



**Thèse de doctorat
délivrée par l'Université Aix-Marseille**

Ecole Doctorale en Sciences de l'environnement (ED-251)

Présentée par : **M. Espinasse Boris**

Pour obtenir le grade de docteur en sciences de l'environnement
Spécialité: Océanographie

**Distribution et structure des communautés zooplanctoniques
dans deux écosystèmes côtiers. Analyse de l'impact des
facteurs physiques et trophiques sur les distributions spatiales
et les spectres de taille du zooplancton.**

Soutenue le 27 Juin 2012 à Marseille

Composition du Jury :

Pr. Bruno Zakardjian	Examineur
Pr. Bernard Quéguiner	Examineur
Pr. Xavier Irigoien	Rapporteur
Pr. Jean-Henri Hecq	Rapporteur
Dr. Sabine Schultes	Examinatrice
Dr. Francois Carlotti	Directeur de thèse
Pr. Meng Zhou	Co-directeur de thèse

REMERCIEMENTS

Je remercie,

les membres du Jury (même ceux qui n'ont pas pu assister à la soutenance) pour avoir acceptés de lire, juger et commenter mon manuscrit,

François pour m'avoir proposé cette bourse et pour la grande liberté accordée tout au long de ma thèse qui m'aura permis d'explorer différentes voies au grès du vent (qui est fort à Marseille) et pour ses conseils qui m'auront permis de ne pas me perdre,

Meng, grâce à qui j'ai pu participer à une campagne de deux mois en Antarctique qui restera un souvenir définitivement inoubliable, et Yiwu pour m'avoir accueillis dans leur maison lors de mon séjour à Boston,

Jean-Luc pour les cours de mathématique fondamentale et de littérature appuyée,

pour les conseils en programmation : les modélisateurs et statisticiens JC et David, et Meng pour le traitement des données LOPC,

pour les aspects techniques et pratiques : ... Meng pour la prise en main du LOPC et du MOCNESS, Alex Herman et le laboratoire de Villefranche-sur-mer respectivement pour le LOPC et le ZooScan sans lesquels je n'aurais pas pu réaliser ma thèse,

les techniciens et ingénieurs qui auront participé à construire le jeu de données énorme accumulé au cours des campagnes COSTEAU,

tout le groupe de travail, autour des campagnes COSTEAU, qui aura été le théâtre de discussion scientifiques constructives,

les différents équipages du Téthys et tout particulièrement les cuisiniers,

l'étage du 3^{ème} pour la pose café du midi et les blagues carambars,

Antoine et Lionel mes « mentors » lors de mon arrivée au labo,

Lionel plus particulièrement pour m'avoir accueilli dans son appartement en Norvège,

et Antoine pour me laisser gagner à la pétanque,

dans l'ordre chronologique : Morgane, Nada (qui m'a nourri quotidiennement) et Marion (si tu laisses ton écharpe de l'OM accrochée au mur je te rayerai discrètement de cette liste avant de publier ma thèse) pour avoir partagées mon bureau même si je ne parle pas beaucoup,

et aussi Marie pour arriver plus tard que moi tous les matins,

l'ensemble des thésards, techniciens, ingénieurs, post-doctorants, personnels administratifs que j'ai côtoyé sur Luminy ou à la station marine d'Endoume au cours de ma thèse,

mes parents pour... le délicieux pot de thèse qui a plu à tout le monde,

et enfin Elo pour avoir repassé mon jean avant la soutenance, et pour tout le reste...

<u>INTRODUCTION GENERALE</u>	<u>1</u>
PLACE DU ZOOPLANCTON AU SEIN DE L'ECOSYSTEME MARIN	1
HETEROGENEITE SPATIALE ET STRUCTURE DE TAILLE DES COMMUNAUTES ZOOPLANCTONIQUES	5
CONTEXTE DE MON ACTIVITE DE RECHERCHE	6
<u>CHAPITRE I ECHANTILLONNAGE TRADITIONNEL ET NOUVEAUX OUTILS D'ACQUISITION AUTOMATISES DE DONNEES</u>	<u>9</u>
I.1 INTRODUCTION	11
I.2 DONNEES ENVIRONNEMENTALES	14
I.3 ECHANTILLONNAGE DE TYPE TRADITIONNEL	16
I.4 INSTRUMENTS OPTIQUES	17
I.4.1 ZOOSCAN / ZOOPROCESS	18
I.4.1.1 FONCTIONNEMENT ET DESCRIPTION DU SYSTEME	18
I.4.1.2 PROTOCOLE D'UTILISATION ET TRAITEMENT DES DONNEES	19
I.4.2 LOPC	24
I.4.2.1 DESCRIPTION ET FONCTIONNEMENT DE L'APPAREIL	24
I.4.2.2 UTILISATION ET TRAITEMENT DE DONNEES	28
I.5 SPECTRES DE TAILLE	32
<u>CHAPITRE II DISTRIBUTION ET STRUCTURE DU ZOOPLANCTON EN PRESENCE D'UNE FORTE DENSITE DE KRILL (<i>EUPHAUSIA SUPERBA</i>) DANS UNE BAIE DE LA PENINSULE ANTARCTIQUE A L'APPROCHE DE L'HIVER AUSTRAL (CAMPAGNE MISHAP)</u>	<u>35</u>
II.1. INTRODUCTION	37
II.2. STRATEGIES, METHODES ET CARACTERISTIQUES DE LA ZONE D'ETUDES	42
II.3. STRUCTURES PHYSIQUES	49
II.4. DISTRIBUTION VERTICALE DU KRILL ET DU ZOOPLANCTON	52
II.5. EVOLUTION DES SPECTRES DE BIOMASSE	60
II.6. DISCUSSION/CONCLUSION	62
II.6.1 HYDROGRAPHIE ET CIRCULATION	62
II.6.2 EVOLUTION DE LA BIOMASSE ET DE L'ABONDANCE AUX DIFFERENTS NIVEAUX TROPHIQUES	62
II.6.3 DISTRIBUTION VERTICALE DU ZOOPLANCTON ET INTERACTION AVEC LE KRILL	65
II.6.4 NOURRITURE DISPONIBLE ET BESOIN METABOLIQUE DU KRILL	66
II.6.5 EVOLUTION DES STRUCTURES DE TAILLE DES COMMUNAUTES ZOOPLANCTONIQUES	69

<u>CHAPITRE III DISTRIBUTION SYNOPTIQUE DU ZOOPLANCTON DANS LE GOLFE DU LION A DIFFERENTES SAISONS, DEFINITION DE SOUS-REGIONS EN FONCTION DES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES ET DES STRUCTURES DE TAILLE DU ZOOPLANCTON (CAMPAGNE COSTEAU 2, 4 ET 6)</u>	71
III.1 INTRODUCTION	73
III.1.1 CONTEXTE GENERAL	75
III.1.2 CARACTERISTIQUES DE LA ZONE D'ETUDE ET SYNTHESE DES DONNEES HISTORIQUES	75
III.2 STRATEGIES, METHODES ET OUTILS STATISTIQUES	79
III.3 STRUCTURES PHYSIQUES	85
III.4 DISTRIBUTION DU ZOOPLANCTON ET DE LA CHL-A	92
III.5 DEFINITION DE SOUS-REGIONS	100
III.6 EVOLUTION DES SPECTRES DE BIOMASSE A L'INTERIEUR DES ZONES	107
III.7 DISCUSSION	110
III.7.1 APPORTS ET LIMITES DES MOYENS D'OBSERVATIONS AUTOMATISES	110
III.7.2 STRUCTURES PHYSIQUES	114
III.7.3 DISTRIBUTION DE LA CHLOROPHYLLE A	117
III.7.4 DISTRIBUTION SPATIALE ET VERTICALE DU ZOOPLANCTON	118
III.7.5 HABITATS ET STRUCTURE DE TAILLE	120
<u>CHAPITRE IV DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES</u>	125
IV.1 BILAN DES DEUX APPAREILS, COMPARAISON ET DEFINITION D'UN CHAMP D'UTILISATION OPTIMALE	127
IV.1.1 ZOOSCAN / ZOOPROCESS	127
IV.1.2 LOPC	128
IV.1.3 COMPARAISON ET PERSPECTIVES	130
IV.2 SPECIFICITE DES SPECTRES DE BIOMASSE NORMALISEE ET DE LEURS CARACTERISTIQUES AU SEIN DES DEUX ECOSYSTEMES	133
IV.3 HABITATS ET LIEN AVEC LES STRUCTURES PHYSIQUES	136
<u>REFERENCES</u>	139
<u>ANNEXES</u>	151
<u>Liste des figures</u>	163
<u>Liste des tableaux</u>	169

INTRODUCTION GENERALE

Place du zooplancton au sein de l'écosystème marin

Le plancton regroupe par définition tous les organismes évoluant en milieu aquatique qui ne peuvent se déplacer à l'encontre des courants. De part sa sensibilité aux conditions environnementales et la facilité avec laquelle on peut le prélever, il représente un indicateur pratique et significatif de l'impact des changements globaux induits par les forçages anthropiques sur les écosystèmes marins. Le zooplancton est comme son nom l'indique la partie animale du plancton. Il assure un rôle de pivot au sein de l'écosystème qui implique une liaison étroite avec les niveaux trophiques inférieurs et supérieurs (Banse 1995).

Le zooplancton constitue en effet un maillon important du réseau trophique en connectant les producteurs primaires avec les échelons trophiques supérieurs. Les larves de poissons (méroplancton) et les petits pélagiques, comme les sardines et les anchois, se nourrissent de zooplancton (Plounevez & Champalbert 2000, Sabaté et al. 2007, Bergeron 2009, Costalago et al. 2011), avant de devenir à leur tour des proies, pour les prédateurs supérieurs tels que les gros poissons et les cétacés. Les perturbations ressenties par le zooplancton se répercuteront donc inévitablement le long du réseau trophique, transitant alors jusqu'aux poissons et aux mammifères marins. Plusieurs exemples démontrent l'importance d'intégrer et de détailler le compartiment zooplanctonique dans les études portant sur les niveaux trophiques supérieurs. L'analyse des concentrations en contaminants dans les poissons notamment, nécessite une approche écosystémique pour mieux appréhender le transfert de ces contaminants le long du réseau trophique (Bodiguel et al. 2009). Autre cas, le réchauffement des eaux qui entraîne la migration d'espèces zooplanctoniques sténothermes, pouvant parfois provoquer des

phénomènes de match-mismatch, par ex. le déphasage entre la ponte de la morue et le pic d'abondance de *Calanus helgolandicus* qui remplace peu à peu *Calanus finmarchicus* en mer du Nord, et ainsi expliquer des chutes de recrutement chez une espèce de poisson (Beaugrand et al. 2003, Helaouët & Beaugrand 2007). Le métazooplancton interagit aussi avec les niveaux inférieurs : d'une part en se nourrissant sur le phytoplancton et le protozooplancton il exerce une pression trophique qui influera sur la structure en taille de ces communautés (Sommer & Stibor 2002) et d'autre part, via la production régénérée, il remet à disposition dans le milieu des éléments nutritifs tels que les matières azotées qui seront réutilisées pour la photosynthèse par les autotrophes (Conway & Whitley 1979).

Dans le but de développer une approche interdisciplinaire qui elle seule propose une vue globale du fonctionnement des écosystèmes marins, plusieurs grands programmes internationaux ont été mis en place au cours des 20 dernières années (JGOFS, GLOBEC, IMBER). La complexité du réseau trophique marin n'est plus à démontrer, elle est notamment induite par la diversité des groupes fonctionnels et de leurs interactions (Reynolds 2008). La longueur de la chaîne trophique à partir des producteurs primaires jusqu'aux poissons planctonophages pourra ainsi varier de 3 maillons (phytoplancton, crustacés zooplanctoniques et poissons) à 6 maillons (phytoplancton, nanoflagellés hétérotrophes, ciliés, crustacés zooplanctoniques, zooplancton carnivore et poissons) (Sommer et al. 2002). Les conditions environnementales, et notamment la disponibilité en sels nutritifs ou encore la variation des rapports stœchiométriques sont susceptibles d'influer sur la structure de la chaîne trophique. Par exemple, d'après Sommer & Stibor (2002), les rapports Si : P et Si : N peuvent conditionner des chaînes trophiques différentes, en influant sur la qualité des communautés phytoplanctoniques qui se répercutera sur les maillons supérieurs. On parle ici d'effet « bottom-up », c'est le niveau trophique le plus bas qui contrôle la configuration du réseau trophique. A l'inverse, un exemple d'effet « top-down » est le contrôle exercé par les

prédateurs supérieurs sur les petits pélagiques et le macrozooplancton carnivore qui aura pour effet de réduire l'effort de prédation exercé par ceux-ci sur le mézozoplancton (Cury et al. 2001).

