 % selon le vent) et son augmentation va la diminuer (4,9 à 5,3 % selon le vent).

La diminution ou l'augmentation de la durée de vie larvaire a un rôle très important sur la possibilité ou non de sédentarisation sur d'autres sites favorables, notamment au large de Roscoff et en Baie de Seine occidentale (Tableaux 13, 14 & 15), alors que les densités de larves présentent au niveau de la Manche centrale varient peu ($1,9 \cdot 10^4$ à $2,2 \cdot 10^4$ ind.m⁻² sans vent ; $2,2 \cdot 10^4$ à $2,6 \cdot 10^4$ ind.m⁻² avec un vent dominant de SO ; $1,0 \cdot 10^4$ à $1,1 \cdot 10^4$ ind.m⁻² avec un vent dominant de NE). Cependant, quelles que soient la durée de vie larvaire, si l'on considère les survivants à la mortalité naturelle, le pourcentage des ophioplutei qui sédentarisent au niveau de sites favorables varie peu (entre 34,4 et 38,4 %) (Tableau 17).

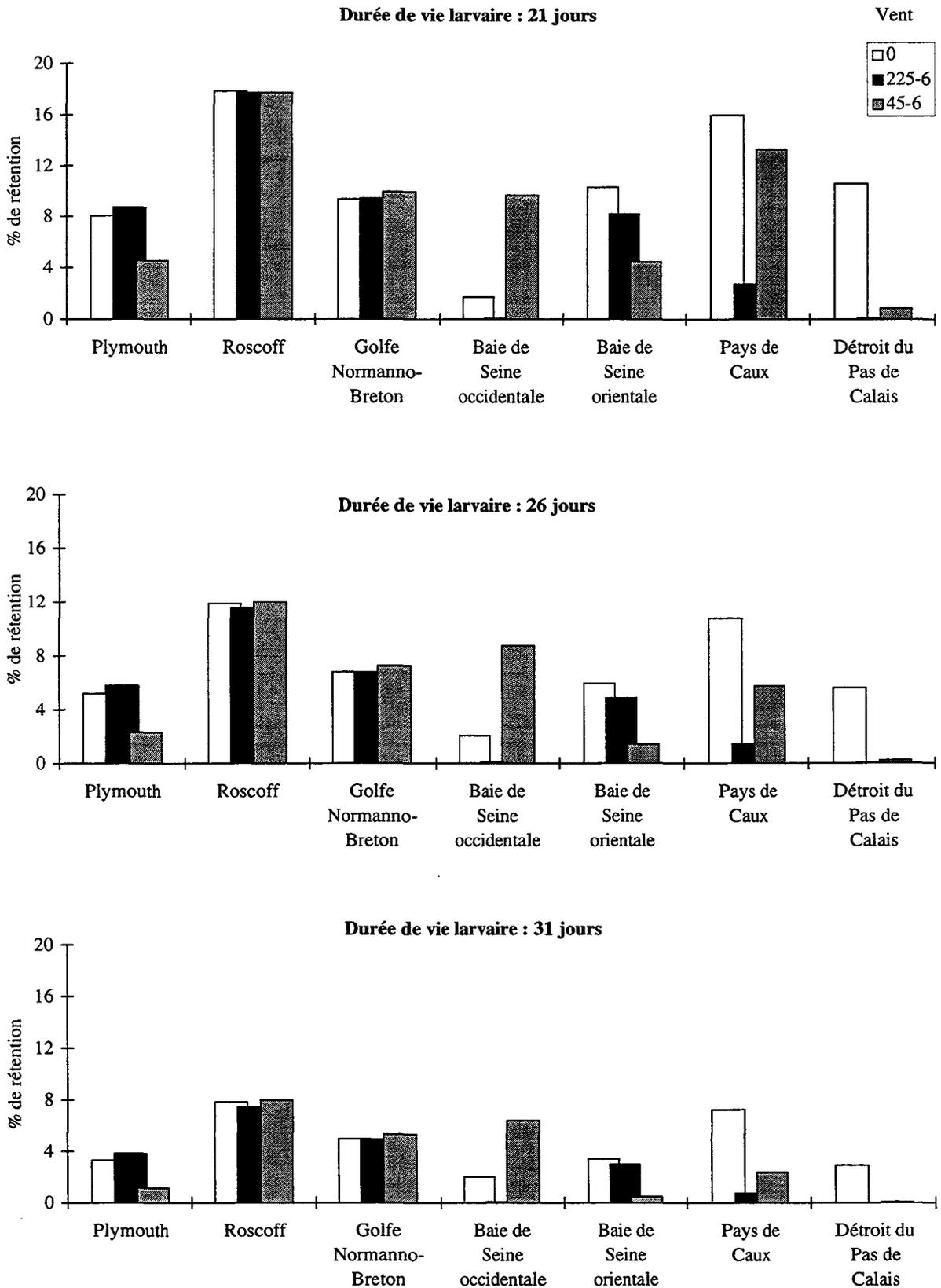


Figure 85 : Effets des modifications de la durée de vie larvaire sur le pourcentage de rétention d'ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* au niveau des zones sédimentaires favorables à la sédentarisation, sous différentes conditions de vent.

VIII.2.2.4. La Baie de Seine occidentale

Les modifications de la durée de vie larvaire n'altèrent pas le schéma global de dispersion larvaire mais en atténuent ou en accentuent l'expansion selon le grand axe ouest-est (Figures 81 & 85). La diminution de la durée de vie larvaire augmente la rétention au niveau de la zone sédimentaire favorable à la sédentarisation dans la baie, et inversement. Pour une durée de vie larvaire de 21 jours et de 31 jours, la rétention dans la baie varie, selon le secteur de vent, entre 4,3 et 10,7 % et entre 1,3 et 5,7 %, respectivement.

La diminution ou l'augmentation de la durée de vie larvaire n'a que peu d'effet sur les possibilités de colonisation de sites autres que la Baie de Seine et la Manche centrale, sauf en condition de vent de SO et pour une durée de vie larvaire de 31 jours où la sédentarisation devient plus probable au large du pays de Caux (4 ind.m⁻²) (Tableaux 13, 14 & 15). Pour une durée de vie larvaire plus courte, la légère diminution du pourcentage de larves qui survivent à la mortalité naturelle et qui sédentariseront au niveau de sites favorables (Tableau 18), traduit un accès moins facile au niveau des sites favorables plus lointains.

VIII.2.2.5. La Baie de Seine orientale

Les modifications de la durée de vie larvaire ne changent pas le schéma global de dispersion des larves mises en évidence pour une durée de vie de 26 jours. Seules les possibilités de rétention sur le site de la Baie varient (Figures 82 & 85). La diminution de la durée de vie larvaire est favorable à la rétention des ophioplutei sur le site (10,3 % sans vent ; 8,2 % avec un vent de SO ; 4,5 % avec un vent de NE), contrairement à son augmentation (3,4 % sans vent ; 3,0 % avec un vent de SO ; 0,4 % avec un vent de NE). La diminution de la durée de vie larvaire limite la colonisation des substrats favorables à l'ouest ou à l'est selon les conditions de vent, alors que son augmentation la favorise (Tableaux 13, 14 & 15). Dans ce dernier cas, des apports de larves, en faible quantité, apparaissent possibles jusqu'au détroit du Pas de Calais sous l'action de vent dominant de secteur SO et dans le golfe Normanno-Breton sous l'action de vent dominant de secteur NE. Dans ce secteur de la Manche, le pourcentage de larves qui sédentarisent après la phase dispersive représente de 34,4 à 51,9 % des survivants à la mortalité naturelle ; le secteur de vent jouant un rôle plus important que la durée de la phase larvaire dans ces variations (Tableau 19).

VIII. 2.2.6. Le pays de Caux

Quelle que soit la modification de la durée de vie larvaire, l'effet d'un changement de direction du vent sur le transport larvaire est le même qu'avec une durée de 26 jours (Figure

83). Les possibilités de colonisation d'autres substrats favorables sont les mêmes (Tableaux 13, 14 & 15). Seules les densités des ophioplutei susceptibles de sédentariser sont modifiées. Le pourcentage des larves qui survivent à la mortalité naturelle et qui sédentariseront varie plus selon les conditions de vent que selon la durée de vie larvaire (Tableau 20). Une diminution de la durée de vie larvaire provoque une nette augmentation de la rétention des ophioplutei au large du pays de Caux (16 % sans vent ; 2,7 % avec un vent de SO et 13,3 % avec un vent de NE) (Figure 85). Une durée de vie larvaire de 31 jours diminue la rétention (7,3 % sans vent ; 0,8 % avec un vent de SO et 2,4 % avec un vent de NE) (Figure 85).

VIII. 2.2.7. Le détroit du Pas de Calais

Une durée de vie larvaire de 21 ou de 31 jours change les possibilités de sédentarisation au niveau de la zone d'émission (Figure 85), mais l'influence du secteur de vent sur la dispersion est la même que pour une durée de vie larvaire de 26 jours (Figure 84). La diminution de la durée de vie larvaire limite les apports de larves et donc les possibilités de sédentarisation sur les sites situés plus en amont (large du pays de Caux notamment), contrairement à son augmentation (Tableaux 13, 14 & 15). Le pourcentage des larves qui survivent à la mortalité naturelle et qui sédentariseront sur des sites favorables est plus influencé par le secteur de vent que par la durée de la phase larvaire (Tableau 21).

VIII.3. DISCUSSION

La phase larvaire d'*Ophiothrix fragilis*, dont la durée est estimée à 26 jours (McBride, 1907), est sous influence du forçage hydrodynamique et météorologique. L'approche *in situ* a permis de révéler certains processus essentiels dans la distribution et le transport des ophioplutei à l'échelle du cycle semi-diurne de la marée (chapitres VI et VII), de proposer ou de valider certaines hypothèses de transport liées notamment à l'existence de la structure frontale, mais l'origine des larves qui sédentarisent au niveau de la population d'ophiures du détroit du Pas de Calais reste un point obscur : l'alimentation de la population est-elle essentiellement assurée par un apport allochtone de larves émises par des populations situées plus en amont ce qui, au regard de la dérive résiduelle en Manche, apparaît intuitivement comme l'hypothèse la plus probable. Ce type de raisonnement a d'ailleurs été appliqué à une espèce d'Annélide de la région (Lagadeuc & Brylinski, 1990). Au contraire, l'alimentation en jeunes recrues se fait-elle contre toute attente selon un processus d'autorecrutement ?

A l'échelle de la durée de vie larvaire, le suivi de cohortes s'avère très difficile à mettre en oeuvre et seule la modélisation numérique peut permettre de vérifier les hypothèses de transport des nuages larvaires et de conclure quant aux principales variables physiques et biologiques impliquées dans l'optimisation de la sédentarisation et du recrutement d'une espèce (Hill, 1994 ; Tremblay *et al.*, 1994). Pour la Manche, le modèle numérique 2D de circulation lagrangienne

élaboré par Salomon (Salomon et Breton, 1991 et 1993), d'abord conçu pour l'étude de l'hydrodynamisme en Manche, la simulation des échanges de masses d'eau entre la Manche et la Mer du Nord (Salomon *et al.*, 1993) et le transport de substances dissoutes (Breton & Salomon, 1995 ; Guéguéniat *et al.*, 1995) a été appliqué au transport des larves de l'annélide *Pectinaria koreni* en Baie de Seine occidentale et les simulations se sont avérées être en accord avec les observations *in situ* (Ellien, 1997 ; Ellien *et al.*, sous presse).

L'utilisation d'un tel modèle, qualifié de "modèle de type profondeur moyenne" (Hill, 1990 ; Salomon, 1990 ; Oliver *et al.*, 1992) est adaptée pour des courants de marée de domaine comme la Manche. En effet, ils sont utilisés pour étudier la dispersion larvaire pélagique quand les effets verticaux peuvent être ignorés : la flottabilité des larves est alors considérée comme neutre et leur distribution verticalement uniforme ; le courant est une vitesse moyenne sur la profondeur mais en réalité elle peut varier considérablement en direction et en vitesse de la surface vers le fond (Verdier-Bonnet *et al.*, 1997). Dans la présente étude, les larves d'*Ophiothrix fragilis* apparaissent comme des particules inertes soumises à l'hydrodynamisme. Elles ne présentent aucun comportement susceptible de provoquer des déplacements dans la colonne d'eau. Il n'existe pas d'agrégation préférentielle en surface à un moment du développement larvaire, ce qui n'expose pas les larves aux effets du vent dont le modèle ne tient compte que par intégration des courants moyens sur toute la hauteur de la colonne d'eau.

Cependant, ce type de modèle présente certaines limites en raison de la simplification des volets biologiques et physiques :

- La fécondité des ophiures a été estimée sur un échantillon de 10 individus appartenant à une seule classe de taille (Gounin, 1993) or, dans le chapitre IV, il apparaît que les individus présentent des différences importantes d'indice gonadique selon la classe de taille. L'utilisation d'une relation allométrique liant le nombre d'ovocytes susceptibles d'être émis à la taille des ophiures serait plus appropriée.

- La fécondation est considérée comme effective pour tout ovocyte émis, chacun donnant naissance à une larve. Ce postulat est acceptable dans la mesure où les ophiures présentent un comportement grégaire reconnu comme favorable à la fécondation (Thorson, 1946 ; Warner, 1971 ; Broom, 1975).

- La proportion des femelles capables de pondre a été fixée arbitrairement à 90 %, ce qui peut engendrer une sur- ou une sous-estimation de la quantité de larves à injecter.

- La croissance larvaire et la physiologie d'une manière générale ne sont pas prises en compte alors qu'une période de transition est apparue dans le cycle de développement larvaire de l'espèce (chapitre V). La mortalité est introduite dans le modèle comme une constante alors que Rumrill (1990) a mis en évidence des schémas de variation selon les stades larvaires et selon la taille des larves chez certaines espèces et que Lopez *et al.* (1998) démontrent l'existence d'une mortalité différentielle entre les stades larvaires chez certains Echinodermes.

- Du point de vue purement physique, le forçage météorologique sous forme de vecteur de vent moyenné sur 4 jours peut limiter les effets du vent sur la dispersion des larves. Des

changements de direction et de vitesse du vent sur des périodes plus courtes peuvent être observés sur le site.

- Le modèle étant défini sur des mailles de 1 mille carré, une limite non négligeable apparaît lorsque l'on considère les phénomènes pouvant se produire à petite échelle. Des juvéniles d'*Ophiothrix fragilis* ont été recueillis dans la colonne d'eau et pourraient être le résultat de transports post-larvaires qui permettraient un apport vers les populations d'adultes, ce qui limiterait les pertes prédites par le modèle. D'autres processus comme des modifications de l'écoulement près du fond liées à la posture suspensivore des adultes (démontrées en canal hydrodynamique par Davoult, données non publiées), tout comme des phénomènes de reconnaissance spécifique entre larves et adultes pourraient se produire lors de la sédentarisation (Warner, 1971) et modifieraient les taux de rétention ou les possibilités de colonisation de substrats favorables.

Selon Salomon (1990), les schémas de dispersion larvaire dépendent de l'importance relative des processus advectifs et diffusifs. Ainsi, dans les régions où les courants résiduels sont faibles, bien que le panache soit transporté dans une direction privilégiée, la diffusion rend possible le retour des larves à contre courant et facilite le maintien d'une partie de la cohorte larvaire à proximité de leur lieu d'émission. A l'opposé, si les courants résiduels sont suffisamment forts, le panache larvaire est transporté en aval des populations émettrices. Dans un tel cas, une rétention n'est possible que si la trajectoire des courants est close pendant une période de l'ordre de la durée de vie larvaire, ou connectée à une autre population, chacune alimentant l'autre.

Les résultats des simulations permettent d'établir, au regard de l'atlas des courants résiduels en Manche (Salomon & Breton, 1993) et pour chaque site de la Manche, la part des processus d'advection et de diffusion sur le transport des larves (Ellien, 1997 ; Ellien *et al.*, sous presse). Dans le détroit du Pas de Calais, l'advection est prépondérante et engendre un transport important des ophioplutei vers la Mer du Nord. Les panaches larvaires au large du pays de Caux, en Baie de Seine orientale, au large de Roscoff et de Plymouth présentent un allongement selon un axe ouest-est qui résulte de l'advection des masses d'eau et d'une expansion vers le large plus ou moins importante liée à la diffusion. Les panaches larvaires au niveau des sites de Roscoff et du pays de Caux sont étendus dans toutes les directions à partir du point d'émission et mettent en évidence un équilibre relatif entre les processus advectifs et diffusifs. La Baie de Seine occidentale et le golfe Normanno-Breton sont des sites particuliers où l'existence d'une structure tourbillonnaire génère un schéma de dispersion complexe. L'advection y est forte et le panache larvaire présente une dilution à partir de son point d'émission qui lui permet de longer la presqu'île du Cotentin (par l'ouest ou par l'est selon le site considéré) puis il présentera un axe secondaire de dispersion ouest-est lorsqu'il sera sous l'influence de la circulation résiduelle générale de la Manche.

Des changements du rapport de force entre l'advection liée à la marée et la circulation induites par le vent, par modification de l'intensité et/ou de la direction de l'un ou de l'autre de ces facteurs, peuvent modifier l'importance relative des processus advectif et diffusif et par conséquent vont résulter en des schémas de dispersion larvaire différents (Salomon & Breton, 1993). Le panache larvaire est peu sensible aux modifications du régime de vent au niveau du large de Roscoff et dans le golfe Normanno-Breton. Pour les autres sites, le panache larvaire va se déformer pour présenter un allongement dans la même direction que celle du vent et une moindre extension dans la direction opposée. Cet effet du vent sur le panache larvaire est très marqué en Baie de Seine occidentale, au large du pays de Caux et dans le détroit du Pas de Calais. Un vent dominant de secteur NE pendant la phase dispersive dans le détroit du Pas de Calais provoque un étalement du panache larvaire d'environ 17 milles vers le SO par rapport à la même situation sans vent, alors que le vent de SO limite l'étalement vers le SO et transporte le nuage larvaire en Mer du Nord au-delà des limites de définition du modèle. Au niveau du large du pays de Caux, l'action d'un vent dominant de secteur SO pendant la phase dispersive génère un étalement supplémentaire du nuage larvaire d'environ 30 milles vers le NE, alors qu'un vent de NE accentue l'étalement d'environ 20 milles vers le SO.

Les résultats des différentes simulations révèlent la possibilité d'une rétention plus ou moins importante des ophioplutei au niveau des zones sédimentaires favorables à la sédentarisation. Ces possibilités de rétention varient en fonction du secteur de vent dominant pendant la phase dispersive, sauf pour le site du large de Roscoff et pour le golfe Normanno-Breton où son influence est faible (pourcentages de rétention entre 11,6 et 12,0 % et entre 6,8 et 7,2 %, respectivement). Au niveau de Plymouth, seul un vent dominant de secteur NE est défavorable à la rétention des ophioplutei au niveau des aires occupées par les adultes (diminution de moitié du pourcentage de rétention). En Baie de Seine orientale, la rétention est plus conséquente en condition de vent de secteur SO (4,9 %) qu'en condition de vent de secteur NE (1,4 %) par rapport à la situation optimale sans vent (6,0 %). En Baie de Seine occidentale, ce sont les conditions de NE qui sont favorables à la rétention (8,0 %). Dans le détroit du Pas de Calais, le maintien des ophioplutei au niveau de leur site d'émission est favorisée en l'absence de vent (5,6 %), sinon il chute considérablement (0,02 % en condition de vent de SO ; 0,2 % en condition de vent de NE). Au large du pays de Caux, l'absence de vent et le vent de NE sont propices à une rétention (10,8 et 5,8 %, respectivement)

Si l'on considère, non plus le pourcentage de rétention par site, mais le nombre d'ophioplutei par mètre carré qui peut potentiellement sédentariser au niveau des zones favorables à la fin de la phase dispersive, alors chaque population, quelles que soient les conditions de forçage météorologique, présente une quantité de larves suffisantes pour assurer son propre recrutement. Seule la population de la Baie de Seine occidental peut présenter une exportation de larves plus importantes que la rétention au niveau des sites favorables (durée de vie larvaire de 31 jours et vent dominant de secteur NE). Pour ce site, la différence entre la part

des ophioplutei qui sont retenus et la part de ceux qui sont exportés est relativement faible. Si l'on considère l'ensemble des sites, les quantités de larves retenues sur les sédiments favorables à proximité immédiate de la zone d'émission sont comprises entre $1,2 \cdot 10^4$ et $3,5 \cdot 10^6$ ind.m⁻² pour une durée de vie larvaire de 26 jours et entre 3059 et $6,1 \cdot 10^6$ ind.m⁻² toutes durées de vie larvaire confondues. Dans le détroit du Pas de Calais, des prélèvements benthiques lors de la période principale de recrutement de l'espèce, ont permis d'estimer qu'à 1 adulte de la population correspond au minimum 1 juvénile (diamètre du disque < 3 mm) (Campion, 1997). Ce nombre est forcément sous-estimé puisqu'il ne tient pas compte de la mortalité lors des premiers moments de la vie benthique. La stabilité de la population d'*Ophiothrix fragilis* du détroit du Pas de Calais étant reconnue, il semble que le recrutement d'au minimum 1 juvénile par adulte soit nécessaire à la pérennité de la population. Si l'on considère une densité moyenne d'adultes d'environ 1000 ind.m⁻² au moment du recrutement principal de septembre (Davoult, 1989), alors 1000 ophioplutei.m⁻², compétentes, qui survivront, deviendront des adultes et participeront à l'effort de reproduction de l'espèce seraient nécessaires pour en assurer la pérennité. Selon le modèle, de 3059 à $4,7 \cdot 10^6$ ophioplutei sont maintenus sur le site du détroit du Pas de Calais après la phase dispersive (toutes conditions de durée de vie larvaire et météorologiques confondues). Selon l'hypothèse développée ci-dessus, la stabilité spatio-temporelle de la population d'*Ophiothrix fragilis* du détroit du Pas de Calais serait exclusivement liée au processus d'autorecrutement. Les apports allochtones n'interviendraient alors que secondairement, contrairement à l'hypothèse avancée par Davoult *et al.* (1990a), Gounin (1993) et utilisée comme hypothèse de départ dans la présente étude. Ce recrutement en mode semi-fermé est probablement applicable aux autres populations de la Manche. Ce type de fonctionnement est favorable au recrutement et donc à la stabilité de la population grâce à un apport régulier de larves. Il a été mis en évidence chez d'autres Echinodermes, tels que l'astérie *Pisaster ochraceus* (Sewell & Watson, 1993), l'échinide *Evechinus chloroticus* (Lamare, 1998). Au contraire, des populations ouvertes d'invertébrés marins sont plus susceptibles de présenter des recrutements irréguliers et/ou faibles résultant principalement d'un découplage de la reproduction et du recrutement (Hughes, 1990). D'autres exemples de recrutement limité pour des populations ouvertes sont données par Rougharden *et al.* (1985), Sutherland (1987) et Karlson & Levitan (1990).