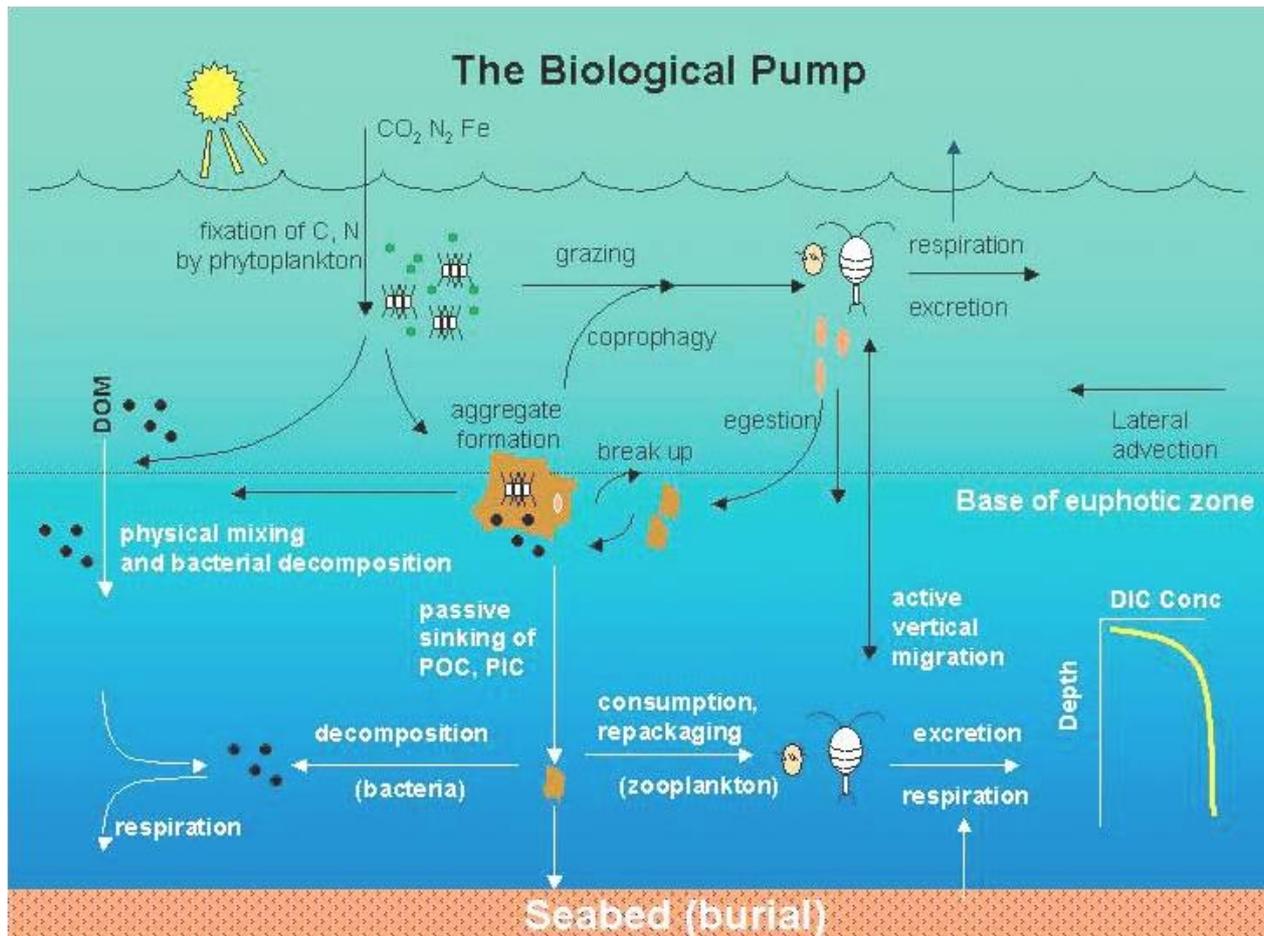


Figure i.1 Représentation schématique de la pompe biologique océanique (DIC : Dissolved organic carbon, DOM : Dissolved organic matter, POC : Particulate organic carbon, PIC : Particulate inorganic carbon).

En entretenant le flux de matière qui part de la surface vers les fonds marins, Le zooplancton joue également un rôle prépondérant dans la pompe biologique du carbone (Fig. i.1) (Sundquist 1993, Slagstad et al. 1999). Il participe au processus de sédimentation de la matière : en broutant sur le phytoplancton et les débris qui seront agrégés en particules de plus grosses tailles via la production de pelotes fécales (Robinson et al. 2010), mais aussi de manière active de part ces migrations verticales nyctémérales (Zhang & Dam 1997). Ces

processus participent donc au stockage du carbone dans les fonds océaniques et influent indirectement sur la capacité des océans à absorber du gaz carbonique issu de l'atmosphère.

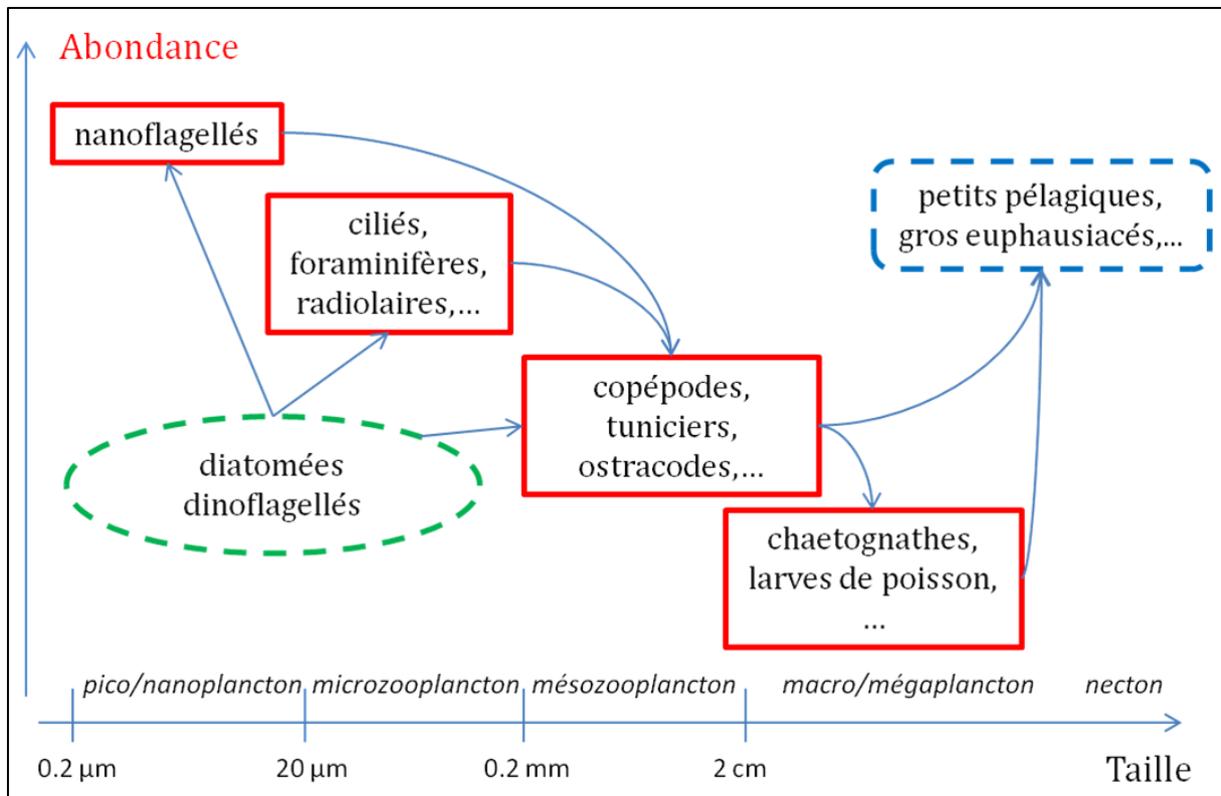


Figure i.2 Classification traditionnelle en classe de taille du zooplancton, et mise en évidence de leurs rôles de pivot au sein du réseau trophique avec la représentation en vert du phytoplancton et en bleu du niveau trophique supérieur.

Le zooplancton occupe une large gamme de taille et comprend des organismes aussi variés que des ciliés, des copépodes ou bien des méduses présentant chacun des caractéristiques physiologiques et des cycles de vie intrinsèques bien différents (Fig. i.2). Des sous-classes ont été définies en considérant la taille des espèces (Sieburth et al. 1978). Le mésozooplancton représente le zooplancton mesurant entre $200 \mu\text{m}$ et 2 cm , plusieurs groupes fonctionnels sont inclus à l'intérieur mais les organismes généralement majoritaires sont les copépodes (Siokou-Frangou et al. 2010). Toutefois, le mésozooplancton comprend aussi des organismes gélatineux qui peuvent localement dominer la biomasse tels que les salpes (Ménard et al. 1994).

Hétérogénéité spatiale et structure de taille des communautés zooplanctoniques

L'hétérogénéité de la distribution spatiale et temporelle du zooplancton vient s'ajouter à sa diversité biologique pour complexifier un peu plus la dynamique du système planctonique. Cette hétérogénéité peut être due à des processus physiques et biologiques qui interviennent à différentes échelles. A petite échelle où sont impliqués la turbulence, la stratification de la colonne d'eau ou encore les effets du vent, mais aussi des phénomènes biologiques comme la migration nyctémérale d'une partie du zooplancton (Andersen et al. 2001a, Raybaud et al. 2008). A moyenne échelle, où interviennent des phénomènes physiques tels que les gyres, les courants, les fronts ou encore les apports fluviaux et des processus biologiques comme la migration ontogénique de grosses espèces ou un effort de prédation intense lié à la présence ponctuelle d'un prédateur (Andersen et al. 2001a, Andersen et al. 2001b, Bonnet et al. 2005, Riandey et al. 2005, Sourisseau & Carlotti 2006, Alcaraz et al. 2007, Raybaud et al. 2008, Licandro & Icardi 2009, Zhu et al. 2009). A grande échelle, où la distribution est liée à des contraintes physiologiques et sera dépendante de la température et de la biomasse phytoplanctonique (Nowaczyk et al. 2011), elle-même assujettie à la disponibilité en sels nutritifs, de récentes études mettent aussi en avant des corrélations avec des indices climatiques (par ex. NAO, Molinero et al. 2005, Fernández de Puelles et al. 2007, Molinero et al. 2008, García-Comas et al. 2011). Une des approches possibles pour simplifier l'étude du système est de considérer la structure de taille des communautés zooplanctoniques plutôt que sa composition taxonomique. Cette approche a été rendue possible par le développement de nouveaux appareils optiques qui permettent de mesurer les individus de manière automatisée. Les appareils les plus récents mesurent sur une gamme de taille couvrant l'ensemble du mésozooplancton (Sieracki et al. 1998, Grosjean et al. 2004, Herman et al. 2004, Picheral et al. 2010). Le traitement des données avec ce type d'appareil est rapide, et il est possible d'envisager un échantillonnage plus fréquent qui permet de mieux cerner la variabilité

spatiale de la distribution du zooplancton à petite échelle. Ce nouveau type de données a permis la mise en place de lois d'allométries (Moloney & Field 1989) et de théories de dynamique de population (Platt & Denman 1977, 1978, Zhou & Huntley 1997, Zhou 2006) qui fournissent l'estimation de caractéristiques propres aux communautés observées, par ex. taux de croissance et de mortalité, etc. à partir des variations des spectres de biomasse normalisée. Cette simplification est indispensable lorsque l'on s'intéresse à une communauté composée d'une multitude d'espèces aux caractéristiques physiologiques et aux fonctionnements différents, pour laquelle l'estimation spécifique de l'ensemble des paramètres par manipulation en laboratoire est impossible.

Contexte de mon activité de recherche

Ma thèse a été réalisée grâce à une bourse CNRS octroyée dans le cadre d'une demande déposée par F. Carlotti (DR CNRS) et M. Zhou (Professeur à l'université de Massachussets). La venue en France de M. Zhou en tant que chercheur invité a été permise grâce à un financement EU-Marie Curie. Ma thèse a bénéficié de cette collaboration qui s'est poursuivie avec le projet d'ANR FOCEA (For Observation–model Coupling and Ecological Assessment in the Sea) qui a notamment permis d'investir sur certains appareils optiques utilisés au cours des différentes études. C'est aussi dans le cadre de cette coopération que j'ai eu l'opportunité de participer à la campagne MISHAP, une campagne multidisciplinaire organisée par plusieurs laboratoires US, qui a été menée le long de la côte Ouest de la péninsule antarctique. Au cours de cette campagne, nous avons pu étudier le fonctionnement de l'écosystème et le transfert de la biomasse dans le réseau trophique, des producteurs primaires jusqu'aux cétacés. Il a notamment été mis en avant l'impact de la prédation par le krill sur la structure de taille du zooplancton et la place du zooplancton dans le régime alimentaire du krill. La

deuxième partie de ma thèse a été portée par le projet ANR COSTAS, au sein duquel ont été effectuées plusieurs campagnes en mer (COSTEAU) dans le golfe du Lion. Menées à trois saisons différentes, ces campagnes qui visent à évaluer le transfert des contaminants dans le réseau trophique, nous ont permis de détailler l'influence des processus physiques sur la distribution et la structure de taille du zooplancton. Dans le cadre de ces 2 programmes, le Laser Optical Plankton Counter et le système ZooScan / ZooProcess ont été utilisés pour reconstituer le spectre de taille des communautés mésozooplanctoniques *in-situ* i.e. LOPC et en laboratoire i.e. ZooScan. Les avantages et les inconvénients des ces nouveaux appareils automatisés seront discutés et un champ d'utilisation optimale sera défini pour chacun d'entre eux. L'évolution des spectres de biomasse normalisée en fonction des différents forçages, et l'utilisation des caractéristiques du spectre comme indicateur potentiel de paramètres biologiques propres à la communauté feront aussi l'objet d'une partie de la discussion. Enfin, une dernière partie portera sur l'intérêt de l'approche en structure de taille pour synthétiser l'information, qui pourra ensuite être utilisée dans des modèles d'écosystème ou intégrée dans l'étude des niveaux trophiques supérieurs.