Les changements de la durée de vie larvaire de $\pm 20\%$ ne modifient pas profondément les schémas de dispersion mis en évidence sous différentes conditions météorologiques avec une durée de vie larvaire de 26 jours. La diminution de la durée de vie larvaire et donc de la phase dispersive permet de limiter les pertes engendrées par l'advection et la diffusion permettant ainsi de renforcer les possibilités d'autorecrutement. Au contraire, l'augmentation de la durée de la phase dispersive limite la rétention et augmente les possibilités de pertes par mortalité naturelle, par prédation ou liées au transport. L'autorecrutement, tous sites confondus, est assuré par une rétention de 3059 à $2,0 \cdot 10^6$ larves.m⁻² à la fin de la phase dispersive.

La phase larvaire d'*Ophiothrix fragilis* va être l'occasion de coloniser d'autres substrats favorables, sauf pour la population de Plymouth qui reste isolée du reste de la Manche. Cet isolement est lié aux trajectoires à long terme orientées de l'ouest vers l'est de la Manche qui rendent plus difficiles les communications nord-sud et qui sont la source de développement séparé de colonies sur les côtes anglaises et françaises (Holme, 1966). Les exportations de larves en quantité suffisante pour assurer une sédentarisation et un recrutement au niveau d'autres sites favorables sont particulièrement importantes à partir des populations de la Baie de Seine. En Baie de Seine orientale, en condition de vent de secteur SO et après une phase dispersive de 21, 26 ou 31 jours, le stock d'ophioplutei est plus important dans la partie occidentale de la Baie que dans la partie orientale (Figure 82). En Baie de Seine occidentale, sous des conditions de vent dominant de secteur NE, le stock de larves en fin de phase dispersive (26 ou 31 jours) est plus important en Manche centrale que dans la Baie (Figure 81). Holme (1966) signale l'existence de population d'ophiures en Manche centrale. Le nombre d'individus récoltés lors des dragages apparaît plus important à l'est de la limite matérialisée par la radiale joignant le golfe Normanno-Breton à Great West Bay. L'existence de ces populations semblent ainsi liée à un apport d'ophioplutei à partir des populations de la Baie de Seine (et éventuellement du golfe Normanno-Breton) plutôt qu'à un apport par des populations situées en amont, dans l'axe ouest-est de la dérive résiduelle en Manche. La modélisation du transport larvaire à partir d'une population localisée en Manche centrale serait à envisager afin d'estimer les possibilités d'apport de larves dans le détroit du Pas de Calais. Lors d'une émission larvaire au large du Pays de Caux et en condition de vent dominant de secteur NE, les ophioplutei sont plus abondantes au niveau de la Baie de Seine après 26 ou 31 jours de phase dispersive (Figure 83). Selon les conditions météorologiques, les exportations seront plus ou moins efficaces en terme de recrutement pour les populations du golfe Normanno-Breton, de Roscoff et du large du pays de Caux (classement par ordre d'efficacité décroissante). La population du détroit du Pas de Calais permet une forte exportation vers la Mer du Nord (limite de définition du modèle), mais n'apparaît en tant que source de larves, que pour la population du large du pays de Caux sous condition de vent dominant de secteur NE.

Ces différentes simulations révèlent un rôle non négligeable du vent dans les schémas de dispersion larvaire et son influence sur les possibilités de rétention ou de colonisation. A l'échelle saisonnière, le vent peut assurer une provenance larvaire multiple pour un site donné, ce qui augmentera le succès de la sédentarisation et assurera la pérennité de la population. A l'échelle pluriannuelle, par transport de proche en proche d'ophioplutei d'origines géographiques différentes, le vent pourrait être un facteur important assurant le maintien de la diversité génétique des populations d'*Ophiothrix fragilis* des côtes françaises de la Manche. Selon Hartl (1994), la migration d'un individu par génération, la survie de cet individu et sa participation à l'effort de reproduction de la population ainsi colonisée permettraient ce maintien de la diversité génétique.

Bien entendu, ces hypothèses sont fondées sur l'observation de scénarios où le vent souffle dans la même direction pendant toute la durée de la phase dispersive. Ainsi, d'autres simulations pourraient être envisagées :

- simulations avec des chroniques météorologiques réelles observées lors des périodes de plus fortes densités larvaires (juin à septembre). En effet, Salomon (1991) a montré que le changement de direction et de vitesse du vent au cours du temps avait pour conséquence qu'une partie de ses effets disparaissait sur de grandes échelles de temps. La modélisation du transport larvaire de l'Annélide, *Pectinaria koreni* par Ellien (1997) met en évidence de faibles variations du pourcentage de rétention des larves, lors de deux pontes effectuées dans des conditions de secteur de vent opposé et posent le problème de l'importance de l'effet du vent en terme de dynamique des populations.

- simulations pour un secteur de vent dominant avec des vitesses oscillant autour de la moyenne afin de vérifier la validité de l'utilisation d'une telle moyenne.

D'autres simulations sont également à envisager dans une fenêtre de conditions marégraphiques (cycle morte-eau/vive-eau) et météorologiques dont le point de départ serait modulable en fonction du moment de la ponte.

DISCUSSION GENERALE

CONCLUSIONS

PERSPECTIVES

DISCUSSION GENERALE – CONCLUSIONS - PERSPECTIVES

La compréhension de la structure et de la dynamique du peuplement des cailloutis à épibiose sessile dont l'étude a débuté en 1985 dans le détroit du Pas de Calais (Davoult, 1988) passe inévitablement par l'observation et l'analyse de la phase de reproduction, au moins des espèces clés du système. L'ophiure *Ophiothrix fragilis* représente à elle seule 62 ± 12 % de la biomasse globale du peuplement estimée à 281 ± 86 g.m⁻² (Migné & Davoult, 1997a), ce qui justifie la priorité donnée à l'étude de la phase de reproduction de cette espèce. Du point de vue du déterminisme du recrutement, cette étude avait pour objectif de définir les stades critiques du recrutement de cette espèce à cycle benthopélagique dans un régime mégatidal de système ouvert (le détroit du Pas de Calais, Manche orientale) et de pouvoir considérer ce nouveau modèle face à celui déjà établi dans le cadre du programme GLOBEC-France PNDR pour l'Annélide polychète, *Pectinaria koreni* dans le secteur oriental de la Baie de Seine (région sous influence estuarienne) (Lagadeuc, 1992 ; Thiébaud *et al.*, 1992 ; Thiébaud, 1994 ; Thiébaud *et al.*, 1996 ; Olivier, 1997). L'intérêt d'une telle comparaison réside dans la différence de durée de vie larvaire (deux semaines pour *P. koreni* et presque quatre semaines pour *O. fragilis*), de répartition de ces espèces (zone côtière de type baie ou estuaire et zone ouverte du large) et de l'influence de la circulation résiduelle de marée : de faible intensité en zone côtière, elle favorise la rétention et l'autorecruement de *P. koreni* en Baie de Seine alors que, d'intensité supérieure au large, elle favorise les échanges entre populations et pourrait découpler en partie la production locale et le recrutement d'*O. fragilis* dans le détroit du pas de Calais. Les résultats de l'étude du transport larvaire d'*Ophiothrix fragilis* ont révélé un fonctionnement intermédiaire relativement inattendu.

L'étude de la reproduction d'*Ophiothrix fragilis* initiée par Davoult *et al.* (1990a, b) a révélé l'existence de 4 recrutements annuels, un principal correspondant à une sédentarisation en septembre et trois secondaires, correspondant à des sédentarisations approximativement en février, avril et juin. L'étude de la reproduction de l'espèce, principalement basée sur des observations histologiques, a permis de mettre en évidence une reproduction cyclique avec libération des gamètes en été et une période de post-ponte en hiver, un sex-ratio non significativement différent de 1 toute l'année, une présence larvaire étalée sur plusieurs mois. Cependant, un certain nombre de points soulevait quelques interrogations, notamment (1) au niveau de l'origine des larves dans un contexte hydrodynamique aussi particulier que celui du détroit du Pas de Calais (courants de marée intenses, dérive résiduelle vers le nord-est (Anonyme, 1968 ; Pingree & Maddock, 1977)) et face à une durée de vie larvaire estimée à 26 jours (McBride, 1907) qui semble favoriser un apport allochtone, (2) mais aussi au niveau de la variabilité inter annuelle de recrutement et d'abondance de la population qui semble assez faible et qui contraste ainsi avec la variabilité du milieu, à petite échelle (rôle de la marée) ou à plus grande échelle (variations environnementales saisonnières), mais également avec les fluctuations d'abondance et les permutations de dominance dans d'autres peuplements de la région (Dewarumez *et al.*, 1986 & 1992 ; Dauvin *et al.*, 1993).

CYCLE D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS*

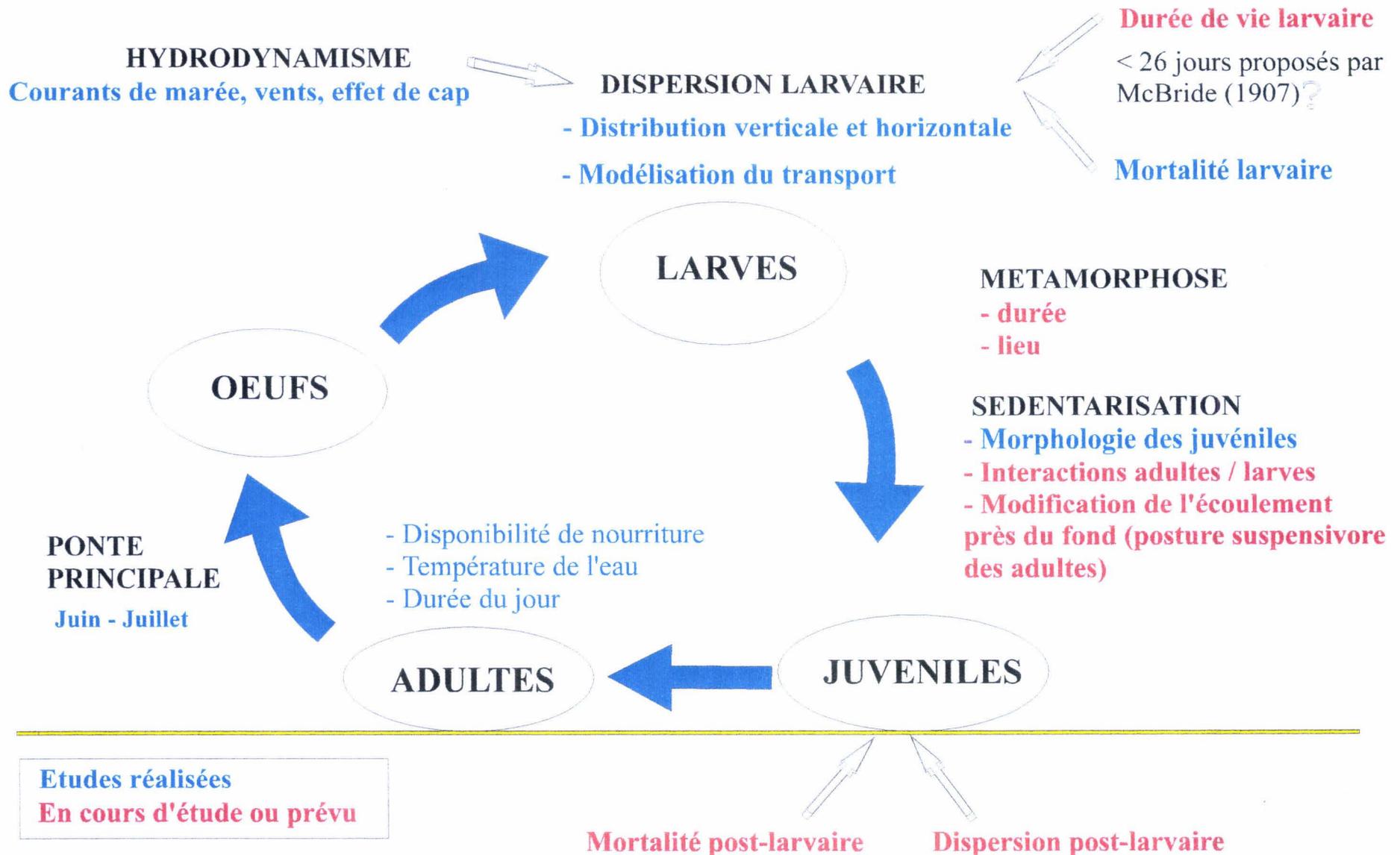


Figure 86 : Schéma conceptuel du recrutement de l'ophiure *Ophiothrix fragilis*, espèce à cycle benthopélagique.

L'analyse des résultats obtenus lors des études des différentes écophases du cycle benthopélagique de l'ophiure, *Ophiothrix fragilis*, permet de développer au moins en partie un schéma conceptuel du recrutement de l'espèce (Figure 86) mettant l'accent sur les principaux facteurs biologiques et contraintes hydrodynamiques qui le régulent.

Maturation gonadique et ponte

Le type de cycle de reproduction d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) est couramment observé chez les ophiures. Il consiste en un enchaînement entre la période de ponte (étalé sur plusieurs mois), la période de croissance gonadique (gamétogenèse et croissance germinale) et celle de repos gonadique (resting phase), pendant laquelle les indices gonadiques sont minimaux (< 1,5 %). Cette phase de repos gonadique va permettre à l'espèce de limiter sa consommation énergétique à un moment où l'activité de nutrition diminue (mesurée indirectement par les modifications du taux d'excrétion de NH_4^+ ; Davoult *et al.*, 1991) en réponse à la diminution de la disponibilité de nourriture (Chlorophylle *a* < 1 $\mu\text{g.l}^{-1}$ et COP < 600 $\mu\text{g.l}^{-1}$; Quisthoudt, 1987). Ce type de comportement a été observé chez *Ophiura albida* qui limite sa croissance gonadique et sa nutrition après la ponte puis accélère sa vitellogenèse lors des apports plus importants de nutriment au printemps (Hendler, 1991). La phase de croissance gonadique d'*Ophiothrix fragilis* est relativement longue. Les indices gonadiques évoluent significativement de leur bas niveau de février jusqu'aux valeurs maximales de juin-juillet (4,5 à 7,4 % selon l'année et le sexe). Ce type de croissance gonadique a été observé chez *Ophiocoma nigra*, *Ophioderma brevispinum*, *Ophiocoma alexandri*, *Ophioderma longicaudum* et s'oppose par exemple, à celui observé chez *Amphioplus abditus* et *Ophiura ophiura* pour lesquelles la croissance gonadique est brutale et aboutit au stockage de gros ovocytes dans les gonades pendant l'hiver et à celui d'*Ophiura albida*, d'*Ophiothrix suensonii* qui présentent une croissance gonadique graduelle (Hendler, 1991). Les indices gonadiques évoluent de façon similaire chez les femelles et chez les mâles d'*Ophiothrix fragilis*, mais les niveaux atteints sont différents, probablement à cause de différences dans l'attribution et l'utilisation des nutriments dans les ovaires et les testicules au niveau cellulaire.

La période de ponte étalée sur plusieurs mois semble résulter d'une succession de libération de gamètes par des individus différents plutôt que par une ponte multiple par un même individu. Une certaine hétérogénéité des indices gonadiques liée à la présence simultanée de stades gonadiques différents est observée et les individus des recrutements secondaires apparaissent capables de maturer plus précocement que ceux qui sont issus du recrutement principal (Davoult *et al.*, 1990a). Dans notre étude, les indices chutent considérablement à la fin du mois de juillet pour revenir très rapidement à leur niveau minimal hivernal, alors que les phénomènes de ponte répétées pour un individu se matérialisent par une décroissance graduelle de l'indice gonadique (*Amphioplus abditus* et *Ophiothrix orstedii* ; Hendler, 1991). La multiplicité des pontes va assurer

la réussite d'au moins un recrutement benthique. En effet, comme le suggère Thouzeau (1989) qui a constaté le même phénomène chez *Pecten maximus* en baie de Saint Briec : "la multiplicité des pontes augmente la probabilité d'adéquation des processus physiques et biologiques pour l'une au moins des émissions tant en ce qui concerne la qualité des œufs émis que le devenir des larves pélagiques".

Ce schéma de maturation gonadique et de ponte de la population d'*Ophiothrix fragilis* du détroit du Pas de Calais marque la relative stabilité de ces processus pour les années 1995 et 1996 et semble pouvoir être généralisable à la vue de résultats comparables obtenus sur la même population en 1987 et 1989 par Gounin (1993). Une étude entreprise sur une population d'*Ophiothrix fragilis* au large de Roscoff (Finistère) a mis en évidence un schéma d'évolution similaire lors de la maturation et de la ponte, mais avec des niveaux d'indice gonadique très inférieurs à ceux de la population du détroit du Pas de Calais (indices gonadiques < 2,7 % chez les femelles et 3,7 % chez les mâles). La variabilité spatiale, plus importante que la variabilité temporelle, semble être en partie liée à des différences de disponibilité de nourriture, la région de Roscoff étant moins productive que celle du détroit (Hoch, 1995). L'aspect qualitatif de la nourriture pourrait également intervenir. Dans le détroit du Pas de Calais, la réponse métabolique des ophiures en termes de nutrition et d'excrétion ammoniacuée augmente considérablement de mars à juillet (début de maturation jusqu'à la ponte) (Davoult *et al.*, 1991) et confirme l'absence de limitation par la nourriture pour cette population. Au moment de la ponte, le flux de matière transféré du système benthique vers le système pélagique est par conséquent plus important pour la population du détroit du Pas de Calais (Lefebvre *et al.*, 1999). Compte tenu de l'estimation des stocks et des productions par Davoult *et al.* (1998), la ponte représente pour les femelles jusqu'à 23,5 % du stock de carbone et 19,6 % du stock d'azote, pour les mâles jusqu'à 8,8 % du stock de carbone et jusqu'à 10,9 % du stock d'azote. Ceci équivaut pour les femelles jusqu'à 15,9 % de la production de carbone et 13,4 % de la production d'azote, pour les mâles jusqu'à 5,9 % de la production de carbone et 7,4 % de la production d'azote.

En termes de constituants principaux des gonades, les teneurs en carbone et en azote des gonades femelles et mâles ne présentent pas de changement saisonnier lié au cycle de reproduction. Le niveau de carbone et d'azote dans les gonades est 3 à 4 fois supérieur à celui du corps entier seul (Davoult *et al.*, 1992). Les protéines présentent des changements significatifs dont l'évolution est tout à fait comparable à celle des indices gonadiques chez les femelles comme chez les mâles. Ces protéines constituent l'élément majeur des gonades femelles et mâles. Les glucides et les lipides présentent des changements saisonniers surtout chez les femelles. Leur valeur énergétique les implique dans les processus de vitellogenèse et de développement embryonnaire précoce par transferts des gonades aux ovocytes. L'augmentation de la part des lipides polaires aux dépens de celle des lipides neutres marque le développement des structures membranaires au cours de la maturation et souligne la non-obligation de constitution de réserves dans les œufs face à une ressource trophique suffisante. La mise à disposition des réserves pour les gamètes se fait par

échanges directs entre l'estomac et les gonades de par leur proximité et par l'intermédiaire des systèmes hémal, péri-hémal et péri-viscéral (Gounin, 1993).

Phase larvaire pélagique

Dans les communautés benthiques, les deux tiers des espèces possèdent une phase larvaire planctotrophe (Hendler, 1991). Les cycles de vie d'invertébrés benthiques marins à phase larvaire pélagique planctotrophe sont considérés comme avantageux principalement grâce aux potentialités de dispersion et parce qu'ils vont limiter la compétition vis-à-vis de la nourriture entre les parents et les jeunes et, entre les jeunes d'une même cohorte (Pechenik, 1999). D'un autre côté, ils vont exposer les larves à la prédation et risquent de provoquer un transport des larves vers des sites non favorables à la sédentarisation (Thorson, 1950 ; Mileikovskiy, 1971 ; Scheltema, 1974 ; Pechenik, 1999). Dans cette étude, la phase larvaire d'*Ophiothrix fragilis* a été caractérisée à différentes échelles : la saison, le cycle morte-eau/vive-eau et le cycle semi-diurne de la marée, en termes d'abondance des ophioplutei et des modalités de transport dans le contexte hydrodynamique du détroit du Pas de Calais.

A l'échelle du cycle saisonnier, les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* sont présents dans le détroit du Pas de Calais de juin à septembre. En 1995, deux périodes d'abondances maximales ont été révélées : fin juin avec jusqu'à 2992 ind.m⁻² et fin juillet avec jusqu'à 4320 ind.m⁻². En 1996, les abondances maximales ont été observées au début du mois de juin (880 ind.m⁻²), début août (512760 ind.m⁻²) et début septembre (1020 ind.m⁻²). L'échantillonnage entrepris au large de Roscoff en avril 1996 n'a permis de révéler la présence de larves qu'à partir du mois d'août. Les stades à 6 et à 8 bras étaient seuls présents (80 ind.m⁻² chacun). Ces mêmes stades ont été échantillonnés en septembre (respectivement, 40 et 72 ind.m⁻²) et 1 larve à 6 bras a été observée début octobre.

Dans le détroit du Pas de Calais, les injections de larves de stade à 2 bras dont l'âge est compris entre 1,5 et 2 jours correspondent à une émission par la population locale. Si l'on considère la chronologie du développement des larves selon McBride (1907), il est possible de visualiser des transitions entre stades larvaires à l'échelle des quelques jours séparant les échantillons. Ainsi, il est apparu au moins 8 cohortes différentes en 1995 et 9 en 1996. Les fortes abondances de stades jeunes à la fin du mois de juillet et au début du mois d'août puis la prépondérance des stades âgés à la fin du mois d'août et au début du mois de septembre confirment les observations démographiques de Davoult *et al.* (1990a) selon lesquelles le recrutement principal de l'espèce se produit fin août-début septembre.

Les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* présentent lors de leur développement des changements de forme importants liés à l'acquisition de bras supplémentaires mais aussi à la croissance de leur

Durée de vie larvaire de 26 jours

Vent nul

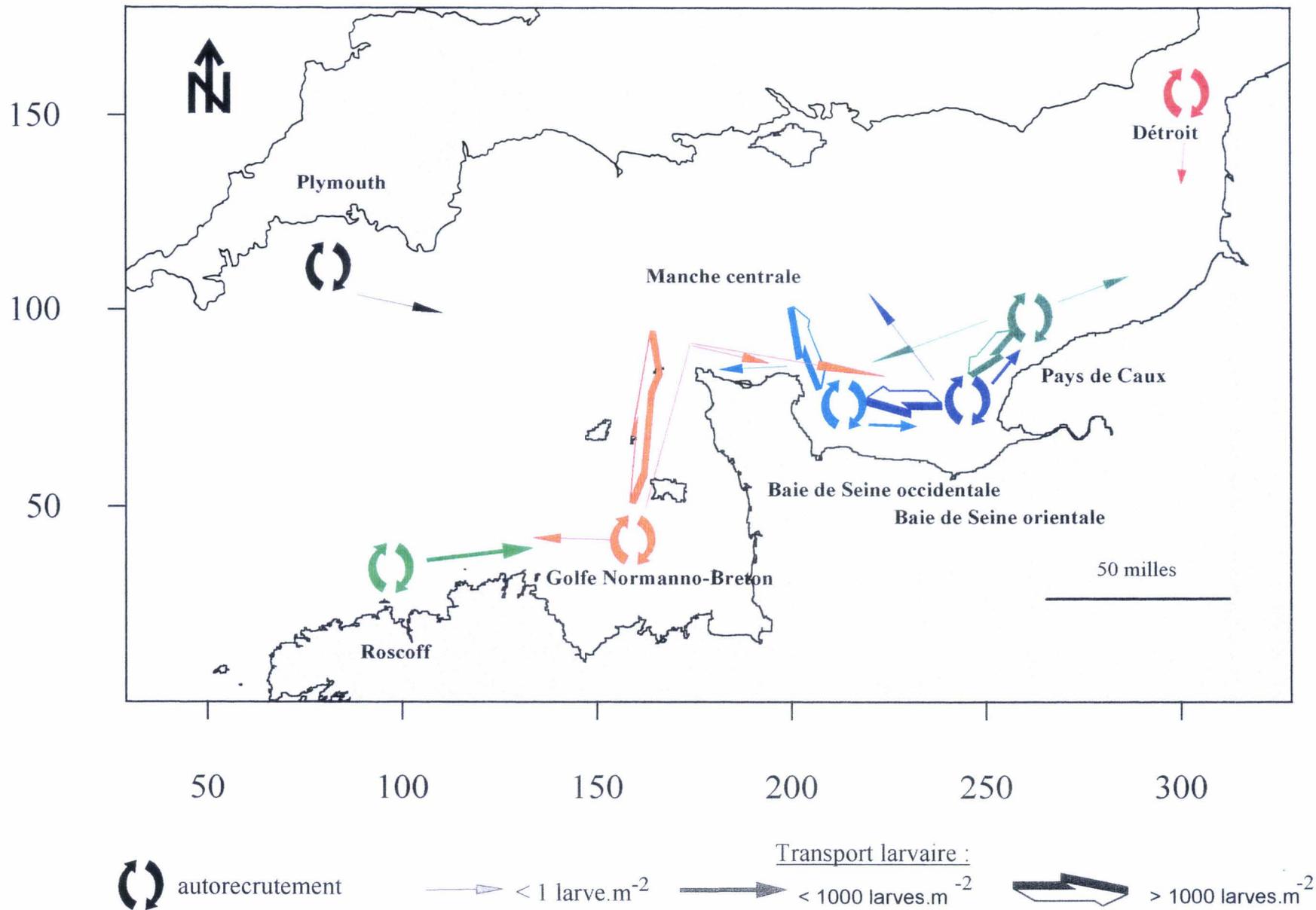


Figure 87 : Bilan de la modélisation du transport larvaire d'*Ophiothrix fragilis* en Manche (durée de vie larvaire de 26 jours et condition de vent nul).

corps et de leurs bras postéro-latéraux. La longueur du corps des ophioplutei varie fortement entre les stades 2 et 8 bras, de $0,157 \pm 0,005$ mm à $0,274 \pm 0,004$ mm. La longueur du bras postéro-latéral évolue entre $0,355 \pm 0,014$ mm et $1,495 \pm 0,191$ mm entre ces mêmes stades. La longueur du corps est multipliée par 1,7 alors que celle des bras postéro-latéraux est multipliée par 4,2. Lors du développement larvaire, une période de transition critique apparaît avant le stade ultime à 8 bras : les individus qui ont changé de stade larvaire (acquisition de bras supplémentaires) sans changer de taille vont disparaître. Les ophioplutei de stades 2 à 6 bras favorisent la croissance de leur corps alors que les individus de stade à 8 bras favorisent la croissance de leur bras. Ce changement de stratégie est probablement lié à une nécessité d'accumulation de réserves lors du stade à 8 bras précédant la métamorphose et donc la fermeture de la bouche (Hendler, 1991).

A l'échelle du cycle morte-eau/vive-eau, le milieu est généralement homogène avec un taux de dissipation de l'énergie turbulente de la marée important et supérieur à celui du vent. Dans ces conditions, les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* sont la plupart du temps distribués de façon homogène sur toute la hauteur de la colonne d'eau et se comportent comme des particules passives. Les ophioplutei s'avèrent incapables d'exprimer leur potentialité physique à se déplacer grâce à leur bande ciliée (Mortensen, 1920, 1931 ; Stancyk, 1973 ; Hendler, 1979) face à un hydrodynamisme trop important. Ils sont sous le contrôle des forces de viscosité lors de leurs déplacements. L'accroissement de la longueur des bras, notamment les bras postéro-latéraux, augmente les forces de résistance pour contrecarrer l'augmentation de la densité de la larve au cours de son développement et facilite ainsi la dispersion en l'empêchant d'entrer trop précocement en contact avec le substrat (Emlet, 1983).

A l'échelle de la Manche et de la durée de vie larvaire, la modélisation du transport larvaire d'*Ophiothrix fragilis* met en évidence des déplacements des nuages larvaires sous contrôle des processus advectif et diffusif et un rôle non négligeable du vent sur la forme et l'expansion des nuages dans une direction donnée. Le vent va induire un transport plus ou moins favorable à la rétention des larves près de leur zone d'émission ou à leur exportation vers des fonds propices. Cette action du vent est fonction de la durée de vie larvaire considérée. Chez les espèces à cycle pélagique plus court, son action est prépondérante (exemple de l'Annélide *Pectinaria koreni* en Baie de Seine ; Thiébaud, 1994). Chez une espèce à durée de vie plus longue comme *Ophiothrix fragilis*, les changements de direction et d'intensité du vent peuvent atténuer ou annuler son effet (Salomon, 1990) et limitent ainsi son impact sur la dissémination larvaire. La modélisation du transport larvaire pendant une phase dispersive de $26 \text{ jours} \pm 20 \%$ montrent que les différentes populations d'ophiures considérées en Manche présentent toutes une capacité élevée de rétention des ophioplutei au niveau des aires sédimentaires favorables, ce qui optimise le recrutement et explique certainement en partie leur renouvellement et leur stabilité spatio-temporelle (Figure 87).

Le modèle rend également compte de possibilités de communication entre populations qui vont assurer une origine multiple des larves pour un site et renforcer la sédentarisation et le

recrutement (Figure 87). Seule la population de Plymouth reste isolée du reste de la Manche quelles que soient la durée de la phase dispersive et le secteur de vent dominant. Les communications sont importantes entre les populations d'un même bassin de la Manche et sont plus restreintes entre les bassins occidentaux et orientaux. A l'échelle de quelques années, cette communication va également permettre un brassage génétique au niveau de ces populations dont le renouvellement est essentiellement d'origine autochtone. Cette homogénéisation génétique entre populations est courante chez les Echinodermes (Benzie, 1992 ; Hunt, 1993 ; Williams & Benzie, 1996). A l'échelle de l'évolution des cycles de vie des espèces, il semble que le maintien d'une phase dispersive longue chez *Ophiothrix fragilis* confère certains avantages. La potentialité importante de dispersion des ophioplutei va permettre d'étendre l'aire géographique de présence de l'espèce. Comme le rappelle Pechenik (1999), la dispersion peut permettre la recolonisation suite à une extinction locale et réduit la probabilité de dérive génétique et de croisements consanguins par apport de larves d'origine allochtone. A l'échelle des temps géologiques, les risques d'extinction sont mineurs et la pérennité de ces populations est favorisée. Les populations d'*Ophiothrix fragilis* de la Manche fonctionnent au moins en partie comme une métapopulation, conformément à la définition de Levins (1969, 1970) selon laquelle une métapopulation correspond à un ensemble de sous-populations plus ou moins séparées et interconnectées par des phénomènes de dispersion et qui selon Blondel (1995) correspond à des populations éclatées dans l'espace échangeant des informations génétiques. La population du large de Plymouth semble constituer une exception à ce mode de fonctionnement puisqu'elle reste relativement isolée du reste de la Manche du point de vue des échanges larvaires.

L'étude du polymorphisme enzymatique de l'espèce a été mise en oeuvre afin de valider indirectement les hypothèses concernant le rôle de l'hydrodynamisme sur la dispersion larvaire et sur les relations entre populations. Les premiers résultats d'analyses (populations tests de Roscoff, du Pays de Caux et du détroit du Pas de Calais) indiquent un isolement relatif entre les bassins occidentaux et orientaux (Scaps et collaborateurs, données non publiées) comme le suggère le modèle. Ces premiers résultats seront complétés par des analyses au niveau de populations intermédiaires, notamment dans le golfe Normanno-Breton et en Baie de Seine, afin de vérifier les possibilités de transferts génétiques (analyses en cours). La population du large de Plymouth pourrait être utilisée comme référence du point de vue des systèmes enzymatiques représentatifs d'une population isolée vis à vis du reste de la Manche. De même, il serait intéressant d'examiner les adultes et les individus récemment sédentarisés du point de vue de leur patrimoine génétique pour confirmer la dominance de l'autorecrutement et pour étudier le rôle des apports allochtones secondaires d'ophioplutei sur la génétique des populations. Cependant, la mise en oeuvre de telles analyses se heurte au problème de la fiabilité statistique des résultats quand la technique impose l'utilisation d'un nombre restreint d'individus.

A l'échelle du cycle de la marée, le nuage larvaire d'*Ophiothrix fragilis* est transporté passivement en fonction du déplacement alternatif et parallèle à la côte des masses d'eau. Les

études de la distribution verticale des ophioplutei n'ont pas permis de révéler l'existence de migration nyctémérale, de migration tidale ou de migration ontogénique leur permettant de réguler activement à un moment ou à un autre du cycle de la marée ou de leur développement leur position dans la colonne d'eau et ce, quelles que soient les conditions liées au cycle morte-eau/vive-eau. La radiale échantillonnée au large du cap Gris-Nez a permis de mettre en évidence la présence d'ophioplutei de différents stades et en quantité variable, de la station la plus côtière à la station la plus au large (2,5 à 5 milles de la côte, respectivement). Ces résultats contrastent avec ceux de Brylinski (1986) (prélèvements au mois de juin) où les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* sont absents de la zone intermédiaire (grossièrement entre les isobathes 20 et 30 m) au sud du cap Gris-Nez et se répartissent en deux populations : l'une côtière, l'autre plus au large. Il remarque également que les jeunes larves diffusent vers le large alors que les larves plus âgées reviennent à la côte. Ces observations laissent pressentir l'existence de phénomènes particuliers liés à la présence du cap et favorables à un mélange des eaux et par conséquent des populations larvaires au niveau des zones présentant les plus fortes densités d'ophiures adultes.

Les ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* sont plus abondantes dans les eaux côtières. Cette localisation préférentielle des larves a été signalée par Mileikovsky (1968) et Semenova *et al.* (1964). Certaines études suggèrent l'existence de mécanismes permettant un maintien de la position côtière (Allredge & Hamner, 1980 ; Shanks, 1988, 1995). Dans le détroit du Pas de Calais, la présence des ophioplutei en zone côtière est tout à fait favorable du point de vue de la ressource trophique. Au niveau de la zone intermédiaire entre les eaux côtières et les eaux du large, l'équilibre entre la fraction minérale et la fraction organique (Gounin, 1993) est favorable au développement des bancs denses d'ophiures adultes (régime suspensivore). Cette présence des adultes semble indispensable à la sédentarisation et à l'établissement des juvéniles, puisqu'aucun recrutement n'a été observé sur d'autres peuplements ou sur le peuplement des cailloutis en dehors de la population d'adultes (Davoult *et al.*, 1990b). Thorson (1966), Warner (1971) et Hendler (1975) évoquent cette possibilité de reconnaissance ou d'attraction entre les larves et les adultes. Au niveau de la population du détroit du Pas de Calais, la modélisation a mis en évidence une possibilité de rétention non négligeable, suffisante pour assurer un autorecruement. Cette possibilité d'auto-alimentation de la population a été pressentie lors de l'étude de la répartition horizontale des larves (chapitre VII). Des phénomènes locaux tels qu'une rétention des larves dans la baie de Wissant ou un transport dans un système giratoire (Prandle, 1993 ; Prandle & Player, 1993) ont été envisagés comme permettant un maintien relatif des ophioplutei dans le détroit, sous réserve d'une modification de la valeur de la durée de vie larvaire de 26 jours probablement surestimée par McBride (1907). La caractérisation des masses d'eau en terme de salinité et de température a permis de révéler un fonctionnement particulier au large du Cap Gris-Nez. Les masses d'eau côtière sont projetées vers le large lors du jusant, aussi bien en condition de vive-eau qu'en condition de morte-eau. Le vent peut agir sur ce mouvement de la masse d'eau. Par coefficient de marée moyen, un vent modéré de secteur sud-est est favorable à l'extension des masses d'eau et, par conséquent, des

larves qu'elles transportent vers le large (5 milles des côtes), alors qu'un vent de secteur sud-ouest la limite (2,5 milles des côtes). En grande vive-eau, le vent de secteur sud-ouest n'agit pas à l'encontre du mouvement transversal des eaux. Cette dynamique va permettre de mélanger des populations larvaires d'origines spatiale et temporelle différentes qui pouvaient être maintenues séparées de part et d'autre de la structure frontale dont le rôle de barrière physique a été prouvé en amont du cap Gris-Nez (Lagadeuc & Brylinski, 1990 ; Brylinski *et al.*, 1991). Les larves compétentes projetées ainsi vers le large vont pouvoir sédentariser au niveau des zones de plus fortes densité d'adultes (à proximité de l'isobathe des 30 m).

Recrutement

Le recrutement implique la sédentarisation et la métamorphose (Scheltema, 1974 ; Butman, 1987). Chez *Ophiothrix fragilis*, les observations *in situ* ne permettent pas de déterminer la séquence exacte expliquant la présence d'individus immédiatement post-métamorphiques au niveau de la population d'adultes. Deux possibilités sont à envisager : (i) les ophioplutei âgés présentent une phase de contact/exploration et ne se métamorphosent qu'après avoir accepté un substrat déjà colonisé par les adultes. Un retard de métamorphose peut être envisagé pendant cette phase exploratoire (Stancyk, 1973 ; Mladenov, 1985). Cependant, la larve ne peut prolonger ce délai indéfiniment (Hendler, 1991) et se métamorphosera alors dans des conditions sous-optimales ou désavantageuses (Pechenik, 1999), (ii) la métamorphose se produit en pleine eau en réponse à un signal endocrine (Banse, 1956 ; Chia, 1978) et les larves sédentarisent en grand nombre au niveau de substrats qui ne sont pas forcément favorables (Banse, 1956). Dans un cas comme dans l'autre, lorsque la sédentarisation se produit à proximité d'une aire occupée par des adultes, la sédentarisation pourrait être favorisée par des modifications de l'écoulement près du fond liées à la présence des bras des ophiures adultes tendus dans le courant. Ce rôle des bras des ophiures sur la circulation à petite échelle résultant en un dépôt accru de particules a été observé chez l'ophiure *Amphiura chiajei* (Munday & Keegan, 1992) et est confirmé expérimentalement par l'utilisation de cylindres (assimilables à des bras) soumis à des régimes de circulation différents (Eckman, 1983 ; Nowell & Jumars, 1984).

Si la métamorphose précède la sédentarisation, la présence sur les bras de piquants différenciés en crochets (Stewart, 1856 ; Champion, 1997 ; chapitre V) va permettre un ancrage efficace du juvénile au niveau des podias des adultes. La flexibilité et la longueur réduites des bras des juvéniles empêchant une activité suspensivore optimale, leur localisation sur les podias des adultes leur permet d'être à proximité immédiate des particules alimentaires qui transitent au niveau de la face orale des bras des adultes. Au-delà de 0,2 mm et jusque 4 mm de diamètre de disque, les juvéniles vont se déplacer sur les adultes au niveau de la surface orale des bras, vers les interradii et les bourses, où ils pourront momentanément s'affranchir des conditions hydrodynamiques défavorables à leur maintien au niveau de la population ou éviter le contact avec d'éventuels

prédateurs. Les individus dont le diamètre du disque est supérieur à 4 mm se situent la plupart du temps au niveau de la surface aborale du disque des adultes et peuvent alors présenter une activité suspensivore caractéristique (bras levés dans le courant).