CHAPITRE I

Echantillonnage traditionnel et nouveaux outils d'acquisition automatisée de données

I.1 INTRODUCTION	11
I.2 DONNEES ENVIRONNEMENTALES	14
I.3 ECHANTILLONNAGE DE TYPE TRADITIONNEL	16
I.4 INSTRUMENTS OPTIQUES	17
I.4.1 ZooSCAN / ZooPROCESS	18
I.4.1.1 FONCTIONNEMENT ET DESCRIPTION DU SYSTEME	18
I.4.1.2 PROTOCOLE D'UTILISATION ET TRAITEMENT DES DONNEES	19
I.4.2 LOPC	24
I.4.2.1 DESCRIPTION ET FONCTIONNEMENT DE L'APPAREIL	24
I.4.2.2 UTILISATION ET TRAITEMENT DE DONNEES	28
I.5 SPECTRES DE TAILLE	32

I.1 Introduction

L'échantillonnage du zooplancton remonte au XIX^{ème} siècle, en 1828 pour être précis, lorsque Thomson inventa et utilisa pour la première fois un filet pour prélever les larves de crustacés (Wiebe & Benfield 2003). Les premières études sur le zooplancton sont purement qualitatives et visent surtout à découvrir et répertorier de nouvelles espèces. Jusqu'au milieu du XX^{ème} siècle, les approches quantitatives restent rares et l'estimation du nombre d'individus se limite à des échelles grossières. Les différentes méthodologies utilisées posent alors des problèmes de comparaison entre les jeux de données. Les outils et les protocoles d'échantillonnage influencent les valeurs obtenues, et notamment la forme du filet, son ouverture, sa longueur et sa forme conique, la maille du filet ou encore le type de coup de filet, oblique, horizontal ou vertical. Dans un souci d'uniformisation de la méthode de prélèvement et du type de données, l'UNESCO définit en 1968 le WP2 comme filet standard (UNESCO, 1968). D'autres types de filets assez semblables au WP2 restent toutefois couramment utilisés, et notamment le filet Bongo. Ces filets simples présentent toutefois l'inconvénient d'intégrer les données sur la colonne d'eau. On obtient de ce fait une abondance ou une biomasse que l'on exprimera par mètre carré ou mètre cube d'eau filtrée. De nouveaux types de filets vont être développés dans le but d'échantillonner sur plusieurs couches d'eau quasi-simultanément, ils sont appelés filets à nappes ou filets multiples. Plus encombrants et plus délicats à manœuvrer, ils permettent d'échantillonner sur la colonne d'eau à différentes profondeurs et fournissent un profil vertical discret de la distribution des communautés zooplanctoniques. Une fois les échantillons récupérés et conditionnés à bord, suit l'analyse en laboratoire. Plusieurs types d'analyses sont possibles fournissant différents types de données caractérisant le zooplancton. La mesure du poids sec et l'identification taxonomique sont très certainement les plus fréquemment effectuées. Elles permettent d'estimer la biomasse et l'abondance du zooplancton et de détailler sa composition. Toutefois,

la taxonomie sous la loupe binoculaire est très couteuse en temps et nécessite des connaissances et une expertise approfondie pour être menée à bien. Elle est cependant indispensable pour détailler au niveau spécifique la composition des communautés zooplanctoniques présentes dans l'échantillon. Dans le but d'automatiser les analyses et de rendre moins opérateur-dépendant les résultats qui en découlent, un nouveau type d'appareil optique voit le jour au début des années 80 (Benfield et al. 2007). Permis par les progrès dans le domaine de l'optique et de l'informatique, ces capteurs utilisent la photographie numérique (ZooScan, Grosjean et al. 2004, FlowCAM, Sieracki et al. 1998), la vidéo (Video Profiler Recorder, VPR, Davis et al. 1992 ; Under Video Profiler, UVP, Picheral et al. 2010) ou le laser (Laser Optical Plankton Counter, LOPC, Herman et al. 2004 ; Laser In-Situ Scattering and Transmissometry, LISST, Mikkelsen & Pejrup 2001) pour évaluer certaines caractéristiques du plancton. On distingue donc deux types de fonctionnement, les appareils qui travaillent à partir de l'image et ceux qui travaillent avec un laser (granulomètre). Ces appareils peuvent être utilisés *in-situ* lors d'un profil vertical sur un point fixe, ou bien pour une analyse de l'échantillon post-prélèvement en laboratoire. Les granulomètres peuvent aussi être tractés par un bateau entre 2 points, fournissant ainsi une coupe du milieu étudié le long d'une radiale. Les granulomètres peuvent mesurer sur une gamme de taille généralement plus importante (la limite de détection inférieure du LISST est 1.25 μm , et 100 μm pour le LOPC) mais l'on ne peut séparer le vivant du non-vivant ou encore estimer la part relative des principaux taxons puisque aucune image n'est associée aux mesures. Leur utilisation est relativement simple et il n'y a pas de traitement post-opérateur. Les données fournies sont l'abondance et la taille des individus mesurés. Les appareils travaillant avec l'image sont dépendants de la résolution de leur capteur pour leurs limites de détection inférieure (100 μm pour l'UVP, 300 μm pour le ZooScan). Plus on cherchera à obtenir une résolution fine, plus l'acquisition et le traitement pour chaque échantillon sera lourd. Ils sont couplés à un logiciel

d'analyse d'image qui permet outre de mesurer les individus, de les identifier selon leur caractéristiques morphologiques, ce qui permet notamment de différencier les organismes des détritiques. Ces nouveaux types d'appareils optiques présentent le désavantage, en comparaison des prélèvements filets, d'échantillonner sur des volumes d'eau analysés beaucoup plus petit, ce qui amène à une sous-estimation des gros organismes. En contrepartie, ceux qu'y sont utilisés *in-situ* sont plus efficaces pour échantillonner les organismes fragiles, de type gélatineux, qui se fragmentent dans les filets sous la pression de l'eau (González-Quirós & Checkley 2006). Ces nouveaux types de système d'échantillonnage fournissent donc l'abondance et la taille des individus, permettant de recréer des spectres de taille ou de biomasse qui caractériseront les communautés zooplanctoniques étudiées. Le futur de l'identification zooplanctonique automatisée prendra certainement la forme des représentations holographiques en 3D, permettant une reconnaissance taxonomique plus poussée à partir d'images *in-situ* (Culverhouse et al. 2006). La mesure des paramètres physico-chimiques tels que la température, la salinité ou la concentration en sel nutritifs est associée de plus en plus fréquemment aux prélèvements de plancton. Ceux-ci fournissent un complément d'information indispensable pour comprendre la dynamique des communautés zooplanctoniques.

I.2 Données environnementales

La mesure des données environnementales est primordiale pour comprendre les mécanismes qui régissent la distribution zooplanctonique. L'une des solutions retenue lors des campagnes océanographiques multidisciplinaires pour prélever simultanément un maximum de paramètres est la Rosette (Fig. I.1).

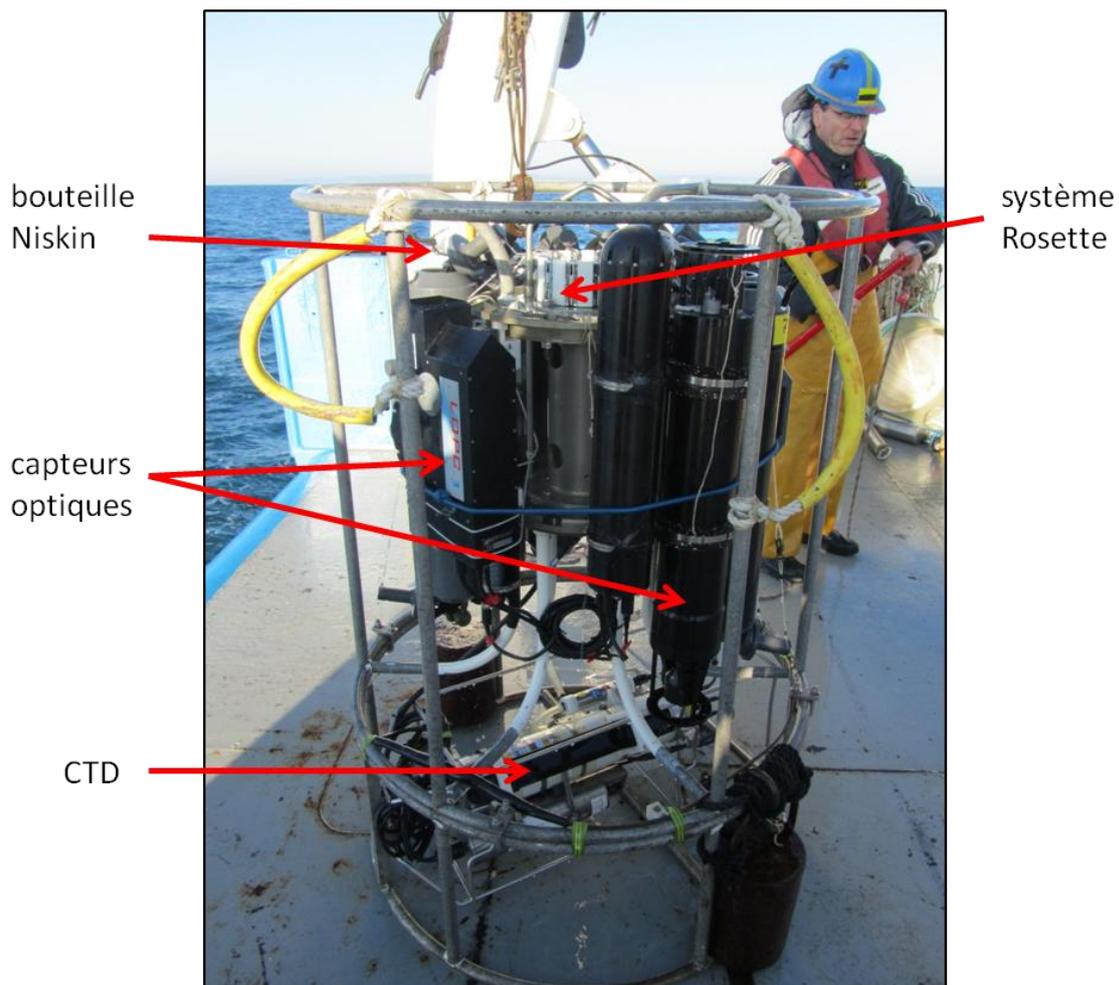


Figure I.1 Système de prélèvements Rosette équipé de 12 bouteilles Niskin d'une contenance de 10L, d'un LOPC, d'un LISST et d'une CTD avec pompe.

Cette armature en acier permet d'échantillonner la colonne d'eau à différentes profondeurs en commandant, depuis le bateau, la fermeture des bouteilles de prélèvements (type Niskin) qui sont fixées dessus. Une CTD avec un système de pompage est généralement fixée à la base de

la Rosette. Celle-ci est déployée avec un câble électroporteur fournissant l'énergie électrique nécessaire au fonctionnement de la CTD et permettant la réception des mesures en temps réel sur le bateau. Lors du déploiement, la Rosette est maintenue en sub-surface un certain laps de temps permettant à la pompe de la CTD de se mettre en marche, puis elle est descendue sans interruption, à une vitesse d' 1 m s^{-1} , jusqu'à 5 m au dessus du fond fourni par la sonde. Cette descente ininterrompue à vitesse constante permet l'acquisition d'un profil « propre » pour les capteurs, de visualiser la structure de la colonne d'eau, puis de définir les profondeurs auxquelles les bouteilles seront fermées lors de la remontée. L'eau contenue dans les bouteilles est ensuite répartie entre les différents utilisateurs pour des manipulations à bord du bateau ou plus tard en laboratoire. Les sels nutritifs, la teneur en chlorophylle *a* ou la concentration et l'identification de micro-organismes, pourront être évalués à partir de ces prélèvements. La CTD quant à elle fournira la salinité (déduite de la conductivité) et la température de l'eau en fonction de la profondeur. Des capteurs supplémentaires peuvent être connectés à la CTD comme un fluorimètre, un transmissiomètre, une sonde à oxygène ou un quantamètre (mesure du PAR). Toutes ces informations participent à former un cadre complet, à partir duquel l'étude du compartiment zooplanctonique sera facilitée. Un courantomètre (ADCP, Acoustic Doppler Current Profiler) dit de coque, est généralement monté sur les bateaux de recherche, et peut fournir suivant sa fréquence et le traitement effectué, des informations sur les courants et sur la distribution verticale de la biomasse pour une gamme de taille donnée (souvent au dessus du mésozooplancton).

I.3 Echantillonnage de type traditionnel

Deux types de filets ont été utilisés durant les campagnes océanographiques auxquelles j'ai participé au cours de ma thèse. Le choix de ces filets a été fait en fonction de la stratégie spatiale et temporelle d'échantillonnage, différente pour les deux campagnes, mais aussi en adéquation avec les questionnements propres à chacun des programmes.



Figure I.2 Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System (MOCNESS) équipé de 9 filets présentant une ouverture de 1 m².

Un Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System (MOCNESS, Wiebe et al. 1976, Wiebe et al. 1985) a été utilisé pendant la campagne MISHAP (Fig. I.2). Ce système est constitué d'un cadre sur lequel sont montés 9 filets, le mécanisme de fermeture des filets, un débitmètre et une micro-CTD. Les 9 filets d'1 m² d'ouverture et de 330 µm de maille permettent d'échantillonner sur une couche d'eau lors du profil descendant, et huit couches

d'eau lors du profil ascendant. Le système est tracté derrière le bateau. Sa position dans la colonne d'eau est connue en temps réel et la fermeture successive des filets se fait via un boîtier de commande. Le volume d'eau filtré a été estimé avec le débitmètre. Les échantillons prélevés ont été tamisés à bord puis fixés avec du formol (concentration finale de 10%) préalablement tamponné avec du borax. la concentration importante en formol s'explique par la biomasse élevée de krill pour certaines stations.

Les filets utilisés pour l'ensemble des campagnes COSTEAU sont des filets de 120 μm de maille équipés avec des collecteurs de 80 μm de maille. Ils étaient montés sur un cadre Bongo à deux filets présentant une ouverture de 60 cm de diamètre (Fig. I.3). Les échantillons prélevés ont été tamisés à bord puis fixés avec du formol (concentration finale de 4%) préalablement tamponné avec du borax afin de limiter la dégradation de l'échantillon sur le long terme. Un vide de maille de 120 μm constitue un compromis, en permettant d'estimer correctement l'abondance pour les individus à partir de 300 μm , tout en limitant le risque de colmatage du filet lorsque la biomasse phytoplanctonique est élevée. Tous les traits de filets étaient verticaux et le filet était remonté à une vitesse moyenne de 1 m s^{-1} . Le volume d'eau filtré a été estimé avec la longueur de câble déroulée et la surface de l'ouverture du filet.

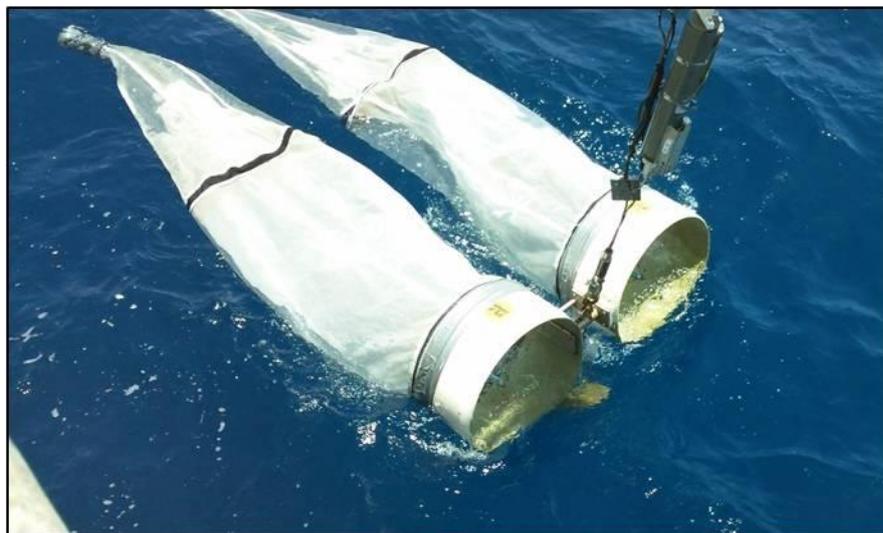


Figure I.3 Filets montés sur un cadre Bongo.