Bien que présentant un cycle de vie typique d'espèce à phase larvaire pélagique, *Ophiothrix fragilis* semble avoir emprunté au cycle de vie abrégé (voir détails dans Hendler, 1991) son mode de protection des juvéniles. L'étroite relation entre les adultes et les jeunes recrues va limiter la mortalité post-larvaire, qui s'avère être un élément déterminant chez de nombreuses espèces (Bachelet, 1987 ; Lambert, 1991), en permettant un accès plus facile à la ressource trophique et en assurant une protection vis à vis de prédateurs potentiels.

La modélisation du transport larvaire d'*Ophiothrix fragilis* a mis en évidence de grandes possibilités de rétention des ophioplutei au niveau de leurs aires d'émission après des phases dispersives de 21 à 31 jours et sous conditions de vent nul ou dominant de secteur SO ou NE (Figure 87). Le modèle prédit une rétention de 3059 à $6,1 \cdot 10^6$ larves.m⁻² toutes durée de vie larvaire confondues et selon le site et les conditions considérées. Ces densités larvaires seraient suffisantes pour assurer la pérennité des populations fonctionnant ainsi principalement par autorecrutement. Ces populations sont dites fermées (Bourgoin *et al.*, 1991 ; Lamare, 1998 ; Sewell & Watson, 1993) et s'opposent ainsi aux populations ouvertes où le recrutement sera faible et irrégulier, principalement à cause d'un découplage entre la reproduction et le recrutement (Hughes, 1990) et de la variabilité de l'apport larvaire associé à une phase de transport spatialement et temporellement étendue (Vance, 1980 et 1984). Ce fonctionnement en mode fermé est rare parmi les espèces marines possédant une phase larvaire pélagique relativement longue (Lamare, 1998) et apparaît comme une exception qui contraste avec l'idée reçue d'une dynamique de population ouverte pour les invertébrés benthiques marins (Sewell & Watson, 1993). Selon Coe (1956), il y a peu de chance qu'une grande proportion de larves sédentarise à proximité immédiate de leur lieu d'origine, mis à part dans les baies et les pièces d'eau confinées.

La présence d'individus post-métamorphiques dans la colonne d'eau, outre le fait de suggérer une métamorphose en pleine eau, pourrait résulter de processus de remise en suspension des juvéniles dont le rôle peut être très important dans la structuration et la dynamique de populations benthiques (Martel & Chia, 1991 ; Thiébaud *et al.*, 1996).

Perspectives

(1) Cette étude constitue en premier lieu une contribution à la connaissance de la biologie des échinodermes dans les écosystèmes marins benthiques. La quantité de larves dans le plancton, par exemple en Mer du Nord, s'accroît de façon régulière depuis le début des années 1970 avec en parallèle un accroissement de la macrofaune échinodermique.

(2) L'étude de la phase larvaire chez *Ophiothrix fragilis* s'est "limitée" à une approche *in situ* qui a laissé plusieurs points obscurs. Il s'agira tout d'abord de produire en conditions contrôlées de laboratoire d'importantes quantités de larves afin d'aborder par la méthode expérimentale les processus de fixation/métamorphose/recrutement.

Ceci devrait permettre une estimation de l'aptitude des larves à initier et à achever leur métamorphose en testant leur âge à la compétence, leur état de satiété.

- La qualité de l'environnement benthique du point de vue des propriétés qu'il a d'induire la métamorphose devra être prise en considération en mesurant l'impact de différents signaux (films épibenthiques, type de sédiment, présence de juvéniles et/ou d'adultes conspécifiques, ...) sur l'entrée en métamorphose.

- L'identification des exigences spécifiques des individus post-métamorphiques pour leur permettre de réaliser leur survie et d'assurer leur croissance devra être envisagé pour cette espèce dont les juvéniles s'observent dans les bourses des adultes alors qu'elle passe par une larve planctonique typique.

- Un autre aspect à envisager est l'importance de la cinétique des populations de recrues sur la structuration spatiale des populations adultes grâce à l'étude du rôle des interactions biotiques sur le devenir des populations de recrues : interactions adultes/recrues, interactions recrues/recrues et prédatons. Lors de cette phase de l'étude, il s'agira de considérer les effets des structures biogéniques (bras levés lors de la nutrition) et d'une manière générale, des processus en couche limite de fond, sur la phase de sédentarisation.

- L'importance des post-larves et des juvéniles sur la dynamique des populations devra être envisagé en terme de prédation, de mortalité naturelle, de compétition et de perturbations physiques (remises en suspension).

(3) Du point de vue de la modélisation du transport larvaire en Manche :

- La mesure de la fécondité effective (et non la fécondité potentielle) et de la qualité des ovocytes émis (diamètre, teneur en carbone) en fonction de la taille des individus et la mesure de l'influence de la structuration spatiale de la populations sur ces variables devront être prises en considération afin d'apporter quelques précisions quant au nombre de larves à injecter dans le système.

-L'existence de zones de rétention ou d'exportation de larves est susceptible d'entraîner une variabilité inter-sites de la cinétique du recrutement et de la structuration spatiale des populations qu'il sera nécessaire d'appréhender à partir d'observations de terrain. Il s'agira de comparer les

structures spatiales des populations d'adultes dans différents sites caractérisés par des schémas de dissémination différents, comme par exemple :

<u>Sites :</u>	<u>Caractéristiques :</u>
Plymouth	Système isolé
Roscoff	Forte rétention, peu d'effet du vent
Baie de Seine occidentale	rétention importante, effet du vent important
Baie de Seine orientale	rétention importante, effet du vent non négligeable
Détroit du Pas de Calais	Hydrodynamisme intense, effet du vent très important

Les connaissances acquises au cours de cette étude et complétées par des élevages d'ophioplutei devraient permettre de modifier les paramètres biologiques de base (fécondité, taux de mortalité larvaire, ...) du modèle de circulation des masses d'eau en Manche afin d'affiner les schémas de distribution des larves pour une large gamme de conditions géographiques, hydrodynamiques et météorologiques (réalisation de chroniques réelles de marée et de vent).

Deux outils complémentaires sont ainsi à développer. La modélisation de la dispersion larvaire qui fournit une mesure de flux potentiels de migrants pour différentes conditions hydrodynamiques et la génétique des populations qui devrait permettre de déterminer indirectement le flux réel de migrants à long terme. La poursuite des travaux de caractérisation du degré d'isolement génétique de différentes populations localisées le long des côtes françaises par polymorphisme enzymatique (P. Scaps, collaboration en cours) devrait permettre de confirmer les hypothèses de dispersion larvaire.

L'objectif à long terme est de déterminer l'influence de la phase larvaire dispersive sur la dynamique locale des populations adultes d'invertébrés à cycle benthopélagique en régime mégatidal et son implication dans le fonctionnement de l'écosystème. En combinant la modélisation et la génétique des populations, il s'agira de répondre aux questions suivantes :

- Quelle est l'efficacité des structures de rétention pour les différentes populations et sa variabilité à différentes échelles temporelles (coup de vent, variation climatique à long terme telle que la North Atlantic Oscillation) ?
- Quelle est le type de métapopulation constituée par l'espèce ? Quelle est la taille efficace de la population ?

BIBLIOGRAPHIE

- A -

- Aleyev Y.G., 1976. Biohydrodynamics and ecology of life forms of pelagial. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 61 (2): 137-147.
- Allain J.Y., 1974. Ecologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) (Echinodermata: Ophiuroidea) dans le Golfe Normanno-Breton. *Cah. Biol. Mar.*, 15 : 255-273.
- Allredge A.L. & W.M. Hamner, 1980. Recurring aggregation of zooplankton by a tidal current. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 10: 31-37.
- Anonyme, 1968. Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. *Service Hydrographique et Océanographique de la Marine*, Paris, 287 p.
- Anonyme, 1981. Synthèse des travaux de surveillance 1975-1979 du réseau national d'observation de la qualité du milieu marin. *Centre National d'Exploitation des Océans, R.N.O.*, 358 p.
- Anonyme, 1988. Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. *Service Hydrographique et Océanographique de la Marine*, Paris, 287 p.
- Aronson R.B., 1989. Brittlestar beds: low predation anachronisms in the British Isles. *Ecology*, 70: 856-865.

- B -

- Bachelet G., 1987. Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. *Thèse de Doctorat Etat Sciences, Université de Bordeaux I*, 478 p.
- Banse K., 1956. Über den transport von meroplanktischen larven aus dem Kattegat in die Kieler Bucht. *Ber. Deut. Wiss. Komm. Meeresforsch.*, 14: 147-164.
- Banse K., 1964. On the vertical distribution of zooplankton in the sea. *Prog. Oceanogr.*, 2: 53-125.
- Banse K., 1986. Vertical distribution and horizontal transport of planktonic larvae of Echinoderms and Polychaetes in an open coastal sea. *Bull. Mar. Sci.*, 39 (2): 162-175.
- Barker M.F. & R.A. Xu, 1991. Seasonal changes in biochemical composition of body walls, gonads and pyloric caeca in two populations of *Sclerasterias mollis* (Echinodermata: Asteroidea) during the annual reproductive cycle. *Mar. Biol.*, 109: 27-34.
- Barnabé G., 1989. Aquaculture, Vol. 1, Edition Techniques et Documentations-Lavoisier, Paris (2^{ème} édition), 565 p.
- Barnes H., 1975. Reproductive rhythms and some marine invertebrates: an introduction. *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 39 (suppl): 8-25.
- Basch L.V. & J.S. Pearse, 1995. Consequences of larval feeding environment for settlement and metamorphosis of a temperate Echinoderm. *Oceanol. Acta*, 19 (3/4): 273-285.

- Belgrano A., Vincx M., Dewarumez J. M., Richard A., Craeymeersch J. & C. Heip, 1990. Recruitment of meroplanktonic larvae in the Southern Bight of the North Sea. *Oceanis*, 16 (3): 225-243.
- Bender K., 1972. The orthonectid, *Rhopalura ophiocomae* (Giard), found in *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) and *Ophiura albida* (Forbes) from Norway. *Sarsia*, 49: 29-32.
- Bentley D., Dupont J. & A. Richard, 1981. Campagne Hydrobios. Paramètres physicochimiques. *Bull. R.N.O.*, 16 : 87-145.
- Bentley D., 1985. Caractéristiques physicochimiques des eaux du détroit du Pas de Calais. *J. Rech. Oceanogr.*, 10 : 69-71.
- Benzie J.A.H., 1992. Review of the genetics, dispersal and recruitment of crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci*). *Aust. J. Mar. Freshwater Sci.*, 43: 597-610.
- Bligh E.G. & W.J. Dyer, 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 37 (8): 911-917.
- Blondel J., 1995. Du théorique au concret : la biologie de la conservation. *Nature, Sciences, Sociétés*, hors-série : 10-18.
- Boidron-Métairon I. F., 1988. Morphological plasticity in laboratory-reared echinoplutei of *Dendraster excentricus* (Eschscholtz) and *Lytechinus variegatus* (Lamarck) in response to food conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 119: 31-41.
- Booolootian R.A., 1966. Reproductive physiology. In: *Physiology of Echinodermata*, Booolootian, Wiley & Sons (eds.). New-York & London, 561-613.
- Bourgain J.L., 1985. Etude de la dispersion des rejets des matériaux de dragages du port de Boulogne sur Mer sur le littoral du Pas de Calais. *Rapport interne, Bureau d'études du littoral du service maritime des ports de Boulogne sur Mer et de Calais, Station marine de Wimereux, Université de Lille*, 39 p.
- Bourgoin A. & M. Guillou, 1988. Démographie d'*Amphiura filiformis* (Echinodermata: Ophiuroidea) en baie de Concarneau (Finistère, France). *Oceanol. Acta*, 11 (1): 79-87.
- Bourgoin A. & M. Guillou, 1990. Variations in the reproductive cycle of *Acrocnida brachiata* (Echinodermata: Ophiuroidea) according to environment in the Bay of Douarnenez (Brittany). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 70: 57-66.
- Bourgoin A., Guillou M. & M. Glémarec, 1991. Environmental instability and demographic variability in *Acrocnida brachiata* (Echinodermata: Ophiuroidea) in Douarnenez Bay (Brittany: France). *Mar. Ecol.*, 12 (2): 89-104.
- Bowmer T., 1982. Reproduction in *Amphiura filiformis* (Echinodermata: Ophiuroidea): seasonality in gonad development. *Mar. Biol.*, 69: 281-290.
- Bradford M.M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 72: 248-254.

- Breton M. & J.C. Salomon, 1995. A 2D long term advection-dispersion model for the Channel and southern North Sea. Part A: Validation through comparison with artificial radionuclides. *J. Mar. Syst.*, 6: 495-513.
- Broom D., 1975. Aggregation behaviour of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55: 191-197.
- Brun E., 1969. Aggregation of *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) (Echinodermata: Ophiuroidea). *Nytt. Mag. Zool.*, 17: 153-160.
- Brunet C., Brylinski J.M. & S. Frontier, 1992. Productivity, photosynthetic pigments and hydrology along an inshore-offshore transect in the English Channel. *J. Plankton Res.*, 14 (1): 1541-1552.
- Brunet C., 1994. Analyse des pigments photosynthétiques par HPLC : communautés phytoplanctoniques et productivité primaire en Manche Orientale. *Thèse de l'Université de Paris VI*, 364 p.
- Brylinski J. M., 1975. Etude du zooplancton marin de la région de Boulogne sur Mer. *D.E.A. Sciences Naturelles, Université de Lille I, Station Marine de Wimereux*, 90 p.
- Brylinski J. M., Dupont J., & D. Bentley, 1984. Conditions hydrologiques au large du cap Gris-Nez (France): premiers résultats. *Oceanol. Acta*, 9: 457-467.
- Brylinski J. M., 1986. Méthode de détection des gradients faunistiques : les courbes FCT. Répartition du zooplancton au large du Cap Gris-Nez (France). *Oceanol. Acta*, 9 (4): 457-467.
- Brylinski J. M., Bentley D. & C. Quisthoudt, 1988. Discontinuité hydrobiologique dans le détroit du Pas de Calais. *J. Plankton Res.*, 9 (5): 995-1002.
- Brylinski J. M. & Y. Lagadeuc, 1990. L'interface eaux côtières/eaux du large dans le Pas de Calais (côte française): une zone frontale. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 311 (2): 535-540.
- Brylinski J.M., Lagadeuc Y., Gentilhomme V., Dupont J.P., Lafite R., Dupeuple P.A., Huault M.F., Auger Y., Puskaric E., Wartel M. & L. Cabioch, 1991. Le fleuve côtier : un phénomène hydrologique important en Manche Orientale. Exemple du Pas de Calais. *Oceanol. Acta*, 11 (Vol. spec.): 197-203.
- Brylinski J. M. & D. Aelbrecht, 1993. Plankton transfers and coastal front in the Dover Strait. *Oceanol. Acta*, 16 (5/6): 671-676.
- Buchanan J.B. & J.J. Moore, 1986. Long-term studies at a benthic station of the coast of Northumberland. *Hydrobiologia*, 142: 121-127.
- Butman C.A., 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of patterns explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 25: 113-165.
- Butman C.A., Grassle J.P. & C.M. Webb, 1988. Horizontal swimming and gravitational sinking of *Capitella sp.* (Annelida: Polychaeta) larvae: implication for settlement. *Ophelia*, 29 (1): 43-57.

Byrne M., 1990. Annual reproductive cycles of the commercial sea urchin *Paracentrotus lividus* from an exposed intertidal and a sheltered subtidal habitat on the west coast of Ireland. *Mar. Biol.*, 104: 275-289.

- C -

Cabioch L., 1961. Résultats obtenus par l'emploi de la photographie sous-marine sur les fonds du large de Roscoff. *Helg. wiss. Meeresunters.*, 15: 361-370.

Cabioch L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. Mar.*, 9 (5): 493-720.

Cabioch L. & R. Glaçon, 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la baie de Somme au Pas de Calais. *C.R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, 280: 491-494.

Cabioch L. & R. Glaçon, 1977. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, du Cap d'Antifer à la baie de Somme. *C.R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, 285: 209-212.

Cameron R.A. & S.C. Schroeder, 1980. Sea urchin recruitment: effect of substrate selection on juvenile distribution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2: 243-247.

Cameron R.A. & S.S. Rumrill, 1982. Larval abundance and recruitment of the sand dollar *Dendraster excentricus* in Monterey Bay, California, USA. *Mar. Biol.*, 71: 197-202.

Cameron R.A., 1986. Introduction to the invertebrate larval biology workshop: a brief background. *Bull. Mar. Sci.*, 39 (2): 145-161.

Campion J., 1997. Etude bioécologique des prairies à ophiures: cycles de reproduction, émergence larvaire et analyse des juvéniles chez l'espèce *Ophiothrix fragilis* (Ophiuroidea, Echinodermata) en Manche-Mer du Nord. *Mémoire de licence en sciences naturelles, Université de Mons-Hainaut*, 49 p.

Chadwick H.C., 1914. Echinoderm larvae of Port Erin. *Proc. Trans. Liverp. Biol. Soc.*, 28: 467-498.

Cherbonnier G., 1951. Inventaire de la faune marine de Roscoff: Echinodermes. *Edit. Stat. Biol. Roscoff*, 1-15.

Chia F.S., 1978. Perspectives: Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. In: *Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae*, F.S. Chia & M.E. Rice (eds). Elsevier, New York, 283-285.

Chia F.S. & L.R. Bickell, 1983. Echinodermata. In: *Reproductive biology of invertebrates. Vol. II. Spermatogenesis and sperm function*, K.G. & R.G. Adiyodi (eds). Wiley and Sons, Ltd., 545-619.

Chia F.S., Buckland-Nicks J. & C.M. Young, 1984. Locomotion of marine invertebrate larvae: a review. *Can. J. Zool.*, 62: 1205-1222.

Chiu S.T., 1988. Reproductive biology of *Anthocidaris crassispina* (Echinodermata: Echinoidea) in Hong-Kong. In: *Echinoderm Biology*. Burket et al. (eds). Balkema, Rotterdam.

- Coe W.R., 1956. Fluctuations in populations of littoral marine invertebrates. *J. mar. Res.*, 15: 212-232.
- Crisp D.J., 1974. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae. In: *Chemoreception in marine organisms*. Grant P.T. & A.M. Mackie (eds). Academic Press, New York, 177-265.
- Cronin T.W., 1982. Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 17: 207-220.

- D -

- Dauvin J.C. & F. Ibanez, 1986. Variations à long terme (1977-1985) du peuplement des sables fins de la Pierre Noire (Baie de Morlaix, Manche occidentale): analyse statistique de l'évolution structurale. *Hydrobiologia*, 142: 171-186.
- Dauvin J.C., Dewarumez J.M., Elkaim B., Bernardo D., Fromentin J.M. & F. Ibanez, 1993. Cinétique de *Abra alba* (Mollusque bivalve) de 1977 à 1991 en Manche-Mer du Nord. Relation avec les facteurs climatiques. *Oceanol. Acta*, 16: 413-422.
- David P., Berthou P., Noel P. & P. Jarne, 1997. Patchy recruitment patterns in marine invertebrates: a spatial test of the density-dependent hypothesis in the bivalve *Spisula ovalis*. *Oecologia*, 111: 331-340.
- Davoult D., 1988. Etude du peuplement des cailloutis à épibiose sessile et de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas de Calais (France). *Thèse de Doctorat, U.S.T.Lille Flandres Artois, Station Marine de Wimereux*, 213 p.
- Davoult D., 1989. Structure démographique et production de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas de Calais (France). *Vie mar.*, hors série, 10: 116-127.
- Davoult D., 1990. Biofaciés et structure trophique du peuplement des cailloutis du Pas de Calais (France). *Oceanol. Acta*, 13: 335-348.
- Davoult D., Gounin F. & A. Richard, 1990a. Dynamique et reproduction de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas de Calais (Manche orientale). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 138: 201-216.
- Davoult D., Gounin F. & A. Richard, 1990b. Ecologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) var. *pentaphyllum* du détroit du Pas de Calais (France). In: *Echinoderm Research*, De Ridder, Dubois, Lahaye & Jangoux (eds). Balkema, Rotterdam, 159-164.
- Davoult D., Gounin F. & M.A. Janquin, 1991. Ammonium excretion by the ophiurid *Ophiothrix fragilis* as function of season and tide. *Mar. Biol.*, 111: 425-429.
- Davoult D., Degros N., Janquin M.A. & B. Soyez, 1992. Biometrics, carbon and nitrogen content in the ophiuroid *Ophiothrix fragilis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 72: 915-918.
- Davoult D., Dewarumez J.M. & S. Frontier, 1993. Long term changes (1979-1990) in three benthic communities (eastern English Channel): use of factor analysis and rank-

- frequency diagrams for studying structural developments. *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 27: 415-426.
- Davoult D., Gounin F. & M.A. Janquin, 1994. Experimental nutrition in the suspension-feeding ophiurid *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) as a function of chlorophyll *a* flux. In: *Echinoderms Through Time*. David, Guille, Féral & Roux (eds). Balkema, Rotterdam, 399-403.
- Davoult D. & F. Gounin, 1995a. Suspension-feeding activity of a dense bed of *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) population at the water-sediment interface: time coupling of food availability and feeding behaviour of the species. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 41: 425-429.
- Davoult D. & F. Gounin, 1995b. Nitrogen excretion by a dense population of *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard). Role in the exchanges at the water-sediment interface. In: *Echinoderm Research*. Emson, Smith & Campbell (eds). Balkema, Rotterdam, 65-69.
- Davoult D., Dewailly F. & A. Migné, 1998. Carbon and nitrogen budget of a dense population of the suspension-feeding ophiuroid *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) in a macrotidal coastal system. In: *Proceedings of the ninth international Echinoderms conference*. San Francisco, California, 5-9 August 1996. Mooi & Telford (eds). Balkema, Rotterdam, 337-342.
- Dawydoff C., 1928. *Traité d'embryologie comparée des invertébrés*. Ch.III. Développement des Ophiurides. Masson & Cie. (ed), Paris, : 753-762.
- Dewarumez J.M., Quisthoudt C. & A. Richard, 1986. Suivi pluri-annuel du peuplement à *Abra alba* dans la partie méridionale de la Mer du Nord (région de Dunkerque - France). *Hydrobiologia*, 142 : 187-197.
- Dewarumez J.M., Davoult D., Prygiel J., Glaçon R. & A. Richard, 1988. Macrozoobenthic communities assemblages in the southern part of the North Sea (French coast). *Cost 647 Newsletter 1988*: 103-106 + 1 map.
- Dewarumez J.M., Davoult D., Sanvicente-Anorve L.E. & S. Frontier, 1992. Is the "muddy heterogeneous sediment assemblage" an ecotone between the pebbles community and the *Abra alba* community in the southern bight of the North sea ? *Neth. J. Sea Res.*, 30: 229-238.
- Duncan P.M., 1879. On some Ophiuroidea from the Korean Seas. *J. Linn. Soc. London Zool.*, 14: 445-482.
- Dupont J., Bentley D. & A. Richard, 1981. Suivi hydrobiologique du détroit du Pas de Calais. *J. Rech. Océanogr.*, 6 (1): 16.
- Dupont J.P., Lafite R., Huzault M.F., Lamboy M., Brylinski J.M. & P. Guéguéniat, 1991. La dynamique des masses d'eau et matière en suspension en Manche orientale. *Oceanol. Acta*, 11: 177-186.