I.4 Instruments optiques

I.4.1 ZooScan / ZooProcess

I.4.1.1 Fonctionnement et description du système



Figure I.4 Système d'analyse d'image composé d'un scanner adapté, le ZooScan, couplé avec un PC équipé du logiciel ZooProcess.

Les échantillons prélevés au filet ont ensuite été analysés avec le système ZooScan / ZooProcess (Fig. I.4, www.zooscan.com, Grosjean et al. 2004). Ce système a été développé au Laboratoire d'Océanographie de Villefranche-sur-mer (LOV). Le ZooScan est un scanner adapté : la partie destinée à recevoir l'échantillon est étanche et peut basculer vers l'utilisateur facilitant ainsi la récupération de l'échantillon. Un cadre (« narrow », 15x24 cm) en plexiglas est positionné en butée en haut à gauche sur la vitre du ZooScan. La position de ce cadre par rapport au scanner sera donc toujours la même, et les coordonnées du rectangle à l'intérieur du cadre (la zone qui sera scannée) sont fournies par l'entreprise qui construit et commercialise le ZooScan. Des LEDs sont positionnées sous la glace afin d'assurer une

luminosité constante et homogène pour tous les échantillons. Le ZooProcess est un module d'extension pour le logiciel gratuit ImageJ (Rasband 2005). Il communique avec le ZooScan par le biais de Vuescan, un autre logiciel gratuit, qui gère la communication avec le scanner intégré dans le ZooScan. ZooProcess paramètre Vuescan pour récupérer l'image du scan de l'échantillon avec les caractéristiques désirées. La résolution des images en noir et blanc est de 2400 dpi (pixel de 10.56 μm). ZooProcess va ensuite convertir l'image puis l'analyser en repérant tous les pixels dont le niveau de gris dépasse un certain seuil. Les amas de pixels repérés présentant une taille supérieure à 300 μm de diamètre de la sphère équivalente (ESD, valeur par défaut) seront identifiés comme étant des particules. Chaque particule reconnue va être mesurée et jusqu'à 46 variables vont en être déduites pour constituer une sorte de fiche d'identification. Ces variables concernent par exemple : la taille, la forme ou encore l'opacité de la particule.

I.4.1.2 Protocole d'utilisation et traitement des données

Les différentes séquences de l'opération sont les suivantes. L'échantillon prélevé au filet est d'abord rincé, pour retirer le formol, puis subdivisé avec une boîte de Motoda jusqu'à atteindre un nombre d'individus estimé aux alentours de 1500. L'aliquote est ensuite versé dans le cadre positionné sur la vitre du ZooScan. Il faut alors séparer les individus, afin que ZooProcess ne considère pas comme une seule particule plusieurs organismes qui se toucheraient, faussant ainsi l'abondance estimée et la taille des organismes. Cette étape est la plus longue et peut prendre jusqu'à 30 min, notamment si le nombre d'individus est trop grand ou si il y a beaucoup d'agrégats dans l'échantillon. Le nombre de 1500 individus avancé plus haut est en fait un bon compromis pour limiter le temps de cette étape tout en obtenant un spectre de taille significatif. ZooProcess commande ensuite un scan de

l'échantillon. On obtient alors une image archivée de l'échantillon en haute résolution (Fig. I.5) associée à un fichier de méta-données (« metadata »). Les échantillons sont passés à la chaîne durant la journée et la conversion et le traitement des images sont réalisés pendant la nuit afin d'optimiser le temps de travail. Un scan du fond (« background ») doit aussi être réalisé tous les matins. Ce scan représente tous les défauts présents sur la vitre et le niveau de gris moyen, il sera soustrait à chaque image d'échantillon au cours du traitement. Le traitement des images fournit un fichier texte où figure, pour chaque particule identifiée, la valeur des 46 variables.



Figure I.5 Exemple d'image fournie par le système ZooScan / ZooProcess pour un échantillon prélevé dans les eaux d'Antarctique.

L'étape suivante consiste à classer les particules dans des grands groupes taxonomiques créés par l'utilisateur. Le logiciel Plankton Identifier (PkID) permet de trier les vignettes obtenues par le ZooProcess (Fig. I.6, Gasparini 2007). Il va falloir apprendre au logiciel PkID à reconnaître les différentes vignettes et pour cela lui fournir un jeu de vignettes correspondant à chaque groupe. Plus on lui fournit de vignettes et plus l'identification sera bonne, mais il faudra cependant respecter un équilibre entre les groupes et s'assurer qu'un nombre minimal de vignettes (~100) soit incluses dans chacun d'entre eux. Le choix du nombre de groupes est

primordial pour l'efficacité de l'identification automatisé (Gorsky et al. 2010, Vandromme 2010). Le risque est de créer un nombre de groupes trop important, pour détailler au maximum le contenu des échantillons, puis de ne pas pouvoir remplir chaque groupe avec les 100 vignettes requises. En fait, le choix du nombre de groupe sera lié au type de données. Une série temporelle permettra de récupérer un nombre conséquent de vignettes représentatives d'un grand nombre de taxons, tandis qu'une campagne océanographique menée sur une période plus courte montrera une diversité taxonomique généralement plus réduite.

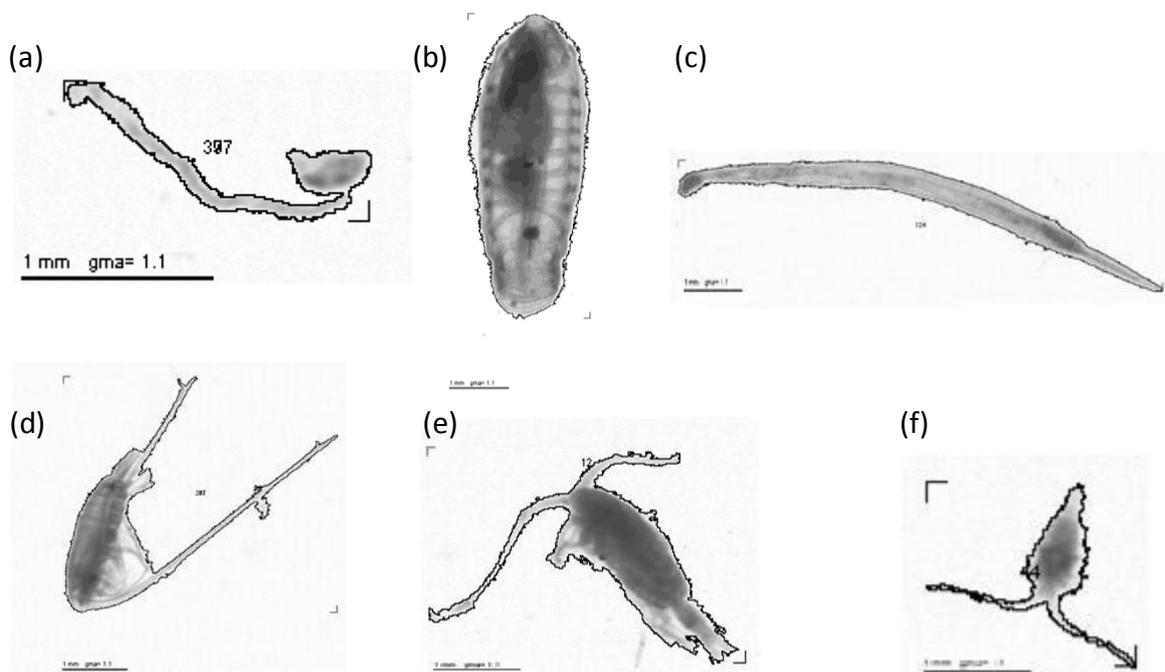


Figure I.6 Sélection de vignettes d'organismes zooplanctoniques numérisés par le ZooScan. Les lignes noires délimitent l'aire retenue par le logiciel ZooProcess. (a) Appendiculaire, (b) Salpe, (c) Chaetognathe, (d) *Neocalanus tenuicornis*, (e) *Pleuromamma* sp., (f) *Centropages typicus*.

Pour la campagne MISHAP, six groupes ont été prédéfinis : quatre groupes d'organismes (copépodes, chaetognathes, larves de krill et « autres ») plus un groupe de détritits et un groupe de pattes de krill. Pour Costeau 2 et 4, deux groupes ont été définis : organismes (copépodes à plus de 90%) et détritits. Pour Costeau 6, un groupe « appendiculaires » a été rajouté en raison de leur présence, portant ainsi le nombre de groupe à 3.

Une fois le nombre de groupes défini et le jeu de vignettes associé à ces groupes, le logiciel PkID nous fournit un fichier (« Learning set ») dans lequel chaque groupe est caractérisé par un jeu de variables. Un logiciel de statistiques gratuit, Tanagra (Rakotomalala 2005), est utilisé par le PkID pour réaliser la classification. L'algorithme utilisé pour cette classification est le Random forest algorithm (Breiman 2001) qui est une technique de classification automatique. D'autres algorithmes sont cependant disponibles. Cette étape permet notamment de retirer tous les détritiques (fibres, morceaux de gélatineux, particules terrigènes, etc.) présents dans l'échantillon afin d'estimer uniquement la biomasse et l'abondance des organismes.

La variable « Area » représente la surface en pixel occupée par l'organisme dans l'image. Cette surface peut être convertie en un disque présentant une aire équivalente, dont le diamètre sera considéré comme un indice de taille de la particule (ESD). On peut aussi convertir cette surface en un ellipsoïde de révolution de surface équivalente (forme observée pour une majorité des organismes mésozooplanctoniques). Deux possibilités s'offrent alors à l'utilisateur : soit il fixe lui-même le ratio entre l'axe majeur et mineur de l'ellipsoïde (ce ratio peut différer suivant les groupes), soit il utilise l'estimation, fournie par le ZooProcess pour chaque vignette, de la longueur des axes majeur et mineur. Le choix a été fait pour l'ensemble de nos traitements, soit de calculer ce ratio en mesurant la largeur et la longueur du céphalothorax d'un certain nombre d'individus représentatifs, soit de le fixer arbitrairement. Un cas est représenté schématiquement pour montrer que l'estimation du ratio axe majeur/axe mineur fournie par le ZooProcess peut être biaisée notamment par les pattes des copépodes ; or ce ratio joue un rôle important dans le calcul du biovolume (Fig. I.7).

Le calcul du biovolume est réalisé avec la formule suivante :

$$\text{BioV} = \frac{4}{3} \times \frac{\text{Area}}{\sqrt{\text{Ratio}}} \times \sqrt{\frac{\text{Area}}{\pi}}$$

Une fois le biovolume obtenu, il est converti en biomasse humide en utilisant une masse volumique de 1 mg mm^{-3} (Wiebe et al. 1975). Cette biomasse humide peut ensuite être convertie en poids sec ou en poids carbone. On peut aussi trouver dans la littérature d'autres relations pour passer directement de la taille au poids sec ou au poids en carbone. La définition de groupes comprenant des organismes morphologiquement différents permet donc, outre le fait d'estimer leur abondance respective, d'estimer au mieux leur biovolume en ajustant le ratio axe majeur/axe mineur, et donc d'améliorer l'estimation de la biomasse totale.

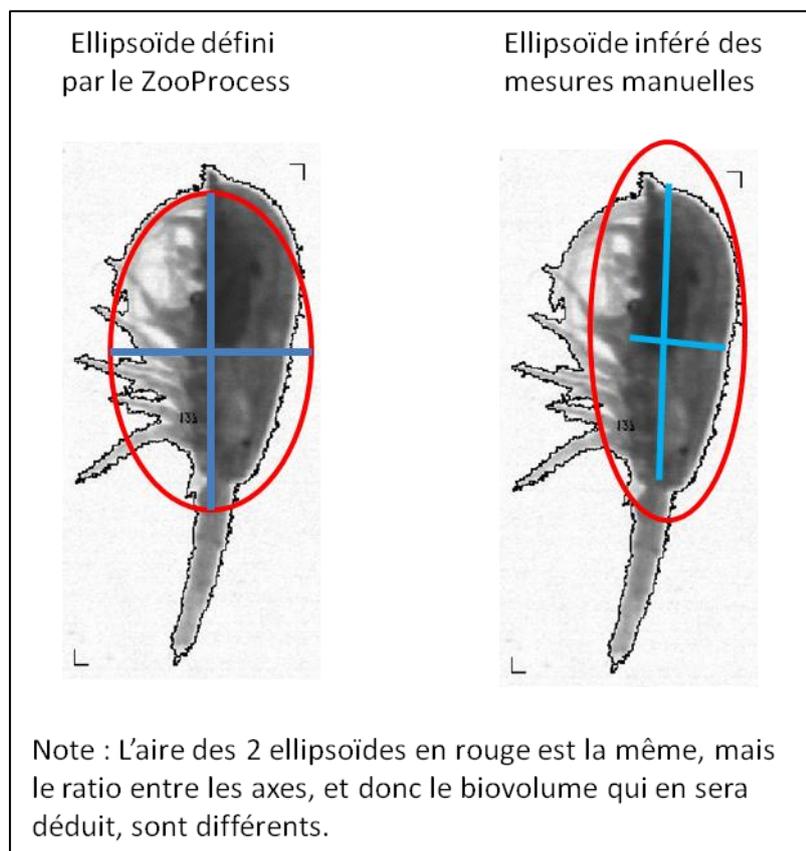


Figure I.7 Illustration de deux possibilités différentes pour le calcul du biovolume à partir de la reconstitution d'un ellipsoïde.