- E -

- Eagle R.A., 1975. Natural fluctuations in a soft-bottom benthic community. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55: 865-878.
- Eckman J.E., 1983. Hydrodynamic processes affecting benthic-recruitment. *Limnol. Oceanogr.*, 28 (2): 241-257.
- Eckman J.E., 1990. A model of passive settlement by planktonic larvae onto bottoms of differing roughness. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 887-901.
- Eckman J.E., 1996. Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 200: 207-237.
- Ellien C., 1997. Modélisation du transport larvaire en Manche orientale et conséquences sur le recrutement : application à la population de *Pectinaria koreni* (Annélide, Polychète) en Baie de Seine. *D.E.A. d'Océanologie Biologique de l'Université de Paris VI*, 40 p.
- Ellien C., Thiébaud E., Barnay A-S., Dauvin J.C., Gentil F. & J.C. Salomon, 2000. The influence of variability in larval dispersal on the dynamics of a marine metapopulation. Example of *Pectinaria koreni* (Polychaeta) in the eastern English Channel. *Oceanol. Acta*, sous presse.
- Emlet R.B., 1983. Locomotion, drag, and the rigid skeleton of larval Echinoderms. *Biol. Bull.*, 164: 433-445.
- Emlet R.B., 1986. Larval production, dispersal and growth in a fjord: a case study on larvae of the sand dollar *Dendraster excentricus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 31: 245-254.

- F -

- Feldman A., 1995. Development rates in the larvae of the starfish *Asterias rubens* (Echinodermata: Asteroidea) with respect to two food rations. In: *Echinoderm Research*. Smith & Campbell (eds). Balkema, Rotterdam, 263-267.
- Fenaux L., 1970. Maturation of the gonads and seasonal cycle of planktonic larvae of the ophiuroid *Amphiura chiajei* (Forbes). *Biol. Bull.*, 138: 262-271.
- Fenaux L., 1972. Evolution saisonnière des gonades chez l'Ophiure *Ophioderma longicarida* (Retzius), Ophiuroidea. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 57 (2): 257-262.
- Fenaux L., Cellario C. & F. Rassoulzadegan, 1988. Sensitivity of different morphological stages of the larva of *Paracentrotus lividus* (Lamarck) to quantity and quality of food. In: *Echinoderm biology*. Burke D. et al. (eds). Balkema, Rotterdam: 259-266.
- Fenaux L., Strathmann M.F. & R.R. Strathmann, 1994. Five tests of food-limited growth of larvae in coastal waters by comparisons of rates of development and form of echinoplutei. *Limnol. Oceanogr.* 39 (1): 84-98.
- Fergusson J.C., 1982. Nutrient translocation. In: *Echinoderm nutrition..* Jangoux & Lawrence (eds). Balkema, Rotterdam, 373-393.

- Fernandez C., 1997. Effect of diet on the biochemical composition of *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoidea) under natural and rearing conditions (effect of diet on biochemical composition of urchins). *Comp. Biochem. Physiol.*, 118A (4): 1377-1384.
- Fewkes J.W., 1884. On the morphology of the lateral rods of the ophiuroid pluteus. *Am. Nat.*, 18: 431-432.
- Fontaine A.R., 1968. A new ophiuroid host for *Rhopalura ophiocomae* Giard (Orthonectidae: Mesozoa). *J. Parasit.*, 54: 1251-1252.
- Fortier L. & W.C. Legget, 1982. Fickian transport and the dispersal of fish larvae in estuaries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39: 1150-1163.
- Frontier S., 1972. Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 8: 121-132.
- Frontier S. & D. Pichod-Viale, 1991. Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution. Masson, Paris, 392 p.

- G -

- Gaines S.D. & J. Rougharden, 1985. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 82: 3707-3711.
- Gaines S.D. & M.D. Bertness, 1992. Dispersal of juveniles and variable recruitment in sessile marine species. *Letters to Nature*, 360: 579-580.
- Garvine R.W., Epifanio C.E., Epifanio C.C. & K.C. Wong, 1997. Transport and recruitment of blue crab larvae: a model with advection and mortality. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 45: 99-111.
- Gentil F., 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. *Thèse 3ème cycle, Université de Paris VI*, 70 p.
- Gentil F., L. Cabioch, 1997. Carte des peuplements macrobenthiques de la baie de Seine et de la Manche centrale sud. Station Biologique de Roscoff (ed).
- George S.B., 1990. Population and seasonal differences in egg quality of *Arbacia lixula* (Echinodermata: Echinoidea). *Invert. Reprod. Dev.*, 17: 111-121.
- George S.B., 1994. Phenotypic plasticity in the larvae of *Luidia foliolata* (Echinodermata: Asteroidea). *In: Echinoderms through time*. David, Guille, Féral & Roux (eds). Balkema, Rotterdam, 297-307.
- George S.B., 1995. Echinoderm egg and larval quality as a function of adult nutritional state. *Oceanol. Acta*, 19 (3-4): 297-308.
- Giard A., 1878. Particularités de reproduction de certains Echinodermes en rapport avec l'éthologie de ces animaux. *Bull. Sci. Dept. Nord Pays Voisins*, 2 (1) : 296-304.

- Giese A.C., 1959. Comparative Physiology: Annual reproductive cycles in marine invertebrates. *Ann. Rev. Physiol.*, 21: 547-576.
- Giese A.C., 1966. On the biochemical constitution of some Echinoderms. In: *Physiology of Echinodermata*. Boolootian R.A. (ed). Wiley (Interscience) New-York, 757-796.
- Giese A.C. & J.S. Pearse, 1974. Introduction: general principles. In: *Reproduction of Marine Invertebrates*. Vol. I. Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans. Academic Press, New York and London, 1-49.
- Glémarec M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse de doctorat de la Faculté des Sciences de Paris*, 167 p.
- Glémarec M., 1979. Les fluctuations temporelles des peuplement benthiques liées aux fluctuations climatiques. *Oceanol. Acta.*, 2 (3): 365-371.
- Gonor J.G., 1972. Gonad growth in the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson) (Echinodermata: Echinoidea) and the assumptions of gonad index methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 10: 89-103.
- Gosselin L.A. & P.Y. Qian, 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 146: 265-282.
- Gounin F. & A. Richard, 1992. Cycle reproducteur chez *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) dans le détroit du Pas de Calais: description et évolution saisonnière des gonades. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 117 (3): 321-328.
- Gounin F., 1993. L'ophiure *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) : biologie, éthologie alimentaire et rôle molysmologique dans le détroit du Pas de Calais (France). *Thèse de Doctorat, Université de Lille, Station Marine de Wimereux*, 210 p.
- Grave C., 1916. *Ophiura brevispina*. II. An embryological contribution and a study of the effect of yolk substance upon development and developmental processes. *J. Morphol.*, 27: 413-451.
- Greenfield L., Giese A.C., Farmanfarmanian A. & R.A. Boolootian, 1958. Cyclic biochemical changes in several Echinoderms. *J. Exp. Zool.*, 139: 507-524.
- Grioche A. & P. Koubbi, 1997. A preliminary study of the influence of a coastal frontal structure on ichthyoplankton assemblages in the English Channel. *J. Mar. Sci.*, 54: 93-104.
- Grioche A., Koubbi P. & B. Sautour, 1997. Ontogenic migration of *Pleuronectes flesus* larvae in the eastern English Channel. *J. Fish Biol.*, 51 (Suppl. A): 385-396.
- Gruvel A. & E. Fischer-Piette, 1939. Distribution de quelques communautés animales sessiles sur les fonds dragables de Granville à Bréhat. *Ann. Inst. Océanogr.*, 19 : 79-102.
- Guéguénat P., Bailly du Bois P., Salomon J.C., Masson M. & L. Cabioch, 1995. FLUXMANCHE radiotracers measurements: a contribution to the dynamics of the English Channel and North Sea. *J. Mar. Syst.*, 6: 483-494.
- Guille A., 1964. Contribution à l'étude de la systématique et de l'écologie d'*Ophiothrix quinquemaculata*, della chiaje. *Vie Milieu*, 15: 243-308.

- Guille A., 1971. Bionomie benthique de la côte française catalane. VI. Densités, biomasses et variations saisonnières de la macrofaune. *Vie Milieu*, 22 B (1): 93-158.
- Guillou M. & L.J.L. Lumingas, 1999. Variation in the reproductive strategy of the sea urchin *Spaerechinus granularis* (Echinodermata: Echinoidea) related to food availability. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 79: 131-136.

- H -

- Hallez P., 1899. Le Laboratoire Maritime de Zoologie du Portel et les Campagnes de dragage du Béroé, 28 p.
- Harold C., Lisin S., Light K.H. & S. Tudor, 1991. Isolating settlement from recruitment of sea urchins. *Mar. Biol.*, 99: 167-176.
- Hart M.W., 1991. Particle captures and the method of suspension feeding by Echinoderm larvae. *Biol. Bull.*, 180: 12-27.
- Hartl D.L., 1994. Génétique des populations. Flammarion Medecine Sciences, 320 p.
- Hartmann-Schröder G., 1971. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. Die tierwelt Deutschlands 58. G. Fischer Verlag, Jena, 594 p.
- Haury L.R., 1976. Small-scale pattern of a California current zooplankton assemblage. *Mar. Biol.*, 37: 137-157.
- Haury L.R. & P.H. Wiebe, 1982. Fine-scale multi-species aggregation of oceanic zooplankton. *Deep Sea Res.*, 29 (7A): 915-921.
- Hendler G., 1975. Adaptational significance of the patterns of ophiuroid development. *Amer. Zool.*, 15: 691-715.
- Hendler G., 1978. Development of *Amphioplus abditus* (Verrill) (Echinodermata: Ophiuroidea) II. Description and discussion of ophiuroid skeletal ontogeny and homologies. *Biol. Bull.*, 154: 79-95.
- Hendler G., 1979. Reproductive periodicity of ophiuroids (Echinodermata: Ophiuroidea) on the Atlantic and Pacific coasts of Panama. In: *Reproductive ecology of marine invertebrate*. Stancyk (ed). University of South Carolina press, Columbia, South Carolina, 145-156.
- Hendler G. & P.A. Tyler, 1986. The reproductive cycle of *Ophioderma brevispinum* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Mar. Ecol.*, 7 (2): 115-122.
- Hendler G., 1991. Echinodermata: Ophiuroidea. Chap. 6, 355-512. In: *Reproduction of marine invertebrates*. Volume VI. Echinoderms and Lophophorates. Giese A.C., Pearse J.S. & V.B. Pearse (eds). The Boxwood Press, Pacific Grove, California, 808 p.
- Highsmith R.C., 1982. Induced settlement and metamorphosis of sand dollar (*Dendraster excentricus*) larvae in predator-free sites: adult sand dollar beds. *Ecology*, 63 (2): 329-337.

- Hill A.E., 1991. Vertical migration in tidal currents. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 75: 39-54.
- Hill A.E., 1994. Horizontal zooplankton dispersal by diel vertical migration in S2 tidal currents on the northwest European continental shelf. *Cont. Shelf Res.*, 14: 491-506.
- Hily C., Girardot J.P. & B. Queguiner, 1988. Rythme tidal d'activité trophique d'*Ophiothrix fragilis* en rade de Brest. *C. R. Acad. Sc. Paris, sér. III*, 307 : 265-270.
- Himmelman J.H., 1981. Synchronisation of spawning in marine invertebrates by phytoplankton. In: *Advances in Invertebrate Reproduction*. W.J. Clark, Jr. & T.S. Adams (eds). Elsevier, New-York, 1-19.
- Himmelman J.H., Lavergne Y. & F. Axelsen, 1997. Variations saisonnières de la taille et de la composition chimique des gonades chez l'oursin vert, (*Strongylocentrotus droebachiensis*) de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation. Cahier d'information, 131, 34 p.
- Hinegardner R.T., 1969. Growth and development of the laboratory cultured sea urchin. *Biol. Bull.*, 137: 465-475.
- Hoch T., 1995. Modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant la production biologique en Manche (N, P, Si). *Thèse de doctorat de l'Université Paris VII. Spécialité: Biomathématiques*, 205 p.
- Hodge G., 1863. On the common brittle star (*Ophiocoma rosula*) with some remarks on the growth of the rays and their appendages. *Trans. Tyneside Natur. Field Club*, 5: 41-48.
- Holme N.A., 1953. The biomass of the bottom fauna of the English Channel off Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 32: 1-49.
- Holme N. A., 1966. The bottom fauna of the English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 57: 339-354.
- Holme N.A., 1983. Fluctuations in the benthos of the western English Channel. *Oceanol. Acta*, 121-124.
- Holme N.A., 1984. Fluctuations of *Ophiothrix fragilis* in the western English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 64: 351-378.
- Hudon C. & P. Fradette, 1993. Wind-induced advection of larval decapods into Baie de Plaisance (Iles de la Madeleine, Québec). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 1422-1434.
- Hughes T.P., 1990. Recruitment limitation, mortality and population regulation in open systems: a case study. *Ecology*, 71: 12-20.
- Hunt A., 1993. Effects of contrasting patterns of larval dispersal on the genetic connectedness of local populations of two intertidal starfish, *Patiriella calcar* and *P. exigua*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 92: 179-186.

- I -

Ibanez F. & J.C. Dauvin, 1988. Long term changes (1977-1987) in a muddy fine sand *Abra alba* - *Melinna palmata* community from the western English Channel: multivariate time-serie analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 49: 65-81.

- J -

Jangoux M., 1982. Excretion. In: *Echinoderm nutrition*. Jangoux & Lawrence (eds). Balkema, Rotterdam, 437-445.

Jorgensen C.B., 1981. Mortality, growth and grazing impact of a cohort of bivalve larvae, *Mytilus edulis* (Lamarck). *Ophelia*, 20: 185-192.

- K -

Karlson R.H. & D.R. Levitan, 1990. Recruitment-limitation in open populations of *Diadema antillarum*: an evaluation. *Oecologia*, 82: 40-44.

Keegan B.F., B.D.S. O'Connor & G.F. Konnecker, 1985. Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland. XX: Echinoderm aggregations. *Proc. R. Ir. Acad.*, 85 B: 91-99.

Keogh J.A. & P.V. Mladenov, 1993. Consequences of spatial and temporal variation in reproduction cycle for the fishery of the New Zealand echinoid, *Evechinus chloroticus*. In: *Echinoderm through time*. David, Guille, Féral & Roux (eds). Balkema, Rotterdam

Koehler R., 1921. Faune de France. I. Echinodermes. Librairie Fac. Sci. Paris, 210 p.

- L -

Lafite R., 1990. Caractérisation et dynamique des particules en suspension dans un domaine marin macrotidal influencé par un estuaire: l'exemple de la Baie de Seine orientale (France). *Thèse de doctorat de l'Université de Rouen*, 294 p.

Lagadeuc Y. & J.M. Brylinski, 1987. Transport larvaire et recrutement de *Polydora ciliata* (Annélide, Polychète) sur le littoral boulonnais. *Cah. Biol. Mar.*, 28: 537-550.

Lagadeuc Y., 1990. Processus hydrodynamique, dispersion larvaire et recrutement en régime mégatidal. Exemple de *Pectinaria koreni* (Annélide Polychète) en baie de Seine (Manche). *Thèse de doctorat de l'Université de Lille*, 279 p.

Lagadeuc Y., 1992. Répartition verticale des larves de *Pectinaria koreni* en Baie de Seine orientale : influence dur le transport et le recrutement. *Oceanol. Acta*, 15 : 109-118.

Lagadeuc Y., Boulé M. & J.J. Dobson, 1997. Effect of vertical mixing on the vertical distribution of copepods in coastal waters. *J. Plankton Res.*, 19 (9): 1183-1204.

- Lambert R., 1991. Recrutement d'espèces benthiques à larves pélagiques en régime mégatidal. Cas de *Pectinaria koreni* (Malmgren), Annélide polychète. *Thèse de doctorat de l'Université de Rennes I*, 176 p.
- Lamare M.D., 1998. Origin and transport of larvae of the sea urchin *Evechinus chloroticus* (Echinodermata: Echinoidea) in a New Zealand fjord. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 174: 107-121.
- Lane J.M. & J.M. Lawrence, 1979. Gonadal growth and gametogenesis in the sand dollar *Mellita quinquesperforata* (Leske, 1778). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 38: 271-285.
- Larsonneur C., Bouysset P. & J.P. Auffret, 1982. The superficial sediments of the English Channel and its Western approaches. *Sedimentology*, 29: 851-864.
- Lawrence J.M., Lawrence A.L. & A.C. Giese, 1966. Role of the gut as nutrient-storage organ in the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*). *Physio. Zool.*, 39: 281-290.
- Lawrence J.M., 1973. Level, content and caloric equivalents of the lipid, carbohydrate and protein in the body components of *Luidia clathrata* (Echinodermata: Asteroidea: Platyasterida) in Tampa Bay. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 11: 263-274.
- Lawrence J.M. & J.M. Lane, 1982. The utilization of nutrients by postmetamorphic Echinoderms. In: *Echinoderm nutrition*. Jangoux & Lawrence (eds). Balkema, Rotterdam, 331-371.
- Lawrence J.M., 1987. A functional biology of Echinoderms. John Hopkins University Press, Baltimore, 340 p.
- Leenderste J.J., 1970. A water quality simulation model for well mixed estuaries and coastal seas. Vol. I. Rand Corporation, Santa Monica, California, 71 p.
- Lefebvre A. & D. Davoult, 1997. Recrutement d'*Ophiothrix fragilis* (Echinoderme: Ophiuride) en Manche orientale: étude biométrique. *J. Rech. Océanogr.*, 22 (3): 109-116.
- Lefebvre A. & D. Davoult, 1998. Vertical distribution of the ophioplutei of *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata: Ophiuroidea) in the Dover Strait (Eastern English Channel). In : *Echinoderm Research*, Candia Carnevalli M.D. & F. Bonasoro (eds). Balkema, Rotterdam: 505-509.
- Lefebvre A., Davoult D., Gentil F. & M.A. Janquin, 1999. Spatio-temporal variability in the gonad growth of *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata: Ophiuroidea) in the English Channel and estimation of carbon and nitrogen outputs towards the pelagic system. *Hydrobiologia*, 414: 25-34.
- Lefebvre A. & D. Davoult, 2000. Larval distribution of *Ophiothrix fragilis* (Echinodermata: Ophiuroidea) in a macrotidal area, the Dover Strait (eastern English Channel, France). *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, in press.
- Lefèvre M., 1990. Interférence sur le recrutement benthique entre hydrodynamisme des masses d'eau et comportement larvaire. *Océanis*, 16 (3): 135-148.
- Lefranc G., 1970. Biologie de la morue du sud de la Mer du Nord et de la Manche orientale. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 34 (3) : 277-296.