I.4.2 LOPC

I.4.2.1 Description et fonctionnement de l'appareil

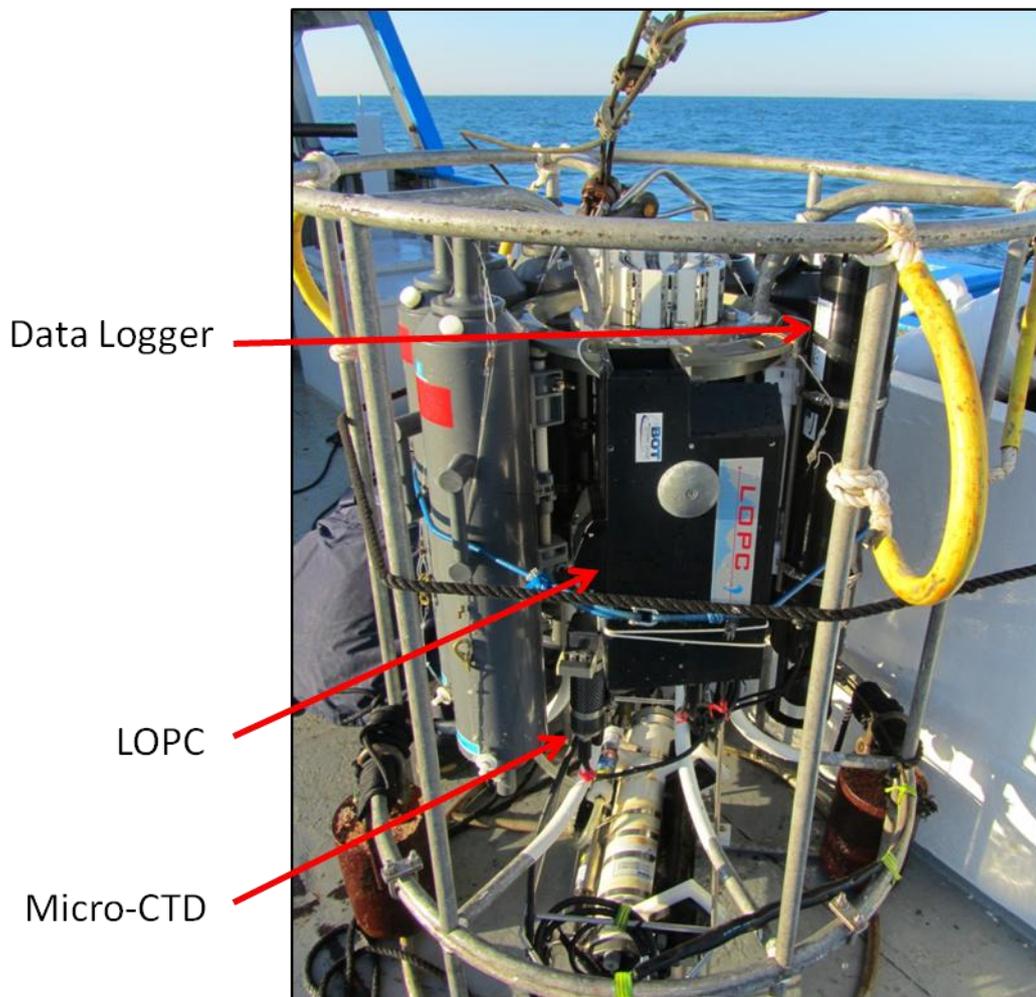


Figure I.8 LOPC monté sur une Rosette, il est couplé avec un Data Logger qui stocke les données et fournit l'énergie, et une micro-CTD.

Le Laser Optical Plankton Counter (LOPC) a été développé à l'Institut d'Océanographie de Bedford (Fig. I.8, Herman et al. 2004). Comme son nom l'indique, il s'agit d'un capteur optique fonctionnant avec la technologie laser qui compte et mesure les particules dans la colonne d'eau. Cet appareil est généralement utilisé *in-situ*, bien qu'une version soit disponible pour une utilisation en laboratoire. Le principe de fonctionnement est décrit dans un papier de Herman (2004), dont voici un résumé. Il possède un tunnel d'une section de 7x7

cm^2 dans lequel l'eau circule de manière homogène (Fig. I.9). Au milieu du tunnel, un faisceau laser d'une largeur de 3,5 cm et d'une hauteur de 1 mm est émis depuis un côté de l'appareil puis renvoyé par un prisme de l'autre côté, tapissant ainsi l'ensemble de la section du tunnel. La réception du faisceau laser se fait sur un ensemble de 35 cellules mesurant chacune 1 mm. Lorsqu'une particule franchit le faisceau, elle va momentanément occulter une partie de la lumière, et cette ombre sera mesurée par les cellules concernées.

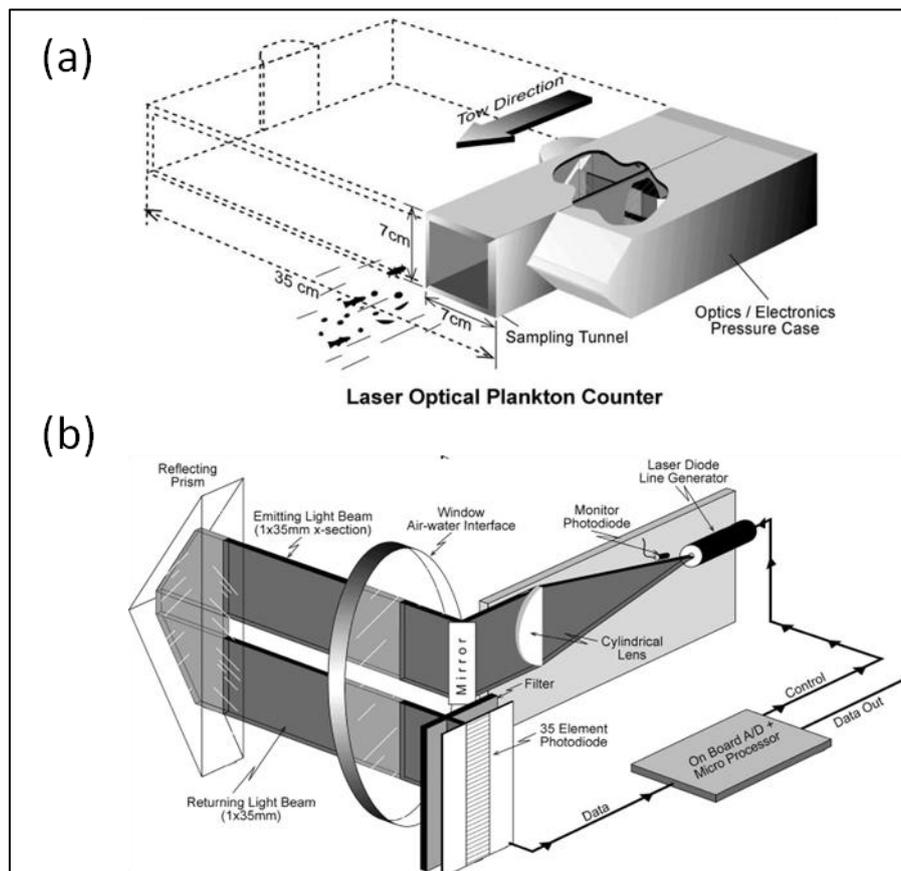


Figure I.9 Représentations schématiques du fonctionnement du LOPC tirées de Herman 2004. (a) Vue d'ensemble de l'appareil. (b) Parcours du faisceau laser.

La détection des particules commence à partir de $100 \mu\text{m}$ de diamètre de la sphère équivalente (ESD). Si la particule occulter de la lumière sur 1 ou 2 cellules elle va être considérée comme un Single Element Plankton (SEP). Dans ce cas-là, seule sa taille en ESD sera mesurée et la particule sera classée dans un vecteur comportant 128 colonnes, représentant chacune une

classe de 15 μm de largeur (jusqu'à 1.92 mm). Si la particule occulte au moins 3 cellules elle sera considérée comme un Multiple Element Plankton (MEP). Dans ce cas là, sera fourni le temps de transit de la particule et la quantité de lumière occultée pour chaque cellule (Fig. I.10). Il faudra alors reconstruire la taille complète de la particule, en sommant la taille digitale fournie par chaque cellule, en appliquant le polynome de régression fourni par le constructeur :

$$ESD = a_1 + a_2(DS) + a_3(DS)^2 + a_4(DS)^3$$

avec : $a_1 = 0.1806059$, $a_2 = 0.00025459$, $a_3 = -1.0988 \times 10^{-9}$ et $a_4 = 9.54 \times 10^{-15}$

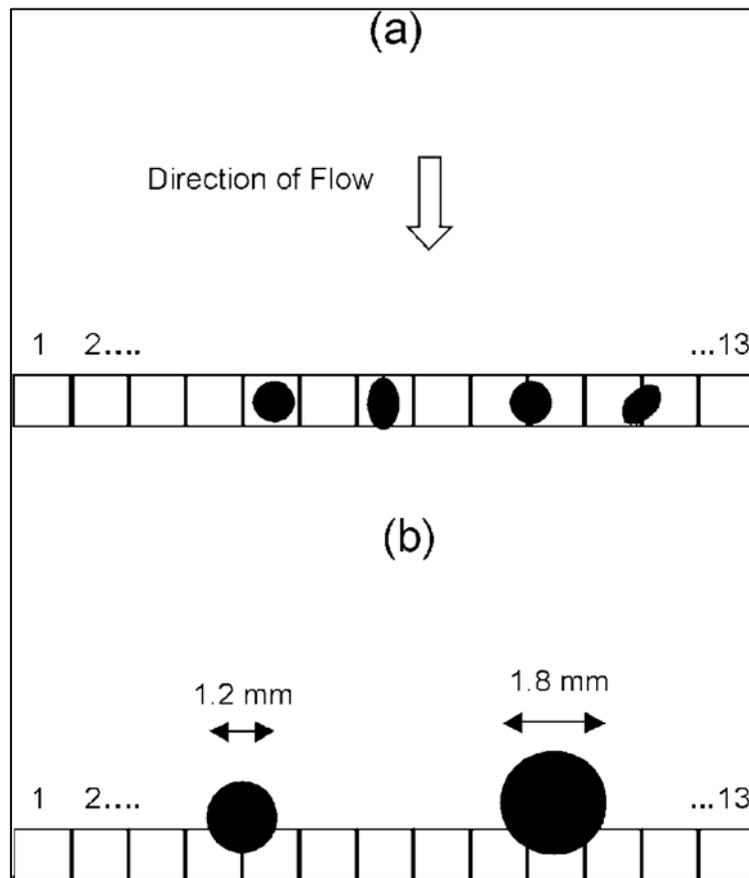


Figure I.10 Principe de détection des SEPs et des MEPs. (a) Les petites particules passent devant 1 ou 2 cellules, elles seront considérées comme des SEPs. (b) Les particules de taille moyenne seront considérées comme des SEPs si elles ne passent que devant 2 cellules (à gauche) et comme des MEPs si elles franchissent au moins 3 cellules (à droite).

Le seuil de taille approximatif entre un SEP et un MEP se situe à 1.5 mm. Une estimation grossière de la forme de la particule est possible pour les MEPs en considérant l'ombre de la particule, le temps de transit et le nombre de cellules concernées.

Une micro-CTD est branchée sur le port auxiliaire du LOPC. En plus de fournir les données de température et de salinité, la CTD via son capteur de pression, permet de situer le LOPC dans la colonne d'eau et donc d'en déduire des distributions verticales de particule en fonction de la profondeur. 2 ports auxiliaires étant disponible sur le LOPC, un second capteur peut être branché, généralement un fluorimètre. Ceci est uniquement possible lorsque l'appareil est relié par un câble électroporteur à une unité de pont (« Deck Unit ») qui fournira l'énergie et stockera les données. L'alternative qui consiste à utiliser un Data Logger pour rendre l'appareil autonome monopolise en effet un des 2 ports auxiliaires.

Le LOPC fonctionne avec une fréquence d'acquisition de 2 Hz et la micro-CTD de 25 Hz. Les données se présentent de la façon suivante : le vecteur de 128 cases pour les SEP marque à chaque fois une nouvelle acquisition (L ; toutes les 0.5 s), il est suivi de 12 ou 13 lignes de données CTD (C ; température, salinité, conductivité, pression), les données concernant les MEPs s'intercalent entre les deux autres types de données et sont précédées de la lettre M (Fig. I.11).

```

L10000003542107231410001001000000000
L200000000000000000000000000000000000
L300000000000000000000000000000000000
L400000000000000000000000000000000000
L5010049517524502552002213
C 0024.5 42.736 12.111 071
C 0024.5 42.738 12.113 00
C 0024.5 42.737 12.113 00
C 0024.4 42.739 12.116 00
M 27 16897 618 33075
M 26 16638 1 107
M 25 16490 446 361
M 24 16821 1 103
M 23 17353 2 102
C 0024.5 42.740 12.117 00
C 0024.4 42.740 12.116 00
C 0024.5 42.740 12.120 00
C 0024.5 42.740 12.124 00
C 0024.5 42.739 12.127 00
C 0024.5 42.739 12.128 00
M 19 23964 10 32875
M 18 23610 173 156
M 17 23766 407 271
C 0024.5 42.740 12.127 00
C 0024.5 42.739 12.126 00
C 0024.5 42.739 12.127 00

```

Figure I.11 Exemple de données LOPC brutes au format ASCII : L1-4 vecteur contenant le nombre de SEPs par classe de taille, L5 numéro de l'échantillon et données techniques, C données CTD, M caractéristiques des MEPs. Ces données sont représentatives d'un échantillonnage d'une durée de 0.5 s.

I.4.2.2 Utilisation et traitement de données

Le choix a été fait pour l'ensemble des campagnes de monter le LOPC sur une Rosette, et de le coupler avec une micro-CTD et un Data Logger. Ce choix présente l'avantage de couvrir, en une seule mise à l'eau, un grand éventail de mesures et permet un gain de temps à chaque station. Il rend de plus le LOPC énergétiquement indépendant. Il faut cependant veiller à ce

que le niveau d'énergie fourni par le Data Logger ne descende pas en dessous d'une certaine limite, et changer les piles le cas échéant (42 piles de 1.5V). L'alternative est d'utiliser une Deck Unit, mais cela requiert un treuil équipé avec un câble électroporteur autre que celui utilisé pour la Rosette. La manipulation de l'appareil est plutôt simple : en intervertissant un bouchon vissé sur le connecteur de tension du Data Logger, on met en marche l'appareil ou on l'éteint. Différents paramètres peuvent être réglés afin d'optimiser au maximum le temps d'acquisition et d'économiser ainsi les piles. Les données brutes stockées dans le Data Logger se présentent sous la forme de paquets qu'il faut par la suite concaténer pour chaque station via quelques lignes de codes dans une fenêtre de commande. Les fichiers bruts ont ensuite été convertis en fichier ASCII grâce au logiciel, fourni avec le LOPC, qui permet par la même occasion de visualiser les données (Fig. I.12).

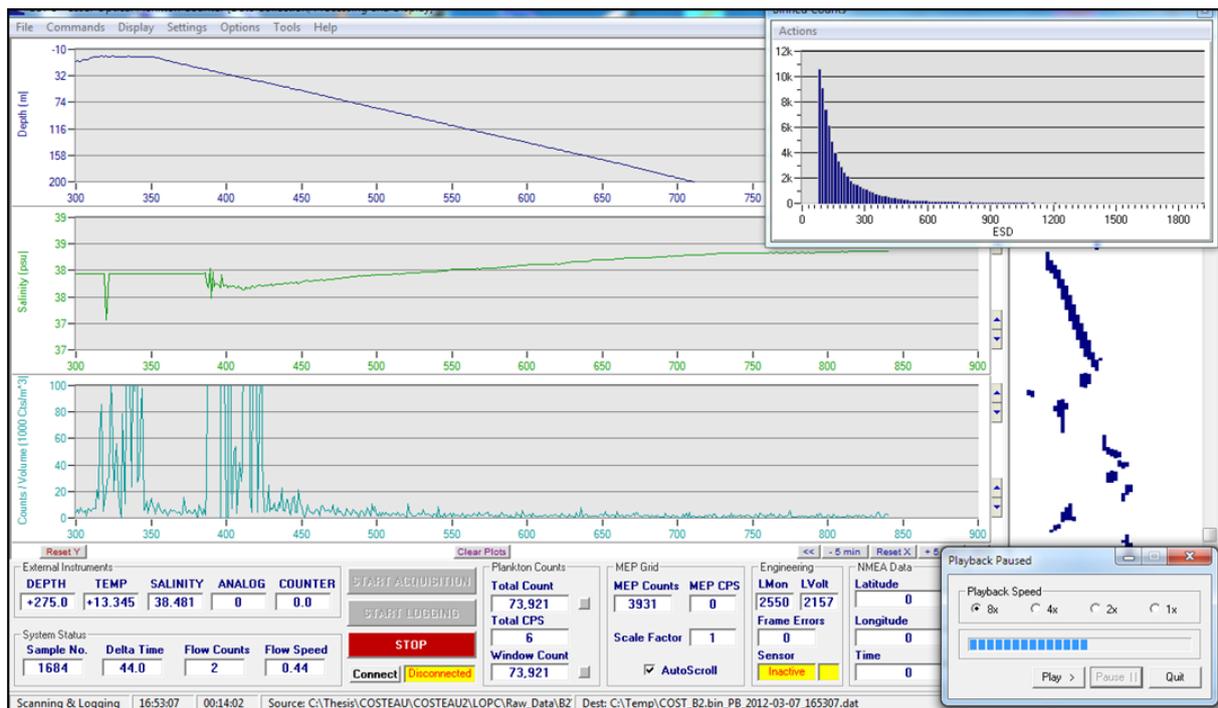


Figure I.12 Capture d'écran du logiciel de représentation des données LOPC. Les 3 graphiques à gauche représentent l'évolution temporelle de la profondeur, de la salinité et de la concentration en particules. En haut à droite est tracé l'évolution du spectre de taille au fur et à mesure que de nouvelles particules sont comptées. Au milieu à droite, est affichée la reconstitution de la forme estimée des MEPS.

Le choix a été fait pour l'ensemble des campagnes de ne garder que les profils descendants, puisque durant les profils ascendants, la Rosette est arrêtée régulièrement le temps de fermer les bouteilles. Un code a été développé sous Matlab pour lire les fichiers ASCII et les transformer en matrice de données, qui sont plus facilement exploitable par la suite. Ce code reconstitue la distribution verticale des particules en sommant les SEPs et le MEPs pour chaque mètre. La Rosette étant généralement déplacée à 1 m s^{-1} , on obtient environ 2 données par mètre. Le code prend en compte et corrige le mouvement des vagues évitant ainsi que le LOPC mesure plusieurs fois les mêmes particules (les données acquises lorsque le LOPC remonte sous l'effet de la houle ne sont pas prises en compte). Pour calculer le volume d'eau passé dans le tunnel du LOPC, il y a deux possibilités : soit on multiplie la hauteur de la colonne d'eau par la section du tunnel, soit on utilise l'estimation du flux d'eau fourni par le LOPC. En effet, une estimation du volume d'eau passé à travers le tunnel du LOPC est possible en multipliant la vitesse du flux d'eau par la section du tunnel et le temps d'acquisition. L'estimation de la vitesse se fait à partir du temps de transit des petites particules (entre $100 \text{ }\mu\text{m}$ et $300 \text{ }\mu\text{m}$ d'ESD). Cette gamme de taille est choisie pour deux raisons : un plus grand nombre de particules fournissant une estimation de la vitesse plus précise, et la petite taille des particules faussant le moins possible le temps de transit réel. Il peut être particulièrement utile d'utiliser cette estimation si le LOPC est monté dans un filet. Dans notre cas (LOPC monté sur Rosette), et bien que le code tienne compte de ce paramètre, la différence entre les deux estimations était minime.

La mesure des MEPs fournit différents paramètres à partir desquels on peut grossièrement déduire la forme de la particule. Cependant l'identification à partir de ces formes reconstituées pour les MEPs est compliquée : d'une part cela ne fonctionne bien que pour les très grosses particules ($>3 \text{ mm}$), d'autre part ce pose le problème de l'orientation des particules.

Cette orientation aléatoire des particules lorsqu'elles franchissent le faisceau laser est à la source d'un biais valable pour les SEPs et les MEPs. Dans la gamme de taille mesurée par le LOPC, les organismes majoritaires en termes d'abondance sont généralement les copépodes. Or les copépodes présentent un corps assimilable à un ellipsoïde. Si le copépode passe dans le sens de sa longueur ou dans le sens de sa largeur, l'ombre qu'il projettera sera susceptible de varier d'une aire minimale A_{min} à une aire maximale $R \cdot A_{min}$, où R est le ratio entre l'axe majeur et l'axe mineur de l'ellipsoïde. Ce biais est intrinsèque au système de mesure et ne peut être que difficilement quantifié et donc corrigé.

I.5 Spectres de taille

Deux types de spectres de taille existent, les spectres de tailles dont la largeur des classes de taille est constante et ceux où elle ne l'est pas. Un spectre de taille à intervalle constant se construit de la façon suivante. Il faut définir la largeur de l'intervalle et la variable que l'on utilisera pour représenter la taille i.e. la longueur, le biovolume ou la biomasse. On sommerait ensuite la variable que l'on étudie i.e. abondance, biovolume ou biomasse, à l'intérieur de chaque classe de taille définie précédemment. On peut ou non ramener ces données par mètre cube d'eau filtrée. Le principe est simple et permet de représenter efficacement la structure en taille d'une communauté. On pourra notamment, à partir des différents pics qui constituent le spectre, définir des classes de taille représentatives d'espèces dominantes.

Le spectre de biomasse normalisée est une autre représentation possible de la structure en taille des communautés zooplanctoniques. L'idée est de faire des classes de biomasses plus resserrées dans les petites tailles puis d'agrandir la largeur de ces classes de façon logarithmique lorsque l'on se déplace vers les grandes tailles. Ceci a pour but d'éviter les classes de biomasse vides dans les grandes tailles, tout en conservant une bonne résolution dans les petites. Pour comparer les classes de biomasses entre elles, il est alors nécessaire de les normaliser. Ce principe permet de tracer des spectres sur de gammes de tailles plus importantes et d'en tirer des caractéristiques (pente, ordonnée à l'origine) que l'on pourra comparer entre les différents échantillons.

Le calcul du Normalized Biomass Size Spectrum (NBSS, Herman et al. 2006, Yurista et al. 2005) qui est une des représentations possibles du spectre de biomasse normalisée, se déroule de la façon suivante : on convertit la limite inférieure du spectre de taille (100 μm d'ESD pour le LOPC) en biomasse, on passe en logarithme base 10, puis on définit autant de classes de biomasse que souhaité en rajoutant à chaque fois 0,1. On reconvertit ensuite l'axe

nouvellement créé en linéaire pour récupérer les valeurs des bornes de nos classes. Il ne reste alors plus qu'à sommer la biomasse des particules comprises à l'intérieur de ces bornes, puis à la diviser par la largeur de l'intervalle et le volume d'eau analysé. Les valeurs ainsi obtenues seront tracées au point médian de chaque intervalle (Fig. I.13). On peut ensuite calculer, en réalisant une régression linéaire, la pente et l'ordonnée à l'origine du NBSS. La pente est calculée à partir du sommet du spectre (il y a généralement une sous-estimation dans les 2 premières classe de taille) jusqu'à la première classe vide. En s'appuyant sur différentes théories (Zhou & Huntley 1997, Zhou 2006), on peut, à partir de la forme du spectre et de la régression linéaire, déterminer un certain nombre de caractéristiques propres aux communautés zooplanctoniques. Un échantillonnage régulier dans le temps permettra notamment de déterminer un taux de croissance ou de changement de population par classe de taille. De façon plus générale, la pente de la régression linéaire nous donnera des indications sur le nombre de niveaux trophiques présents dans la gamme de taille étudiée, ce qui permettra notamment d'établir une comparaison entre des écosystèmes différents.

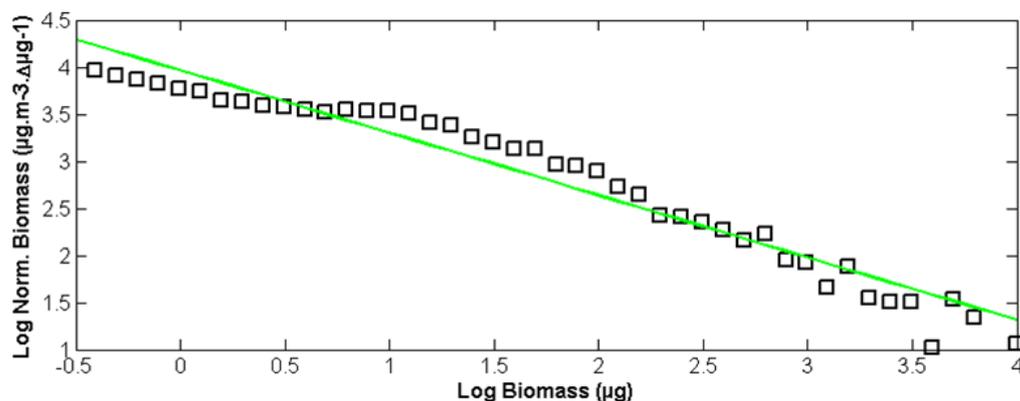


Figure I.13 Exemple de NBSS. Le trait vert représente le résultat d'une régression linéaire.

CHAPITRE II

Distribution et structure du zooplancton en présence d'une forte densité de krill (*Euphausia superba*) dans une baie de la péninsule Antarctique à l'approche de l'hiver austral (Campagne MISHAP)

II.1. INTRODUCTION	37
II.2. STRATEGIES, METHODES ET CARACTERISTIQUES DE LA ZONE D'ETUDE	42
II.3. STRUCTURES PHYSIQUES	49
II.4. DISTRIBUTION VERTICALE DU KRILL ET DU ZOOPLANCTON	52
II.5. EVOLUTION DES SPECTRES DE BIOMASSE	60
II.6. DISCUSSION/CONCLUSION	62
II.6.1 HYDROGRAPHIE ET CIRCULATION	62
II.6.2 EVOLUTION DE LA BIOMASSE ET DE L'ABONDANCE AUX DIFFERENTS NIVEAUX TROPHIQUES	62
II.6.3 DISTRIBUTION VERTICALE DU ZOOPLANCTON ET INTERACTION AVEC LE KRILL	65
II.6.4 NOURRITURE DISPONIBLE ET BESOIN METABOLIQUE DU KRILL	66
II.6.5 EVOLUTION DES STRUCTURES DE TAILLE DES COMMUNAUTES ZOOPLANCTONIQUES	69