- Legendre L. & P. Legendre, 1984. *Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques. 2^{nde} édition. Collection d'écologie 13. Masson, Paris et P.U.L. Québec, 254 p.*
- Levins R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entom. Soc. Am.*, 2: 75-108.
- Levins R., 1970. Extinction. In: Some mathematical questions in biology. Lecture on mathematics in life science. *Am. Soc.*, 2: 75-108.
- Lindley J.A., Gamble J.C. & H.G. Hunt, 1995. A change in the zooplankton of the central North Sea (55° to 58° N): a possible consequence of changes in the benthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 119: 299-303.
- Litvinova N.M., 1981. Behaviour of brittle stars *Ophiopholis aculeata* during the time of reproduction. *Zool. Zh.*, 60: 942-945.
- Lopez S., Turon X., Montero E., Palacin C., Duarte C.M. & I. Tarjuelo, 1998. Larval abundance, recruitment and early mortality in *Paracentrotus lividus* (Echinoidea). Interannual variability and plankton-benthos coupling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 172: 239-251.
- Lucas J.S., 1982. Quantitative studies of feeding and nutrition during larval development of the coral reef asteroid *Acanthaster planci* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 65: 173-193.

- M -

- McBride C.W., 1906. Report on the work done during the occupation of the British Association Table at Plymouth, June 1905. *London. Rep. Brit. Assoc. Advance. Sci.*, 183-185.
- McBride C.W., 1907. The development of *Ophiothrix fragilis*. *Q. J. Micros. Sci.*, 51: 557-606.
- McEdward L.R., 1984. Morphometric and metabolic analysis of the growth and form of an echinopluteus. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 82: 259-287.
- Mackas D.L. & R.W. Owen, 1982. Temporal and spatial resolution of pump sampling systems. *Deep Sea Res.*, 29 (7A): 883-892.
- McKenzie B.R. & W.C. Leggett, 1991. Quantifying the contributions of small-scale turbulence to the encounter rates between larval fish and their zooplankton prey: effect of wind and tide. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 73: 149-160.
- McKenzie B.R. & W.C. Leggett, 1993. Wind-based models for estimating the dissipation rates of turbulence energy in aquatic environments: empirical comparisons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 94: 207-216.
- Martel A. & F.S. Chia, 1991. Drifting and dispersal of small bivalves and gastropods with direct development. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 150: 131-147.

- Migné A., 1992. Richesse et hétérogénéité spatiale de l'épifaune suspensivore du peuplement des cailloutis (déroit du Pas de Calais, France). Perspectives d'évaluation de la production secondaire et des transferts de matière entre la masse d'eau et le peuplement. *D.E.A. d'Océanologie Biologique de l'Université de Lille*, 26 p.
- Migné A. & D. Davoult, 1995. Multi-scale heterogeneity in a macrobenthic epifauna community. *Hydrobiologia*, 300-301: 375-381.
- Migné A., 1996. Rôle des organismes suspensivores dans les transferts pelago-benthiques d'une zone de fort hydrodynamisme (Déroit du Pas de Calais, Manche orientale): flux et bilans d'azote et de carbone. *Thèse de doctorat de l'Université de Lille*, 181 p. + annexes.
- Migné A. & D. Davoult, 1997a. Distribution de la macrofaune benthique du peuplement des cailloutis dans le déroit du Pas de Calais (Manche orientale, France). *Oceanol. Acta*, 20 (2): 453-460.
- Migné A. & D. Davoult, 1997b. Carbon dioxide production and metabolic parameters in the ophiurid *Ophiothrix fragilis*. *Mar. Biol.*, 127: 699-704.
- Migné A. & D. Davoult, 1998. Macrobenthic metabolism as carbon and nitrogen fluxes in a coastal area exposed to strong tidal currents (Dover Strait, eastern English Channel). *Hydrobiologia*, 375/376: 307-315.
- Mileikovsky S.A., 1967. Permanent mass clustering and temporary aggregation of marine free-moving benthic invertebrates in shallow water and their biological significance. *Oceanology*, 7: 508-515.
- Mileikovsky S.A., 1968. Some common features in the drift of pelagic larvae and juveniles stages of bottom invertebrates with marine currents in temperate regions. *Sarsia*, 34: 209-216.
- Mileikovsky S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. *Mar. Biol.*, 10: 193-213.
- Mileikovsky S.A., 1973. Speed of active movement of pelagic larvae of marine bottom invertebrates and their ability to regulate their vertical position. *Mar. Biol.*, 23: 11-17.
- Miller C.B. & D.C. Judkins, 1981. Design of pumping systems for sampling zooplankton, with descriptions of two high-capacity samplers for coastal studies. *Biol. Oceanogr.*, 1 (1): 29-56.
- Mladenov P.V., 1979. Unusual lecithotrophic development of the Caribbean brittle stars *Ophiothrix oerstidii*. *Mar. Biol.*, 55: 55-62.
- Mladenov P.V., 1983. Breeding patterns of three species of Caribbean brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *Bull. Mar. Sci.*, 33: 363-372.
- Mladenov P.V., 1985. Development and metamorphosis of the brittle star *Ophiocoma pumila*: evolutionary and ecological implications. *Biol. Bull.*, 168: 285-295.
- Mohlenberg F., 1987. A submersible net-pump for quantitative zooplankton sampling: comparison with conventional net sampling. *Ophelia*, 27 (2): 101-110.

- Mortensen T., 1898. Die Echinodermenlarven der Plankton-Expedition nebst einer systematischen. Revision der bisher bekannten Echinodermenlarven. *Ergeb. Plankton-Exped. Humboldt-Stift.* 2: 1-118.
- Mortensen T., 1920. Notes on the development and the larval forms of some scandinavians Echinoderms. *Vidensk. Medd. Dan. Naturhist. Foren.*, 71: 133-160.
- Mortensen T., 1921. Studies of the development and larval forms of Echinoderms. G. E. C. Gad., Copenhagen.
- Mortensen T., 1931. Contributions to the study of the developmental and larval forms of Echinoderms I & II. *Dan. Vidensk. Biol. Selsk. Skr.*, 4 (1): 1-39.
- Mortensen T., 1937. Contributions to the study of the developmental and larval forms of Echinoderms III. *Dan. Vidensk. Biol. Selsk. Skr.*, 7 (1): 1-65.
- Mortensen T., 1938. Contributions to the study of the developmental and larval forms of Echinoderms IV. *Dan. Vidensk. Biol. Selsk. Skr.*, 7 (3): 1-59.
- Moyse J. & P.A. Tyler, 1990. Echinodermata. In: *The marine fauna of the British Isles and north-west Europe*. Hayward & Ryland (eds). Clarendon Press, Oxford, 839-871.
- Munday B.W. & B.F. Keegan, 1992. Population dynamics of *Amphiura chiajei* (Echinodermata: Ophiuroidea) in Killary Harbour, on the west coast of Ireland. *Mar. Biol.*, 114: 595-605.
- Muus K., 1981. Density and growth of juveniles of *Amphiura filiformis* (Ophiuroidea) in the Oresund. *Ophelia*, 20 (2): 153-168.

- N -

- Nataf G., 1954. Les *Ophiothrix fragilis* (Echinodermes) de Roscoff. *Bull. Museum Hist. Nat.*, 26: 632-637.
- Newell G. E. & R.C. Newell, 1963. Marine plankton. A practical guide. Hutchinson Educational Ltd, 221 p.
- Nowell A.R.M. & P.A. Jumars, 1984. Flow environments of aquatic benthos. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 303-328.

- O -

- O'Connor B., Bowmer T., Gentil F. & Y. Corouge, 1982. Cost 47 Newsletter, 2 , National board for Science and Technology, Dublin, 14 p.
- O'Connor B., Bowmer T. & A. Grahan, 1983. Long-term assesment of the population dynamics of *Amphiura filiformis* (Echinodermata: Ophiuroidea) in Galway Bay (west coast of Ireland). *Mar. Biol.*, 75: 279-286.
- Okubo A., 1980. Diffusion and ecological problems: mathematical models. Biomathematics, Vol.10. Springer-Verlag, Berlin, 25-42.

- Oliver J.K., King B.A., Williw B.L., Babcock R.C. & E. Wolanski, 1992. Dispersal of coral larvae from a lagoonal reef. II. Comparisons between model predictions and observed concentrations. *Continent. Shelf Res.*, 12: 873-889.
- Olivier F., 1997. Régulation des populations de recrues en régime mégatidal: effet du couplage physique-biologie en couche limite benthique. *Thèse de doctorat de l'Université de Rennes I*, 135 p + annexes.
- Olson R. R. & M.H. Olson, 1989. Food limitation of planktotrophic marine invertebrate larvae: does it control recruitment success ? *Annu. Rev. Ecol. Sys.*, 20: 225-247.
- Osman R.W. & R.B. Whitlatch, 1995. Predation on early ontogenic life stages and its effect on recruitment into a marine epifaunal community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 117: 111-126.
- P -
- Pande S.V., Parvin Khan R. & T.A. Venkitasubramanian, 1963. Microdetermination of lipids and serum total fatty acids. *Anal. Biochem.*, 6: 415-423.
- Parsons T.R. , Yoshiaki M. & M.C. Lalli, 1984. A manual of chemical and biological methods for seawater analysis. Pergamon Press.
- Patent D.H., 1969. The reproductive cycle of *Gorgonocephalus caryi*. *Biol. Bull.*, 136: 241-252.
- Paulay G., Boring L. & R.R. Strathmann, 1985. Food-limited growth and recruitment of larvae: experiments with natural sea water. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 93: 1-10.
- Peaceman D.W. & H.H. Rachford, 1955. The numerical solution of parabolic and elliptic differential equation. *J. Soc. ind. app. Mat.*, 3 (1): 28.
- Pearse J.S. & K.A. Beauchamp, 1986. Photoperiodic regulation and reproduction in a brooding sea star from central California. *Int. J. Invert. Reprod. Dev.*, 9: 289-297.
- Pearse J.S. & C. W. Walker, 1986. Photoperiodic regulation of gametogenesis in a north Atlantic sea star, *Asterias vulgaris*. *Int. J. Invert. Reprod. Dev.*, 9: 71-77.
- Pechenik J.A., 1990. Delayed metamorphosis by larvae of marine invertebrate: Does it occur ? Is there a price to pay ? *Ophelia*, 32(1/2): 63-94.
- Pechenik J.A., 1999. On the advantages and disadvantages of larval stages in benthic marine invertebrate life cycles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 177: 269-297.
- Pedrotti M.L. & L. Fenaux, 1992. Dispersal of Echinoderm larvae in a geographical area marked by upwelling (Ligurian Sea , NW Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 86: 217-227.
- Pedrotti M. L., 1993. Spatial and temporal distribution and recruitment of Echinoderm larvae in the Ligurian Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 73: 51 - 53.
- Pedrotti M. L., 1995. Food selection (size and flavor) during development of Echinoderm larvae. *Invert. Reprod. Dev.*, 27: 29-39.

- Pennington J.T., 1985. The ecology of fertilization of echinoid eggs: the consequences of sperm dilution, adult aggregation, and synchronous spawning. *Biol. Bull.*, 169: 417-430.
- Pennington J.T. & R.B. Emlet, 1986. Ontogenic and diel migration of a planktonic echinoid larvae *Dendraster excentricus* (Eschscholtz): occurrence, causes and probable consequences. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 104: 69-95.
- Pingree R. D., Pennicuik L. & G.A.W. Battin, 1975. A time varying temperature model of mixing in the English Channel. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 55 (4): 975-992.
- Pingree R.D. & L. Maddock, 1977. Tide residuals in the English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 57: 339-354.
- Pingree R. D. & D.K. Griffith, 1980. Current driven by a steady uniform wind stress on the shelf seas around the British Isles. *Oceanol. Acta*, 3: 227-236.
- Pomory C. M., 1997. The effects of regeneration on the allocation of energy in *Ophiura echiniata* (Lamarck, 1816) (Echinodermata: Ophiuroidea). *Thesis from the University of South Florida, Department of Biology*, 212 p.
- Pond S. & G.L. Pickard, 1983. Introductory dynamical oceanography. 2nd ed., Pergamon Press, Oxford.
- Prandle D., 1978. Monthly-mean residual flows through the Dover Strait, 1949-1972. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 58: 965 - 973.
- Prandle D., 1993. Year-long measurements of flow through the Dover Strait by H.F. Radar and Acoustic Doppler Current Profiler (ADCP). *Oceanol. Acta*, 16 (5-6): 457-468.
- Prandle D. & R. Player, 1993. Residual currents through the Dover strait measured by H.F. Radar. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 37: 635-653.
- Prygiel J., Davoult D., Dewarumez J.M., Glaçon R. & A. Richard, 1988. Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. *C. R. Acad. Sc. Paris, Sér. III*, 306: 5 - 10.
- Purcell F.M., 1977. Life at low Reynold's number. *Am. J. Physiol.*, 45: 1-11.

- Q -

- Quéméneur M., 1992. Devenir des acides gras et des stérols issus des effluents urbains après leur rejet dans les environnements littoraux. *Thèse de l'université de Bretagne occidentale, chimie appliquée: chimie marine*, 231 p.
- Quisthoudt C., 1987. Production primaire phytoplanctonique dans le détroit du Pas de Calais (France): variations spatiales et annuelles au large du Cap Gris-Nez. *C. R. Acad. Sc. Paris, Sér. III*, 304: 245 - 250.
- Quisthoudt C., 1988. Environnement physique et chimique, productivité primaire phytoplanctonique et bactérienne dans le détroit du Pas de Calais. *Thèse de doctorat de*

l'Université des Sciences et Technologies de Lille, Station Marine de Wimereux,
207 p.

- R -

- Raby D., Lagadeuc Y., Dodson J.J. & M. Mingelbier, 1994. Relationship between feeding and vertical distribution of bivalve larvae in stratified and mixed waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 103: 275-284.
- Retière C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe Normanno-Breton. *Thèse d'Etat de l'Université de Rennes*, 421p.
- Ricard M., 1987. Atlas du phytoplancton marin. Editions du centre national de la recherche scientifique, 2^{ème} édition.
- Rothlesberg P.C. & C.B. Miller, 1983. Factors affecting the distribution, abundance and survival of *Pandalus jordani* (Decapoda, Pandalidae) larvae off the Oregon coast. *Fish. Bull.*, 8113: 437-472.
- Rothschild B.J. & T.R. Osborn, 1988. Small scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.*, 10 (3): 465-474.
- Roughgarden J., Iwasa Y. & C. Baxter, 1985. Demographic theory for an open marine population with space-limited recruitment. *Ecology*, 66: 54-67.
- Roushdy H.M. & V.K. Hansen, 1961. Filtration of phytoplankton by the Octocoral *Alcyonium digitatum* (L.). *Nature*, 190: 649-650.
- Rumrill S.S., 1990. Natural mortality of marine invertebrate larvae. *Ophelia*, 32: 163-198.

- S -

- Salomon J.C., 1990. Role of instantaneous and long-term water movements on the recruitment and life of benthic fauna in the English Channel. *La mer*, 28: 211-217.
- Salomon J.C., 1991. Hydrodynamic action on benthic macrofauna in tidal coastal zones. *ICES mar. Sci. Symp.*, 192: 15-23.
- Salomon J.C. & M. Breton, 1991. Courants résiduels de la marée de la Manche. *Oceanol. Acta*, 11: 47-53.
- Salomon J.C., Guegueniat P. & M. Breton, 1991. Mathematical model of Sb 125 transport and dispersion in the Channel. In: *Radionuclides in the Study of Marine Processes*. Kershaw P. & D. Woodhead (eds). Elsevier Applied Sciences, 74-83.
- Salomon J.C., M. Breton & Guegueniat P., 1993. Computed residual flow through the Strait of Dover. *Oceanol. Acta*, 16: 449-455.
- Salomon J.C. & M. Breton, 1993. An atlas of long-term currents in the Channel. *Oceanol. Acta*, 16: 439-448.

- Salomon J.C., Gareau P. & M. Breton, 1996. The lagrangian barycentric method to compute 2D and 3D long term dispersion in tidal environments. *Mixing in estuaries and Coastal Seas, Coastal and Estuarine Studies*, 50: 59-76.
- Sanvincente-Anorve L.E., 1995. Détermination des structures benthiques spatiales en Manche orientale au moyen de méthodes d'analyse multivariable et de techniques d'interpolation (exemple de gestion et de traitement d'une base de données en écologie). *Thèse de doctorat de l'Université Paris VI, spécialité Océanologie Biologique*, 169 p + annexes.
- Scheltema R., 1974. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia Jugosl.*, 10: 263-296.
- Scheltema R., 1986. On dispersal and planktonic larvae of benthic invertebrates an eclectic overview and summary of problems. *Bull. Mar. Sci.*, 39 (2): 290-322.
- Scherrer, B., 1984. Biostatistiques. Gaëtan Morin, Canada, 850 p.
- Scor-Unesco, 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on oceanographic methodology. Publ. UNESCO, 69 p.
- Selvakumaraswamy P. & M. Byrne, 1995. Reproduction cycle of two populations of *Ophionereis schayeri* (Ophiuroidea) in New South Wales. *Mar. Biol.*, 124: 85-97.
- Semenova T.N., Mileikovsky S.A. & K.N. Newis, 1964. Morphology, distribution, and seasonal occurrence of larval brittle stars *Ophiocten sericeum* (Forbes) s. 1. in the plankton of the northwest Atlantic, Norwegian, and Barents Seas. *Okeanologiya*, 4: 660-683.
- Sewell M.A. & P.R. Bergquist, 1990. Variability in the reproductive cycle of *Stichopus mollis* (Echinodermata: Holothuroidea). *Inv. Reprod. Dev.*, 17 (1): 1-7.
- Sewell M.A. & J.C. Watson, 1993. A source for asteroid larvae?: recruitment of *Pisaster ochraceus*, *Pycnopodia helianthoides* and *Dermasterias imbricata* in Nootka Sound, British Columbia. *Mar. Biol.*, 117: 387-398.
- Shanks A.L., 1988. Further support for the hypothesis that internal waves can cause shoreward transport of larval invertebrates and fish. *Fish Bull.*, 86: 703-714.
- Shanks A.L., 1995. Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish. In: *Ecology of Marine Invertebrate Larvae*. McEdward L. (ed). C.R.C. Press, New-York, 323-368.
- Simpson J.H., Edelman D.J., Edwards A., Morris N.C.G. & P.B. Tett, 1979. The Islay front: physical structure and phytoplankton distribution. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 9: 713-726.
- Skiker M., Puskaric E., Hoenig M. & M. Wartel, 1988. Le manganèse dans l'eau de mer: dosage et étude de sa dispersion dans le détroit du Pas de Calais. Rencontres intern. Bioch. mar. Les journées du G.A.B.I.M., Liège 22-24 octobre 1987. *Océanis*, 14 (4): 453-460.

- Skold M., Loo L.O. & R. Rosenberg, 1994. Production, dynamics and demography of an *Amphiura filiformis* population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 103: 81-90.
- Smith J.E., 1940. The reproductive system and associated organs of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *Q. J. Microsc. Sci.*, 132: 267-310.
- Souplet A., Glaçon R., Dewarumez J.M. & F. Smigielski, 1980. Distribution des peuplements benthiques littoraux en Mer du Nord, du cap Blanc-Nez à la frontière belge. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 290, sér. D, 627-630.
- Sournia A., Birrien J.L., Douvillé J.L., Klein B. & M. Viollier, 1987. A daily study of the diatom spring bloom at Roscoff (France) in 1985. I. The spring bloom within the annual cycle. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 25: 355-367.
- Sournia A., Brylinski J.M., Dallot S., Le Corre P., Leveau M., Prieur L. & C. Frojet, 1990. Fronts hydrologiques au large des côtes françaises: les sites ateliers du programme Frontal. *Oceanol. Acta*, N° spéc. 11: 197-203.
- Stancyk S.E., 1973. Development of *Ophiolepis elegans* (Echinodermata: Ophiuroidea) and its implications in the estuarine environment. *Mar. Biol.*, 21: 7-12.
- Starr M., Himmelman J.H. & J.C. Therriault, 1990. Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. *Science*, 247: 1071-1074.
- Stewart T.H., 1856. On the young state of *Ophiocoma rosula* and on the form and development of the spine of this species. *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser.*, 2 (18): 387-391.
- Strathmann R.R., 1971. The feeding behaviour of planktotrophic Echinoderm larvae: mechanism, regulation, and rates of suspension feeding. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 6: 109-160.
- Strathmann R.R., 1975. Larval feeding in Echinoderms. *Am. Zool.*, 15: 717-730.
- Strathmann R.R., 1978. Larval settlement in Echinoderms. In: *Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae*. Chia F.S. & M.E. Rice (eds). Elsevier, New-york, 235-246.
- Strathmann R.R., Fenaux L. & M.F. Strathmann, 1992. Heterochronic development plasticity in larval sea urchins and its implications for evolution of nonfeeding larvae. *Evolution*, 46: 972-986.
- Sulkin S.D., 1984. Behavioral basis of depth regulation in the larvae of brachyuran crabs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15: 181-205.
- Sutherland J.P., 1987. Recruitment limitation in a tropical intertidal barnacle: *Tetraclita panamensis* (Pilsbry) on the Pacific coast of Costa Rica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 113: 267-282.
- T -
- Tamburri M.N. & R.K. Zimmer-Faust, 1996. Suspension feeding: basic mechanisms controlling recognition and ingestion of larvae. *Limnol. Oceanogr.*, 41 (6): 1188-1197.

- Taylor A.M., 1958. Studies on the biology of the offshore species of Manx ophiuroids. M. Sc. Thesis, Mar. Biol. Stat., University of Liverpool, Port Erin, Isle of Man.
- Thiébaud E., Dauvin J.C. & Y. Lagadeuc, 1992. Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine. I. Vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenic vertical migration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 80: 29-39.
- Thiébaud E., 1994. Dynamique du recrutement et dispersion larvaire de deux annélides polychètes *Owenia fusiformis* et *Pectinaria koreni* en régime mégatidal (Baie de Seine orientale, Manche). *Thèse de doctorat de l'Université Paris VI*, 151p.
- Thiébaud E., Dauvin J.C. & Z. Wang, 1996. Tidal transport of *Pectinaria koreni* postlarvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine (eastern English Channel). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 138: 63-70.
- Thouzeau G., 1989. Déterminisme du pré-recrutement de *pecten maximus* L. en baie de Saint Brieu. *Thèse de doctorat de l'Université de Bretagne occidentale*, 545 p.
- Thorson G., 1946. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates. *Medd. Komm. Havundersog. Kbh. Ser. Plankton*, 4: 1-523.
- Thorson G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 25 (1): 1-45.
- Thorson G., 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Neth. J. Sea Res.*, 3: 267-293.
- Todd C. D., Laverack M. S. & G. A. Boxshall, 1996. Coastal marine zooplankton. 2nd edition. A practical manual for students. Cambridge University press.
- Tremblay M.J. & M. Sinclair, 1988. Planktonic sea scallop larvae (*Placopecten magellanicus*) in the Georges Bank region: broadscale distribution in relation to physical oceanography. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 1597-1615.
- Tremblay M.J. & M. Sinclair, 1990. Sea scallop larvae *Placopecten magellanicus* on Georges Bank: vertical distribution in relation to water column stratification and food. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 61: 1-15.
- Tremblay M.J., Loder J.W., Werner F.E., Naimie C.E., Page F.H. & M.M. Sinclair, 1994. Drift of sea scallop larvae *Placopecten magellanicus* on George Bank: a model study of the roles of mean advection, larval behaviour and larval origin. *Deep Sea Res.*, 41 (2): 7-49.
- Turner R.L. & J.E. Miller, 1988. Post-metamorphic recruitment and morphology of two sympatric brittlestars. In: *Echinoderm Biology*. R.D. Burke, P.V. Mladenov, P. Lambert & R.L. Parsley (eds). Balkema, Rotterdam, 493-502.
- Tyler P.A., 1977. Seasonal variation and ecology of gametogenesis in the genus *Ophiura* (Ophiuroidea: Echinodermata) from the Bristol Channel. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 30: 185-197.

Tyler P.A. & F.T. Banner, 1977. The effect of coastal hydrodynamics on the Echinoderm distribution in the sublittoral of Oxwich Bay, Bristol Channel. *Est. Coast. Mar. Sci.*, 5: 293-308.

- U -

Ursin E., 1960. A quantitative investigation of the Echinoderm fauna of the central North Sea. *Medd. Danm. Fish. Havunders*, 2 (24): 1-204.

- V -

Vance R.R., 1980. The effect of dispersal on population size in a temporally varying environment. *Theor. Popul. Biol.*, 18: 343-362.

Vance R.R., 1984. The effect of dispersal on population stability in one-species, discrete-space population growth models. *Am. Nat.*, 123: 230-254.

Verdier-bonnet C., Carlotti F., Rey C. & M. Bhaud, 1997. A model of larval dispersion coupling wind-driven currents and vertical larval behaviour: application to the recruitment of the annelid *Owenia fusiformis* in Banyuls Bay, France. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 160: 217-231.

Vevers H.G., 1952. A photographic survey of certain areas of sea-floor near Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 31: 215-221.

Vevers H.G., 1956. Observations on feeding mechanisms in some Echinoderms. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 126: 484-485.

Viollier M., Bentley D. & A. Richard, 1981. Etude par télédétection des eaux du littoral Nord/Pas de Calais. Contrat CNEOXO, 80/6259, rapport final, 35p.

- W -

Warner G.F., 1969. Brittle-star in Torbay, Devon. *Underwater Association Report*, 81-85.

Warner G.F., 1971. On the ecology of a dense bed of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51: 267-282.

Warner G.F. & J.D. Woodley, 1975. Suspension-feeding in the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55: 199-210.

Warner G.F., 1982. Food and feeding mechanisms: Ophiuroidea. In: *Echinoderm nutrition*. Jangoux & Lawrence (eds). Balkema, Rotterdam, 161-181.

Webb C.M., 1989. Larval swimming and substrate selection in the brittle star *Ophioderma brevispinum*. In: *Reproduction, Genetics, and Distribution of Marine Organisms*. Ryland J.S. & P.A. Tyler (eds), Olsen & Olsen Ltd., Fredensborg, 217-224.

-
- White R.G., Hill A.E. & D.A. Jones, 1988. Distribution of *Nephrops norvegicus* (L.) larvae in the western Irish sea: an example of advective control on recruitment. *J. Plankton Res.*, 10: 735-747.
- Williams S.T. & J.A.H. Benzie, 1996. Genetic uniformity of widely separated populations of the coral reef starfish *Linckia laevigata* from the East Indian and West Pacific Ocean, revealed by allozyme analysis. *Mar. Biol.*, 126: 99-107.
- Wilson J.B., 1977. Population dispersal in the brittle-star *Ophiocomina nigra* (Abildgaard) (Echinodermata: Ophiuroidea). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 57: 405-439.

- X -

- Y -

- Yamashita M. & F. Iwata, 1983. A quantitative analysis of the annual testicular cycle of the brittle star *Amphipholis kochii* Lütken. *J. Exp. Zool.*, 228: 109-120.
- Young C.M. & F. Chia, 1987. Abundance and distribution of pelagic larvae as influenced by predation, behavior, and hydrographic factors. *In: Reproduction of marine invertebrates*. Giese A., Pearse J. & V.B. Pearse (eds). Vol.9. Blackwell Sci. Publ., Palo Alto, California, 385-463.

- Z -

ANNEXE 1

Horaires des relevés de position de la bouée dérivante (heure locale et laps de temps depuis le largage), conditions théoriques de courants (direction en degrés et vitesse en m.s^{-1}) (Anonyme, 1988) et direction (degrés) et vitesse (m.s^{-1}) du vent lors des suivis du 29/08/98 et du 17/06/99.

29/09/98

Relevés	Temps (minutes)	Situation par rapport à la Pleine Mer :	Courants (SHOM)		Bouée	
			Direction (degré)	Vitesse (m.s ⁻¹)	Direction (degré)	Vitesse (m.s ⁻¹)
8h05	0	PM + 3h22	30,5	0,2		
9h05	60	PM + 4h22	219	0,8	289	0,4
10h05	120	PM + 5h22	216	1,1	290	0,4
11h05	180	PM + 6h22	213	1,8	322	0,3
12h05	240	PM - 5h14	212	1,9	276	0,2
13h05	300	PM - 4h14	212	1,9	213	0,5
14h05	360	PM - 3h14	211	1,8	218	0,6
15h05	420	PM - 2h14	206	1,1	210	0,4
16h05	480	PM - 1h14	205	0,3	302	0,2
17h05	540	PM - 0h14	29,5	0,6	10	0,6
18h05	600	PM + 0h46	32,5	1,4	16	1

17/06/99

Relevés	Temps (minutes)	Situation par rapport à la Pleine Mer :	Courants (SHOM)		Bouée	
			Direction (degré)	Vitesse (m.s ⁻¹)	Direction (degré)	Vitesse (m.s ⁻¹)
7h30	0	PM + 4h24	219	0,75		
8h30	60	PM + 5h24	206	1,9	206	0,81
9h30	120	PM - 6h07	207	1,9	172	0,79
10h30	180	PM - 5h07	191	2,5	173	0,76
11h30	240	PM - 4h07	172	2,2	175	0,61
12h30	300	PM - 3h07	168	2,2	179	0,47
13h30	360	PM - 2h07	174	1,6	63	0,12
14h30	420	PM - 1h07	154	0,7	10	0,75
15h30	480	PM - 0h07	12	0,8	354	0,75
16h30	540	PM + 0h53	353	1,9	346	0,85

ANNEXE 2

Calendrier des missions BENGRI (BENthos GRIs-Nez) et des missions au large de Roscoff : dates, jours juliens, coefficients de marée, type d'étude et station(s) échantillonnée(s)

MISSIONS BENGRI

Dates	Jours Juliens	Coefficients de marée	Type d'étude	Stations
24/02/95	55	49	D S	6
13/03/95	72	45-53	D S	6
24/03/95	83	54-50	D S	6
7/04/95	97	44	D S	6
28/04/95	118	82-85	D S	6
9/05/95	129	42	D S	6
16/05/95	136	108-107	D S	6
23/05/95	143	53	D S P	6
1/06/95	152	74-72	D P	2, 6, 10
7/06/95	158	49-50	D S	6
21/06/95	172	50	D S P	2, 6, 10
30/06/95	181	78-78	D S P	2, 6, 10
6/07/95	187	55-54	D S P	2, 6, 10
12/07/95	193	97-101	D S P	2, 6, 10
20/07/95	201	48-44	D S P	2, 6, 10
24/07/95	205	49-53	D S P	2, 6, 10

D : dragage

P : trait de plancton

S : profil de sonde

H : prélèvement hydrologique à la bouteille Niskin

MISSIONS BENGRI

Dates	Jours Juliens	Coefficients de marée	Type d'étude	Stations
28/02/96	59	33	D P	6
29/03/96	89	32-36	D	6
4/04/96	95	94-97	P H	6
26/04/96	117	35-34	D S P H	6
28/05/96	149	47-51	D S P H	6
10/06/96	162	58	S P H	2, 6, 10
18/06/96	170	78-77	D S P H	2, 6, 10
25/06/96	177	46-47	D S P H	2, 6, 10
9/07/96	191	53	D S P H	2, 6, 10
26/07/96	208	49-53	D S P H	2, 6, 10
9/08/96	222	41-44	D S P H	2, 6, 10
19/08/96	232	77-73	D S P H	2, 6, 10
27/08/96	240	85-93	D S P H	2, 6, 10
2/09/96	246	90-82	D S P H	2, 6, 10
23/09/96	267	55-61	D S P H	2, 6, 10
7/10/96	281	37-41	D S P H	2, 6, 10
23/10/96	297	69-76	D S P H	2, 6, 10
5/12/96	340	39-42	D S P H	6

D : dragage

P : trait de plancton

S : profil de sonde

H : prélèvement hydrologique à la bouteille Niskin

MISSIONS BENGRI

Dates	Jours Juliens	Coefficients de marée	Type d'étude	Stations
1/04/97	91	47-46	D	6
13/05/97	133	51-46	D	6
27/05/04	147	77-73	D	6
12/06/97	163	49-46	D	6
23-25/06/97	174-176	96 - 84	Radiales / Point fixe	2 à 10 / 6
29/06-01/07/97	180-182	61-67	Radiales / Point fixe	3 à 9 / 6
9/07/97	190	72-69	D	6
19-21/08/97	231-233	108 - 113	Radiales / Point fixe	3 à 9 / 6
20/03/98	79	52-46	D	6
12/05/98	132	84-84	D	6
6/07/98	187	53-57	D	6
31/08-01/09/98	243-244	34-36	D	6
24/09/98	267	81-78	Point fixe	6

MISSIONS ROSCOFF

Dates	Jours Juliens	Type d'étude
23/04/96	114	D S P
30/05/96	152	D S P
7/06/96	159	D S P
19/06/96	171	D S P
8/07/96	190	D S P
19/07/96	201	D S P
24/07/96	206	D S P
8/08/96	221	D S P
13/08/96	226	D S P
26/08/96	239	D S P
12/09/96	256	D S P
7/10/96	281	D S P

D : dragage

P : trait de plancton

S : profil de sonde

H : prélèvement hydrologique à la bouteille Niskin

ANNEXE 3

Procédures de dosage des protéines, des carbohydrates,
des lipides et des phospholipides.

DOSAGES BIOCHIMIQUES

DOSAGE DES PROTEINES

Source : Bradford, 1976.

Réactif :

- dissoudre 200 mg de bleu de Coomassie (Serva blue G) dans 100 ml d'éthanol 95 %.
- ajouter 200 ml d'acide phosphorique 85 %.
- qsp 2 l avec eau ultra-pure.
- filtrer sur papier Whatman n° 1.

(ce réactif se conserve à l'abri de la lumière et est stable indéfiniment).

Gamme étalon :

- solution mère de sérumalbumine bovine (SAB) à 1 mg.l⁻¹.
- gamme de 0 à 160 mg.l⁻¹ (SAB+NaCl 0,15M).

Procédure expérimentale :

- 2 gonades sont mises en suspension dans 1 ml NaCl 0,15M afin d'être broyées. Après broyage, compléter à 5 ml NaCl 0,15M.
- dosage sur 200 µl d'échantillon auquel 10 ml de réactif sont ajoutés.
- lecture de la densité optique au spectrophotomètre à 595 nm dans des cuves de 5 cm de trajet optique, en référence à un blanc de réactif (200 µl NaCl 0,15M + 10 ml de réactif) et après initialisation sur l'air.
- entre deux échantillons, les cuves sont rincées au méthanol pur.

Remarque :

cette méthode ne permet pas le dosage des protéines insolubles et des acides nucléiques.

DOSAGE DES GLUCIDES

Source : Hewitt, 1958 ; Antia & Lee, 1958 ; Strickland & Parsons, 1972 in Parsons *et al.*, 1984

Réactif :

- dissoudre 1 g d'anthrone (9,10-dihydro-9-cétoanthracène) dans 500 ml d'acide sulfurique concentré (d = 1,82 g.l⁻¹) et ajouter 40 ml d'éthanol, 150 ml d'eau ultra-pure.
- (laisser une nuit au réfrigérateur ou 4 h à température ambiante avant utilisation. La solution est à protéger de la lumière).

Gamme étalon :

- solution mère de glucose à 1 mg.l⁻¹.
- gamme de 0 à 160 mg.l⁻¹ (glucose + eau ultra-pure).

Procédure expérimentale :

- 2 gonades sont broyées dans 1,5 ml d'eau ultra-pure. Après broyage, la solution est complétée à 5 ml avec de l'eau ultra-pure.
- prélèver 1 ml de la solution à doser.
- ajouter 10 ml de réactif.
- placer le tube contenant l'échantillon 6 minutes au bain marie (eau en ébullition).
- refroidir rapidement la solution en plaçant le tube dans de l'eau glacée pendant 2 minutes.
- placer le tube au bain marie (20 °c) pendant 5 minutes.
- mesure de l'extinction au spectrophotomètre à 625 nm, en cuve de 1 cm de trajet optique, en référence à un blanc de réactif (1 ml d'eau ultra-pure + 10 ml réactif) et après initialisation sur l'air.

DOSAGE DES LIPIDES

source : Pande *et al.*, 1963 ; Bligh & Dyer, 1969.

Réactif :

- dissoudre 0,75 g de dichromate de potassium dans 10 ml d'eau ultra-pure en chauffant.
- refroidir la solution et compléter à 500 ml avec de l'acide sulfurique concentré (d = 1,82 g.l⁻¹).

Mélange de solvants organiques :

chloroforme, de méthanol et eau dans les proportions 1 : 2 : 0,8 (V / V).

Gamme étalon :

- solution mère d'acide stéarique à 1 mg.l⁻¹
- gamme de 0 à 160 µg.l⁻¹ (acide stéarique + éthanol 98%).

Procédure expérimentale :

*préparation des échantillons :

2 gonades sont broyées dans 1 ml d'éthanol 98%. La solution est ensuite complétée à 4 ; 6 ou 10 ml selon le moment du cycle de reproduction (estimation selon la période de l'année et fonctions du résultats des essais). La solution est ensuite filtrée (Filtre Whatman GF/C 25 mm).

*extraction des lipides :

- prélever 1 ml de la solution à doser.

- ajouter 8 ml de mélange de solvants organiques.
- verser la solution dans une ampoule à décanter.
- rincer le tube ayant contenu l'échantillon avec 2 ml de chloroforme puis 2 ml d'eau ultra-pure, puis verser dans l'ampoule, agiter.
- laisser reposer au moins 5 minutes jusqu'à l'obtention de deux phases : une phase supérieure alcoolique contenant les éléments non lipidique ; une phase inférieure chloroformique contenant les éléments lipidiques.
- récupérer la phase inférieure et mettre à évaporer sous vide d'air.

*oxydation des lipides par la solution d'acide dichromique :

- après évaporation sous vide d'air, ajouter 2 ml de réactif.
- laisser la solution au bain marie (eau en ébullition) pendant 15 minutes. Les tubes contenant des lipides vont présenter une coloration verte, les autres restent jaunes.
- refroidir la solution.
- ajouter 4,5 ml d'eau ultra-pure.
- mesurer l'extinction au spectrophotomètre à 440 nm, dans des cuves de 1 cm de trajet optique, en référence à un blanc de réactif (éthanol 98% + réactif) et après initialisation sur l'air.

Remarque :

la réaction d'oxydation du bichromate est telle que l'extinction du blanc de réactif est supérieure à celle de l'échantillon. Par conséquent, la lecture est inversée.

DOSAGE DES PHOSPHOLIPIDES

source : Quéméneur, 1992.

Procédure expérimentale :

- broyer 2 gonades dans 1 ml de mélange chloroforme, méthanol (98:2; V/V)
- déposer ce mélange en tête d'une colonne ouverte remplie de gel de silice, désactivée par 5% d'eau.
- rincer le tube contenant l'extrait lipidique par 5 ml de mélange chloroforme, méthanol ; verser en tête de colonne puis ajouter 15 ml du mélange.
- régler le débit de la colonne à 1 goutte par seconde.
- recueillir la fraction de lipides neutres (NEU) qui élue dans un tube préalablement taré.
- ajouter 20 ml de méthanol en laissant ouvert au même débit.
- lorsque le volume de solvant estimé dans la hauteur de silice est élué. changer de tube (taré préalablement) afin de récupérer la fraction de lipides polaires (POL). Laisser éluer la totalité du méthanol.

- concentrer les fractions NEU et POL à l'aide d'un évaporateur rotatif jusqu'à 1 ml, puis amener à sec sous azote.
- peser les tubes contenant les fractions NEU et POL.

ANNEXE 4

Evolution temporelle de la quantité de matière en suspension (MES en mg.l^{-1}), de la concentration en chlorophylle *a* (Chl. *a* en $\mu\text{g.l}^{-1}$), du rapport entre le carbone organique particulaire et l'azote organique particulaire (COP/NOP) et du rapport entre le carbone organique particulaire et la concentration en chlorophylle *a* (COP/Chl. *a*) dans le détroit du Pas de Calais entre avril et décembre 1996 et au large de Roscoff entre mai et octobre 1996.