II.1. Introduction

Une campagne océanographique multidisciplinaire a été menée le long de la côte ouest de la péninsule antarctique en Mai/Juin 2009 dans le cadre du projet MISHAP (Multi-scale and Interdisciplinary Study of Humpbacks and Prey). Ce programme a pour objectifs : (1) une meilleure compréhension du comportement alimentaire de la baleine à bosse (*Megaptera novaeangliae*), (2) l'étude de la dynamique des relations entre les différents niveaux trophiques et la description de l'écologie du krill à l'approche de l'hiver austral. Nous formions avec Meng Zhou et Yiwu Zhu une équipe qui s'est concentrée sur l'écologie du krill, la distribution de ses proies et la description des structures physiques dans la zone d'étude. Le krill antarctique, *Euphausia superba*, est une espèce omniprésente dans l'océan austral où il représente une manne de nourriture indispensable pour bon nombres d'espèces dont les baleines à bosse, les oiseaux marins ou les pinnipèdes (Marr 1962, Laws 1985). Sa biomasse totale dans l'océan austral est estimée entre 117 et 379 million de tonnes, et montre un léger déclin sur les 30 dernières années (Atkinson et al. 2008). Les causes de ce déclin ne sont pas encore bien comprises, mais des paramètres tels que l'extension de la banquise et la présence plus ou moins importante de salpes pourraient jouer un rôle important (Loeb et al. 1997, Siegel 2005). Une diminution de la biomasse de krill est susceptible d'impacter directement les échelons trophiques supérieurs. En effet, la relative simplicité de la chaîne trophique dans l'océan austral rend très sensibles un grand nombre d'espèces aux variations d'abondance du krill, à la fois pour ses proies et ses prédateurs. Le krill est exploité par l'homme depuis les années 70 pour être converti en granulés dans l'industrie de l'aquaculture ou en compléments alimentaires (huiles de krill) par l'industrie pharmaceutique. Même si les stocks pêchés restent aujourd'hui raisonnables au vu du stock global (~100 000 t/an), les progrès techniques à bord des bateaux et la demande de plus en plus forte rendent nécessaire la définition de quotas pour limiter l'impact de ces pêcheries. C'est dans ce contexte que

l'étude comportementale du krill est importante. La dynamique saisonnière et le cycle de vie du krill ont fait l'objet de nombreuses études et sont actuellement bien compris (Quetin & Ross 1991, El-Sayed 1996, Everson 2000, Siegel 2005). Toutefois, l'une des questions qui reste ouverte est l'interprétation des fluctuations interannuelles. Or, celles-ci sont étroitement liées avec la capacité du krill à survivre durant l'hiver austral. Après s'être nourri abondamment et reproduit au large des côtes pendant l'été austral, le krill adulte se regroupe en bancs denses dans les baies continentales à l'approche de l'hiver (Hofmann et al. 1988, Zhou et al. 1994, Lascara et al. 1999, Ross & Quetin 2000). Ces processus d'agrégation restent encore difficiles à expliquer car ils plongent inévitablement le banc de krill dans une situation de ressources alimentaires déficitaires. Sa source de nourriture principale, le phytoplancton, ne se développe quasiment plus durant cette période du fait de l'extension de la banquise qui triple sa surface et occulte la lumière du soleil. Plusieurs hypothèses ont été mises en avant pour définir les stratégies mises en places par le krill pour survivre pendant cette période (Meyer 2012), à savoir (1) se nourrir d'algues des glaces (Daly & Macauley 1988, Marschall 1988), (2) adopter un régime alimentaire omnivore (Price et al. 1988, Hopkins et al. 1993, Atkinson & Snýder 1997, Töbe et al. 2010), (3) réduire leurs besoins métaboliques (Quetin et al. 1994, Torres et al. 1994) et (4) utiliser des lipides stockés (Ikeda & Dixon 1982, Hagen et al. 1996). Des expériences de nutrition et l'examen de contenus stomacaux ont prouvé qu'*Euphausia superba* est capable de se nourrir sur le mésozooplancton et notamment les copépodes (Price et al. 1988, Atkinson & Snýder 1997). Il est difficile d'échantillonner le krill et le zooplancton en hiver, une fois que la banquise s'est formée (Hofmann et al. 2002), et pourtant l'étude de l'interaction krill/copépodes à travers leurs variations temporelles et spatiales permettrait de mieux comprendre comment le krill survit pendant l'hiver.

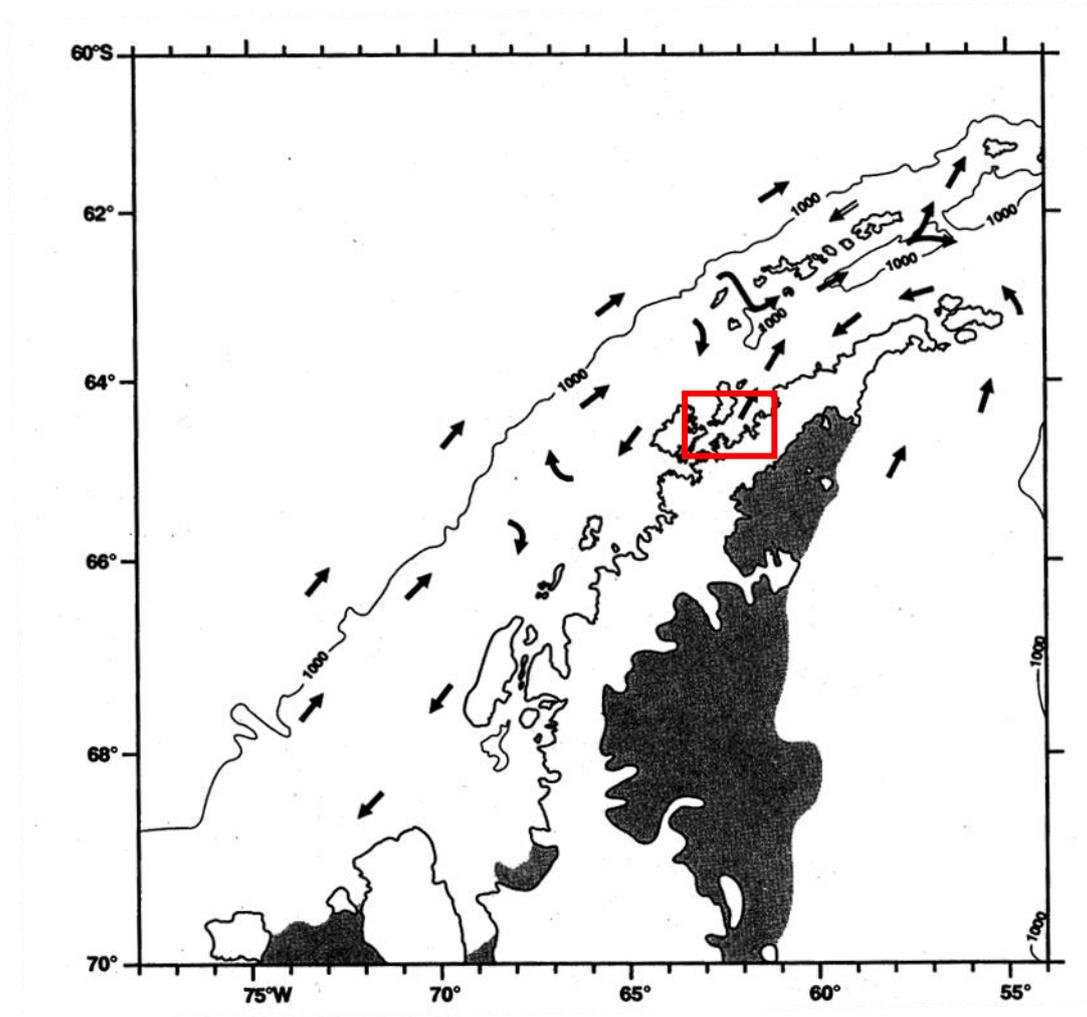


Figure II.1 Représentation schématique de la circulation dans l'Ouest de la péninsule antarctique réalisée avec une compilation de données historiques. Figure reprise de Hofmann et al. (1996). La zone d'étude est indiquée en rouge.

La circulation et l'identification des masses d'eaux sont bien documentées pour la côte ouest de la péninsule antarctique (Fig. II.1, Hofmann et al. 1996, Smith et al. 1999, Zhou et al. 2002, Beardsley et al. 2004, Klinck et al. 2004, Zhou et al. 2006). Un premier courant majeur est orienté nord-est et remonte le long du talus continental vers la pointe de la péninsule, transportant avec lui les UCDW (Upper Circumpolar Deep Water) susceptibles de pénétrer sur le plateau. En retour, un écoulement barocline provoqué par l'apport d'eau douce, issue des glaciers, crée un courant côtier orienté vers le sud. Des gyres se forment régulièrement sur le plateau et à l'intérieur des baies continentales. Tous ces processus physiques ont un impact

fort sur l'écologie de la côte ouest de la péninsule antarctique. L'intrusion des UCDW sur le plateau favorise la production primaire de Novembre à Mars (Rodriguez et al. 2002, Garibotti et al. 2003), et indirectement le développement des communautés zooplanctoniques. Les plus fortes abondances de zooplancton sont d'ailleurs généralement trouvées près des côtes (Hopkins 1985, Ashjian et al. 2004). Les copépodes dominent largement la biomasse mésozooplanctonique et représentent un des taxons majeurs du zooplancton (Ashjian et al. 2004, Ducklow et al. 2007). A l'approche de l'hiver, le krill se rapproche lui aussi des côtes où il forme de grands bancs (Zhou et al. 1994, Lawson et al. 2004, Zhou & Dorland 2004). Alors que les stades larvaires du krill font partie du zooplancton, les juvéniles et les adultes sont tous deux considérés comme du micronecton en raison de leur capacité à se déplacer indépendamment des courants (Nicol 2003). Les deux espèces de baleine communément trouvées le long de la péninsule antarctique sont la baleine à bosse (*Megaptera novaeangliae*) et le petit rorqual (*Balaenoptera bonaerensis*). Elles se nourrissent toutes deux de krill et de poissons (Thiele et al. 2004, Friedlaender et al. 2006, Nowacek et al. 2011). La fin de l'automne est clairement une période de transition pour tous les niveaux trophiques avec la fin du pic de production phytoplanctonique qui limite les ressources alimentaires disponible pour le zooplancton et le krill, la migration et l'agrégation du krill adulte sur le plateau continental et les baleines qui se nourrissent abondamment avant la formation des glaces.

L'un des objectifs de la campagne MISHAP fut d'estimer la biomasse de phytoplancton présente et de décrire un changement potentiel du régime alimentaire du krill vers d'autres sources de nourriture, et notamment le zooplancton. La distribution spatiale du zooplancton, la détermination des espèces clés, les changements des structures de tailles furent étudiés à l'intérieur et à l'extérieur d'un banc de krill pour mieux comprendre la contribution du zooplancton dans leur régime alimentaire, mais aussi l'impact du krill sur les communautés zooplanctoniques et notamment leurs structures de tailles. L'étude de la distribution et de la

composition des communautés zooplanctoniques présentes et leurs interactions avec le krill ont fait l'objet d'un article publié (Espinasse et al. 2012) et l'ensemble du jeu de données et leurs interprétations sont présentées dans ce chapitre.

II.2. Stratégies, méthodes et caractéristiques de la zone d'étude

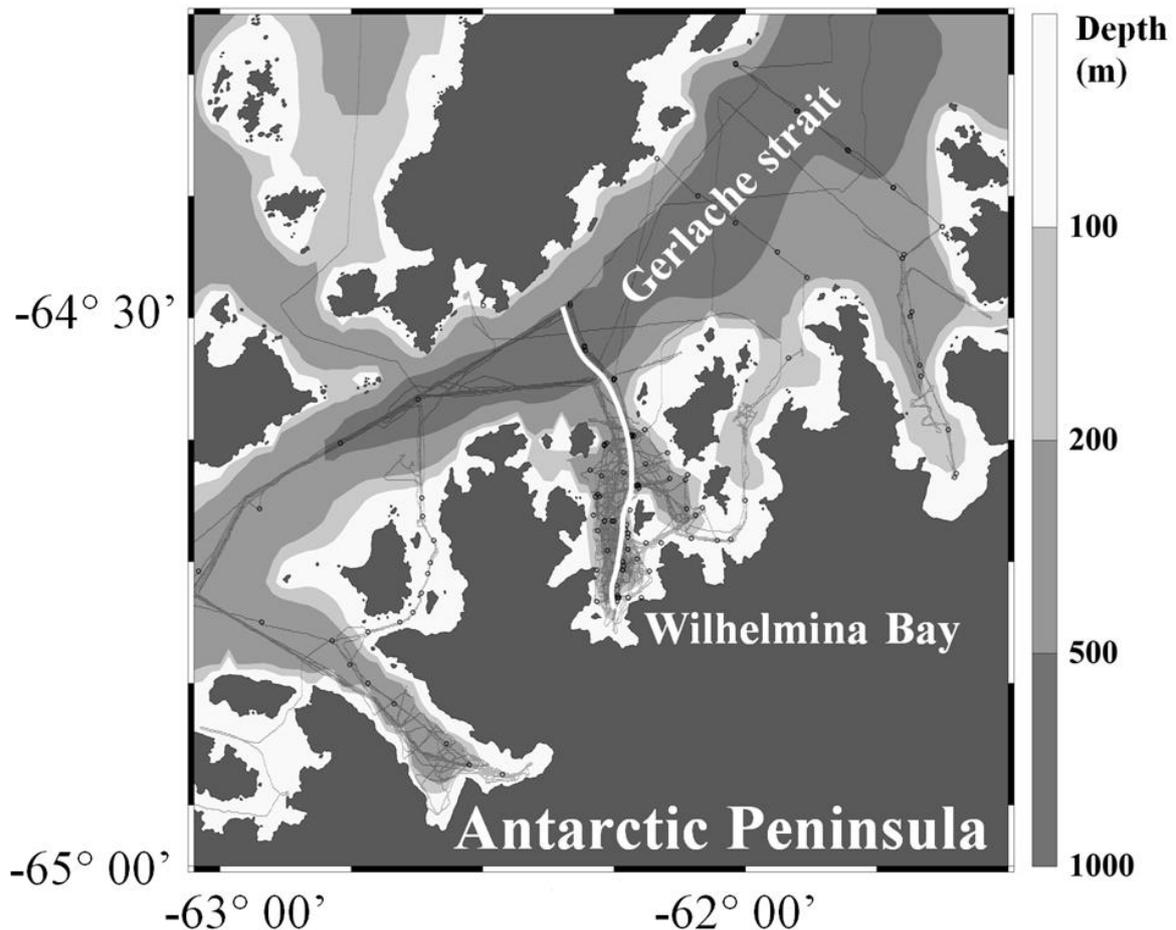


Figure II.2 Bathymétrie dans Wilhelmina Bay et ses alentours. L'échelle de gris représente la bathymétrie, les points noirs les stations CTD/LOPC, les lignes noires le suivi ADCP, et le trait blanc la radiale effectuée lors du leg 3.

Le détroit de Gerlache, qui sépare la côte ouest de la péninsule antarctique et les îles d'Anvers et de Brabant, a constitué avec les baies continentales qu'il borde notre zone d'étude (Fig. II.2). Au cours de la campagne, trois baies ont été visitées : Wilhelmina Bay, Andvord Bay et Charlotte Bay. Toutefois, ces deux dernières le furent brièvement et les jeux de données les concernant ne sont pas intégrés à l'analyse. Wilhelmina Bay présente une surface

approximative de 600 km², pour une profondeur maximale de 600 m, au milieu, et de 300 m dans la passe qui la relie au détroit de Gerlache. La profondeur de cette passe est importante car elle permet l'intrusion par le fond d'UCDW plus chaudes qui retardent le gel des eaux de surface.

La campagne s'est déroulée à bord de l'ARSV LM Gould du 21 Avril au 11 Juin 2009. Elle était organisée en trois legs, du 1^{er} au 9 Mai, du 16 au 22 Mai et du 26 Mai au 3 Juin. Le bateau était équipé d'un ADCP de coque 153 kHz (RD Instruments, San Diego, CA, USA) pour estimer les courants et la biomasse de krill, d'une CTD Seabird 911 (CTD, Sea-Bird Electronics, Inc., Bellevue, WA, USA) pour la salinité, la température et la pression, d'un fluorimètre ECO AFL-FL (WET Lab, Corvallis, OR, USA) pour la fluorescence, d'un LOPC (Herman et al. 2004) et d'un MOCNESS (Wiebe et al. 1976, Wiebe et al. 1985) pour l'étude des communautés zooplanctoniques et du krill. Le LOPC, la CTD et le fluorimètre ont toujours été utilisés simultanément et on parlera de stations « LOPC/CTD » (la profondeur maximale pour ces stations est de 300 m). Le fluorimètre a été utilisé comme un indice de la concentration en chl-a, bien que celui-ci n'ait pas été calibré. Les données ADCP, traitées et interprétées par Meng Zhou, étaient affichées en temps réel à bord, permettant ainsi de visualiser les zones de fortes et de faibles concentrations de krill. Il s'est rapidement révélé qu'un banc de krill important était présent dans Wilhelmina Bay. La présence de nombreuses baleines et la forte concentration de krill ont donc fait de cette baie le lieu idéal pour l'étude des relations trophiques (Nowacek et al. 2011). La stratégie de l'étude a porté sur une comparaison des structures de tailles et des distributions verticales des communautés zooplanctoniques à l'intérieur et à l'extérieur du banc de krill. Pour cela, une fois la position moyenne du banc de krill définie, deux stations représentatives de ces deux situations ont été fixées (Fig. II.3). Trois coups de filets MOCNESS ont été menés à chacune de ces stations (Tableau II.1).

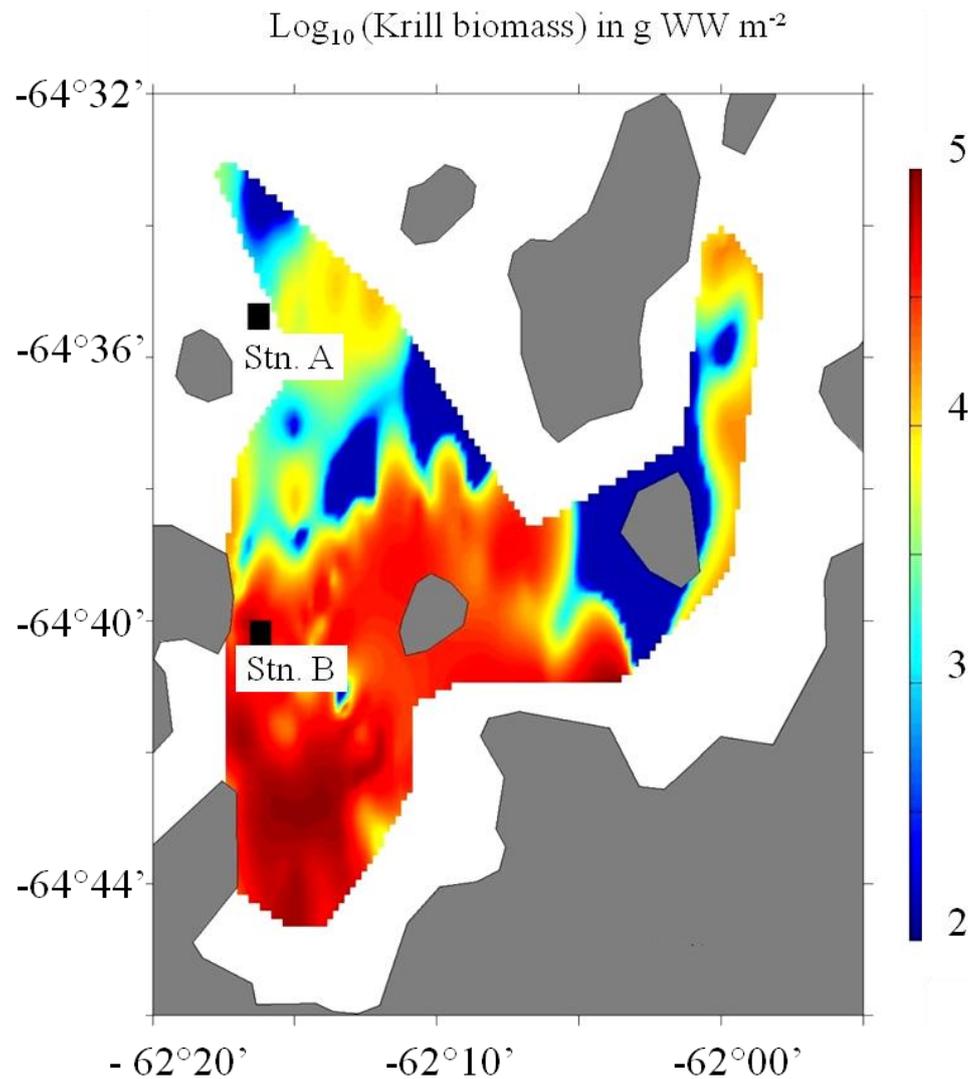


Figure II.3 Distribution de la biomasse de krill intégrée sur la colonne d'eau, inférée des données ADCP enregistrées entre le 1^{er} et le 3 Mai. Les deux carrés noirs indiquent la position des stations MOCNESS.

Tableau II.1 Descriptif des stations.

Stations	Latitude	Longitude	Bottom depth	Tow depth	Leg	Date	Time (Local)
Station A					1	06/05/2009	3:20
(Low krill concentration)	64°36	62°15	380	350	2	18/05/2009	22:30
					3	30/05/2009	4:50
Station B					1	02/05/2009	2:10
(High krill concentration)	64°40	62°15.5	600	500	2	18/05/2009	20:10
					3	30/05/2009	2:30

Alors que les activités d'observation des baleines se déroulaient de jour, les coups de filets ont tous été effectués de nuit, une fois la migration nyctémérale du krill vers la surface accomplie. Les données ADCP ont mis en avant la régularité de cette migration journalière tout au long de la campagne (Fig. II.4).

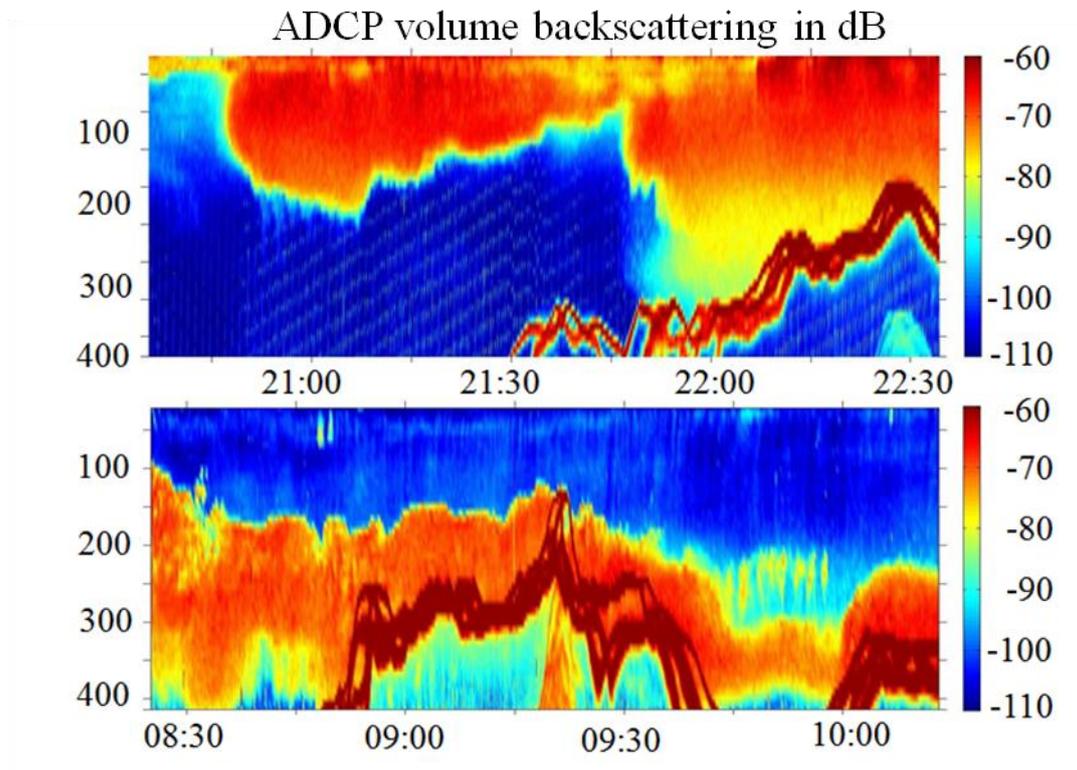


Figure II.4 Volume acoustique rétrodiffusé en dB (ADCP) durant la nuit du 1er Mai (en haut), et la journée du 3 Mai (en bas), à la station B. Les traits rouges foncés représentent le fond marin.

La profondeur pour la fermeture des filets a été choisie en consultant en temps réel les données ADCP. Pour avoir une cohérence entre les 2 stations et les différents coups de filets, 6 couches d'eaux communes ont été définies à la station A et 7 à la station B. Des stations LOPC/CTD ont été réalisées dans l'ensemble de la baie et jusqu'au détroit de Gerlache, 35, 15 et 24, respectivement pour les legs 1, 2 et 3.

Pour certains filets la concentration de krill était tellement importante que les collecteurs, d'une contenance de 7 litres, étaient pleins et qu'il était inenvisageable de conserver l'ensemble de l'échantillon. Pour ceux-là, le biovolume de krill a été estimé à bord du bateau dans un récipient prévu à cet effet, et seul un aliquote (0.5 l) a été conservé.

Plus tard en laboratoire, les échantillons, pour lesquels l'abondance de krill était trop importante pour être scannée en une seule fois, ont été tamisés avec un grand tamis de 6 mm de vide de maille pour séparer le krill du zooplancton. L'ensemble a été rincé soigneusement avec une pissette pour s'assurer que la totalité du zooplancton passait bien au travers du tamis. Le biovolume de krill a été estimé dans un récipient gradué. Le reste de l'échantillon a été passé au Zooscan / ZooProcess suivant la méthode décrite dans le paragraphe I.4.1.2. Pour tous les échantillons où l'estimation du biovolume de krill a été faite avec un récipient gradué, un aliquote a tout de même été scanné pour définir la distribution de taille du krill. Cette information est nécessaire pour estimer la biomasse de krill à partir du volume acoustique rétrodiffusé mesuré par l'ADCP.

Au vu des images fournies par le ZooScan / ZooProcess, 4 groupes d'organismes ont été prédéfinis pour l'identification automatique avec le Plankton Identifier (voir paragraphe I.4.1.2). Le groupe des copépodes a été subdivisé en 4 sous-groupes représentant des classes de taille différentes. Les bornes de ces classes de taille ont été définies en s'appuyant sur les spectres fournis par le ZooScan / ZooProcess (Fig. II.5). Les informations concernant ces groupes et les espèces qu'ils représentent sont présentées dans le **Tableau II.2**. Les espèces majoritaires ont été identifiées sous la loupe binoculaire. Le ratio axe majeur/axe mineur a été établi en mesurant un nombre représentatif d'individus choisis aléatoirement. Pour convertir le biovolume en biomasse, une masse volumique de 1 mg WW/mm^3 a été utilisée (Wiebe et al. 1975).

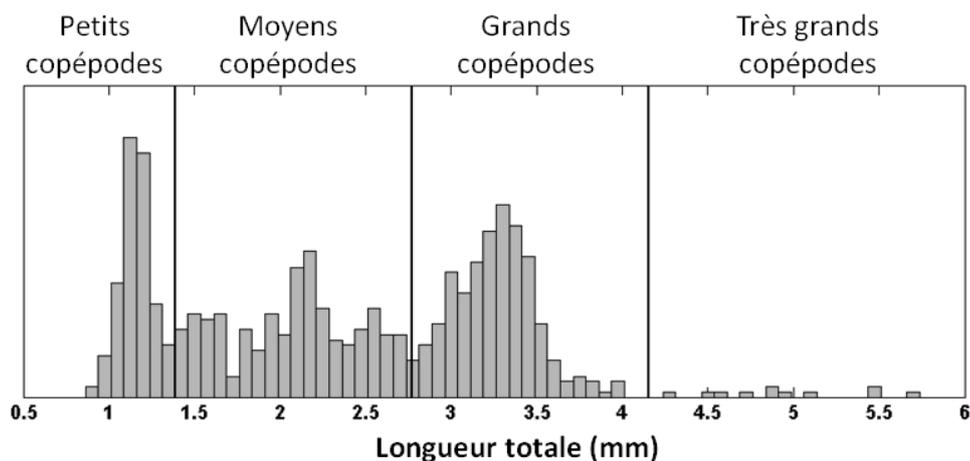


Figure II.5 Spectre de taille fourni par le ZooScan / ZooProcess pour un échantillon prélevé par filet (Leg 3, Stn. B, couche 350-500 m). Les traits noirs verticaux représentent les délimitations des classes de taille.

Tableau II.2 Informations concernant les différents groupes reconnus par le Plankton Identifier. La colonne 'Ratio' correspond au rapport longueur/largeur des individus.

Groupe	Gamme de taille (en longueur totale)	Ratio	Espèces principales, taxons et stades de développement
Petits copépodes	< 1.4 mm	2.85 ± 0.25	<i>Oithona</i> spp., <i>Oncaea</i> spp., <i>Microcalanus Pygmaeus</i>
Moyens copépodes	1.4 to 2.8 mm	3.08 ± 0.3	CIII, CIV et CV de <i>Metridia gerlachei</i>
Grands copépodes	2.8 to 4.1 mm	2.92 ± 0.18	Adultes de <i>Metridia gerlachei</i>
Très grands copépodes	> 4.1 mm	3.69 ± 0.52	<i>Calanus acutus</i> , <i>Calanus propinquus</i> , <i>Euchaeta antarctica</i> et <i>Rhincalanus gigas</i>
Chaetognathes	Pas de limite	20	<i>Eukrohnia hamata</i>
Larves de krill	< 15 mm	8	<i>