Détroit du Pas de Calais

1996		MES		Chl. a		COP/NOP		COP/Chl a	
Dates	Jours Juliens	Surface	Fond	Surface	Fond	Surface	Fond	Surface	Fond
4-Avr	95	22,9	23,7	3,2	2,9	6,1	6,5	40,8	74,7
26-Avr	117	19,7	16,9	3,4	3,8	9,0	11,2	75,0	71,6
28-Mai	149	-	-	1,8	1,9	7,9	8,0	109,1	116,0
18-Jun	170	17,5	15,2	0,4	0,4	6,9	8,0	481,6	651,2
25-Jun	177	21,9	22,9	0,8	0,8	6,9	5,2	304,3	247,1
9-Jul	191	19,6	20,9	1,0	1,2	4,2	6,3	235,1	177,8
26-Jul	208	19,0	17,9	1,1	1,3	5,1	5,8	151,5	178,5
9-Août	222	20,1	19,6	1,7	1,7	4,8	4,9	130,4	169,6
19-Août	232	18,2	19,0	0,4	0,4	5,5	6,2	887,9	450,1
27-Août	240	18,8	18,4	1,0	0,9	6,2	5,3	239,0	280,0
2-Sep	246	18,2	-	0,6	-	9,6	-	709,3	-
23-Sep	267	20,9	17,2	0,9	0,8	5,6	6,2	338,0	352,0
7-Oct	281	20,6	24,0	1,3	1,1	5,3	6,5	138,1	203,6
23-Oct	297	19,1	22,8	0,8	1,1	4,4	4,5	203,2	174,3
5-Déc	340	17,4	22,5	0,6	0,5	5,6	5,0	345,0	406,1

Roscoff

1996		MES		Chl. a		COP/NOP		COP/Chl a	
Dates	Jours Juliens	Surface	Fond	Surface	Fond	Surface	Fond	Surface	Fond
30-Mai	152	14,9	4,5	0,7	1		11,5	188,7	178,8
7-Jun	159	-	2,8	0,5	0,6	11,6	6,3	301,2	183,7
19-Jun	171	15,5	9,6	0,4	0,4	5,9	10,5	195,5	224,2
8-Jul	190	10,1	12,9	0,4	0,4	10,8	9,5	356,2	338,4
19-Jul	201	18,8	14,6	0,7	0,7	7,5	11,5	48,4	324,5
8-Août	221	-	19,8	1	0,8	-	9,4	-	-
13-Août	226	-	23,1	1,2	2,4	-	-	-	-
26-Août	239	15,5	15,0	1,2	1,8	-	-	-	-
12-Sep	256	-	10,7	1,2	1	-	17,0	-	57,8
7-Oct	281	18,1	10,8	0,8	0,3	-	-	-	-

ANNEXE 5

Abondance (ind.m⁻²) et proportion (%) des différents stades larvaires d'*Ophiothrix fragilis* échantillonnés le long de la radiale BENGRI du 30 juin au 1^{er} juillet 1997 et du 20 au 21 août 1997.

MISSION BENGRI du 30/06 au 01/07/97.

Stade 6 bras (ind.m ⁻²)	Radiales							
Stations	1	2	3	4	5	6	7	8
2	660	684	128	164	456	260	88	16
3	640	440	164	116	500	320	52	4
4	420	952	24	32	464	308	64	0
5	276	164	32	96	300	116	64	16
6	364	160	16	88	56	56	32	4
7	216	84	28	40	80	52	4	108
8	428	56	12	64	20	44	16	24
9	196	40	28	20	24	24	44	32
10	76	72	24	36	24	68	12	8

Stade 8 bras (ind.m ⁻²)	Radiales							
Stations	1	2	3	4	5	6	7	8
2	0	0	0	60	8	8	4	8
3	4	0	12	36	8	0	0	4
4	4	0	0	4	8	4	8	0
5	4	0	8	36	8	20	4	24
6	0	0	0	16	0	0	8	0
7	16	0	4	4	8	8	0	8
8	16	4	0	4	0	0	4	12
9	20	0	0	12	4	4	16	0
10	0	0	4	0	0	4	0	0

Abondance totale (ind.m ⁻²)	Radiales							
Stations	1	2	3	4	5	6	7	8
2	660	684	128	224	464	268	92	24
3	644	440	176	152	508	320	52	8
4	424	952	24	36	472	312	72	0
5	280	164	40	132	308	136	68	40
6	364	160	16	104	56	56	40	4
7	232	84	32	44	88	60	4	116
8	444	60	12	68	20	44	20	36
9	216	40	28	32	28	28	60	32
10	76	72	28	36	24	72	12	8

MISSION BENGRI du 30/06 au 01/07/97.

6 bras (%)	radiales								
	Stations	1	2	3	4	5	6	7	8
2	100,0	100,0	100,0	73,2	98,3	97,0	95,7	66,7	
3	99,4	100,0	93,2	76,3	98,4	100,0	100,0	50,0	
4	99,1	100,0	100,0	88,9	98,3	98,7	88,9	0,0	
5	98,6	100,0	80,0	72,7	97,4	85,3	94,1	40,0	
6	100,0	100,0	100,0	84,6	100,0	100,0	80,0	100,0	
7	93,1	100,0	87,5	90,9	90,9	86,7	100,0	93,1	
8	96,4	93,3	100,0	94,1	100,0	100,0	80,0	66,7	
9	90,7	100,0	100,0	62,5	85,7	85,7	73,3	100,0	
10	100,0	100,0	85,7	100,0	100,0	94,4	100,0	100,0	

8 bras (%)	radiales								
	Stations	1	2	3	4	5	6	7	8
2	0,0	0,0	0,0	26,8	1,7	3,0	4,3	33,3	
3	0,6	0,0	6,8	23,7	1,6	0,0	0,0	50,0	
4	0,9	0,0	0,0	11,1	1,7	1,3	11,1	0,0	
5	1,4	0,0	20,0	27,3	2,6	14,7	5,9	60,0	
6	0,0	0,0	0,0	15,4	0,0	0,0	20,0	0,0	
7	6,9	0,0	12,5	9,1	9,1	13,3	0,0	6,9	
8	3,6	6,7	0,0	5,9	0,0	0,0	20,0	33,3	
9	9,3	0,0	0,0	37,5	14,3	14,3	26,7	0,0	
10	0,0	0,0	14,3	0,0	0,0	5,6	0,0	0,0	

MISSION BENGRI du 20 au 21/08/97.

Stade à 2 bras (ind.m⁻²)

Stations	Radiales													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
3	0	3148	608	540	356	28	176	256	2828	3668	968	1192	24	556
4	160	1284	532	532	144	112	964	288	4392	1948	2440	1864	364	1952
5	300	760	268	1960	260	344	-	148	-	3712	812	852	172	684
6	3020	2228	748	708	1196	156	-	316	284	2236	96	1528	500	588
7	748	2212	564	1636	380	188	104	-	932	5588	248	228	372	268
8	1124	348	428	528	88	64	-	164	932	1984	116	112	324	264
9	824	560	32	100	48	116	248	236	860	8260	180	152	80	0

Stade à 4 bras (ind.m⁻²)

Stations	Radiales													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
3	0	9308	5100	3436	3884	412	1884	4388	6412	9800	4300	3908	968	2112
4	400	3048	2104	3236	2620	1924	6952	3260	14888	11224	12856	6288	4724	5948
5	820	1088	916	6684	3296	1860	-	3704	-	8312	3412	4712	1960	2896
6	3200	3496	3164	4136	7596	2160	-	3340	5268	11808	1264	5928	6092	4900
7	772	2588	2636	5604	2932	1456	1456	-	8120	23160	2532	2060	5928	3208
8	920	576	1124	2136	1188	632	-	2324	6712	17184	988	2152	4900	2732
9	852	1024	124	848	624	772	3228	2524	6960	15344	2040	2392	1720	0

Stade à 6 bras (ind.m⁻²)

Stations	Radiales													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
3	5000	10636	5024	5760	5368	3420	3732	6428	9124	11608	11140	15124	8164	8196
4	3960	4216	1924	5620	4660	5740	11380	5624	20824	18024	24520	13200	23068	11888
5	3360	964	1564	4632	5356	3220	-	4792	-	2652	15012	12764	14536	9900
6	5460	4928	4596	4132	7040	4760	-	6456	19392	14796	5176	18012	11516	15440
7	2048	2668	2820	4052	4160	4216	2704	-	28152	13128	5452	12896	15228	15024
8	2356	1272	1008	1768	2896	3204	0	4388	11308	14716	3752	6060	11352	8772
9	2188	1216	252	1604	1416	1604	2692	2916	15552	7572	4780	8248	7724	0

Stade à 8 bras (ind.m⁻²)

Stations	Radiales													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
3	740	584	168	208	256	536	224	212	96	56	204	244	620	404
4	340	176	84	320	256	568	696	192	176	104	352	276	616	648
5	340	60	88	140	248	292	-	132	-	24	132	156	628	360
6	280	164	144	136	300	320	-	180	308	192	136	324	300	292
7	172	96	116	168	312	444	132	-	280	92	92	272	292	212
8	220	108	80	112	256	288	0	156	144	324	68	104	252	172
9	120	48	8	84	88	196	104	100	248	224	160	360	208	0

Abondance totale (ind.m⁻²)

Stations	Radiales													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
3	5740	23676	10900	9944	9864	4396	6016	11284	18460	25132	16612	20468	9776	11268
4	4860	8724	4644	9708	7680	8344	19992	9364	40280	31300	40168	21628	28772	20436
5	4820	2872	2836	13416	9160	5716	-	8776	-	14700	19368	18484	17296	13840
6	11960	10816	8652	9112	16132	7396	-	10292	25252	29032	6672	25792	18408	21220
7	3740	7564	6136	11460	7784	6304	4396	-	37484	41968	8324	15456	21820	18712
8	4620	2304	2640	4544	4428	4188	0	7032	19096	34208	4924	8428	16828	11940
9	3984	2848	416	2636	2176	2688	6272	5776	23620	31400	7160	11152	9732	0

MISSION BENGRI du 20 au 21/08/97.

2 bras (%)		radiales													
Stations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
3	0,0	13,3	5,6	5,4	3,6	0,6	-	2,3	15,3	14,6	5,8	5,8	0,2	4,9	
4	3,3	14,7	11,5	5,5	1,9	1,3	-	3,1	10,9	6,2	6,1	8,6	1,3	9,6	
5	6,2	26,5	9,4	14,6	2,8	6,0	-	1,7	12,3	25,3	4,2	4,6	1,0	4,9	
6	25,3	20,6	8,6	7,8	7,4	2,1	-	3,1	1,1	7,7	1,4	5,9	2,7	2,8	
7	20,0	29,2	9,2	14,3	4,9	3,0	-	2,8	2,5	13,3	3,0	1,5	1,7	1,4	
8	24,3	15,1	16,2	11,6	2,0	1,5	-	2,3	4,9	5,8	2,4	1,3	1,9	2,2	
9	20,7	19,7	7,7	3,8	2,2	4,3	-	4,1	3,6	26,3	2,5	1,4	0,8	-	

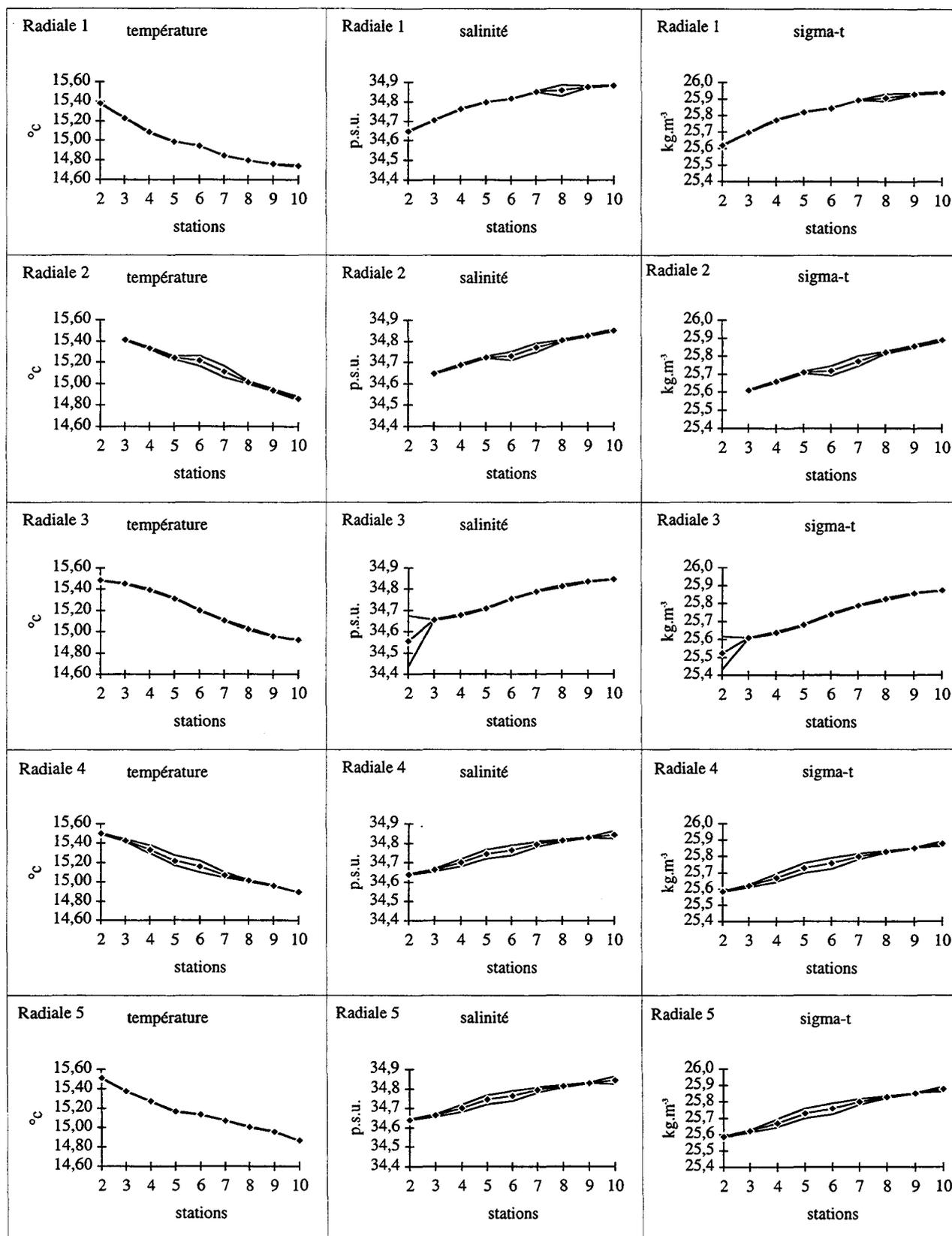
4 bras (%)		radiales													
Stations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
3	0,0	39,3	46,8	34,6	39,4	9,4	-	38,9	34,7	39,0	25,9	19,1	9,9	18,7	
4	8,2	34,9	45,3	33,3	34,1	23,1	-	34,8	37,0	35,9	32,0	29,1	16,4	29,1	
5	17,0	37,9	32,3	49,8	36,0	32,5	-	42,2	36,3	56,5	17,6	25,5	11,3	20,9	
6	26,8	32,3	36,6	45,4	47,1	29,2	-	32,5	20,9	40,7	18,9	23,0	33,1	23,1	
7	20,6	34,2	43,0	48,9	37,7	23,1	-	32,7	21,7	55,2	30,4	13,3	27,2	17,1	
8	19,9	25,0	42,6	47,0	26,8	15,1	-	33,0	35,1	50,2	20,1	25,5	29,1	22,9	
9	21,4	36,0	29,8	32,2	28,7	28,7	-	43,7	29,5	48,9	28,5	21,4	17,7	-	

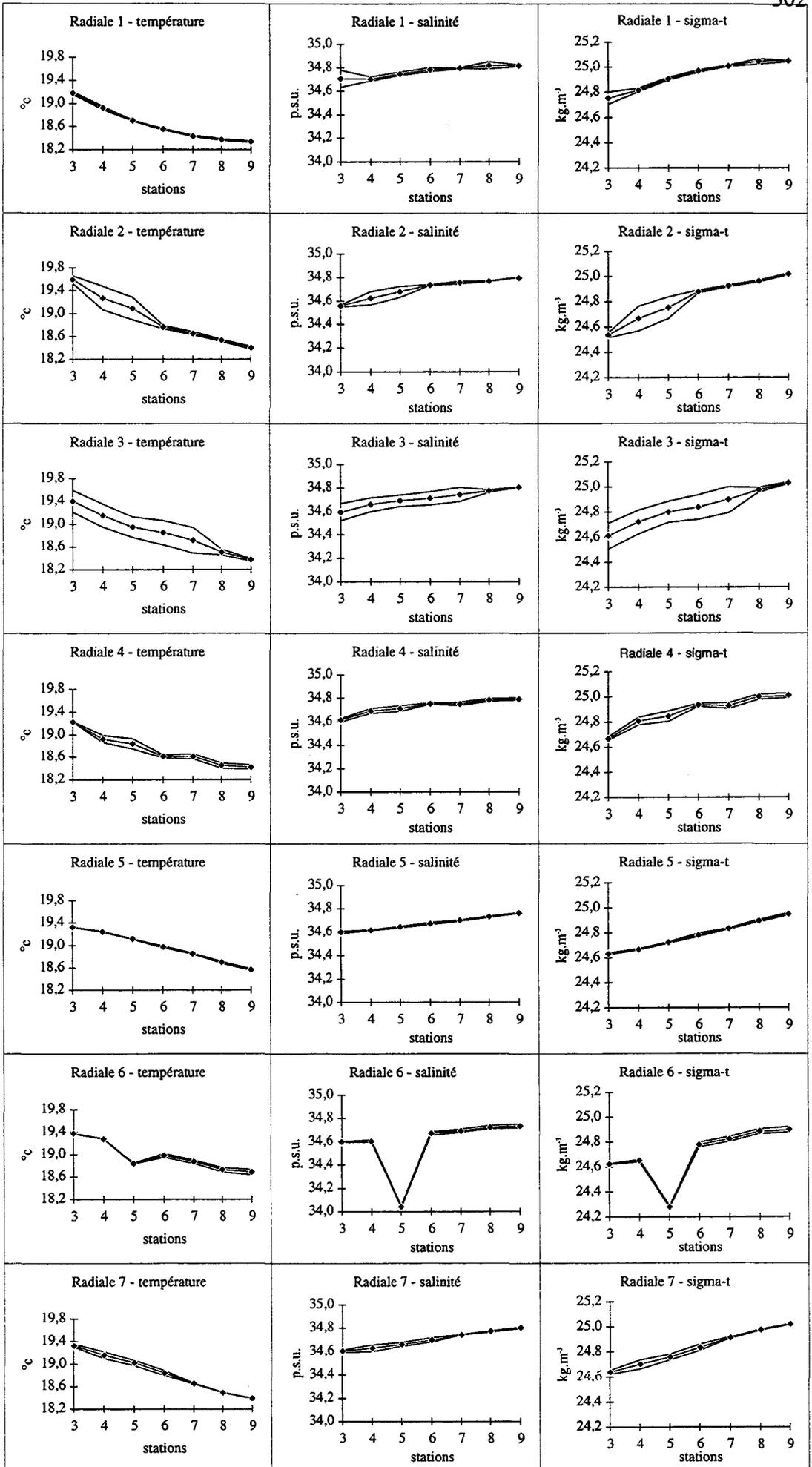
6 bras (%)		radiales													
Stations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
3	87,1	44,9	46,1	57,9	54,4	77,8	-	57,0	49,4	46,2	67,1	73,9	83,5	72,7	
4	81,5	48,3	41,4	57,9	60,7	68,8	-	60,1	51,7	57,6	61,0	61,0	80,2	58,2	
5	69,7	33,6	55,1	34,5	58,5	56,3	-	54,6	51,0	18,0	77,5	69,1	84,0	71,5	
6	45,7	45,6	53,1	45,3	43,6	64,4	-	62,7	76,8	51,0	77,6	69,8	62,6	72,8	
7	54,8	35,3	46,0	35,4	53,4	66,9	-	62,6	75,1	31,3	65,5	83,4	69,8	80,3	
8	51,0	55,2	38,2	38,9	65,4	76,5	-	62,4	59,2	43,0	76,2	71,9	67,5	73,5	
9	54,9	42,7	60,6	60,8	65,1	59,7	-	50,5	65,8	24,1	66,8	74,0	79,4	-	

8 bras (%)		radiales													
Stations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
3	12,9	2,5	1,5	2,1	2,6	12,2	-	1,9	0,5	0,2	1,2	1,2	6,3	3,6	
4	7,0	2,0	1,8	3,3	3,3	6,8	-	2,1	0,4	0,3	0,9	1,3	2,1	3,2	
5	7,1	2,1	3,1	1,0	2,7	5,1	-	1,5	0,5	0,2	0,7	0,8	3,6	2,6	
6	2,3	1,5	1,7	1,5	1,9	4,3	-	1,7	1,2	0,7	2,0	1,3	1,6	1,4	
7	4,6	1,3	1,9	1,5	4,0	7,0	-	1,9	0,7	0,2	1,1	1,8	1,3	1,1	
8	4,8	4,7	3,0	2,5	5,8	6,9	-	2,2	0,8	0,9	1,4	1,2	1,5	1,4	
9	3,0	1,7	1,9	3,2	4,0	7,3	-	1,7	1,0	0,7	2,2	3,2	2,1	-	

ANNEXE 6

Température (°C), salinité (p.s.u.) et sigma-t (kg.m^{-3}) des masses d'eau échantillonnées le long de la radiale BENGRI du 30 juin au 1^{er} juillet 1997 et du 20 au 21 août 1997.

MISSION du 29 juin au 1^{er} juillet 1997.



MISSION du 20 au 21 août 1997.

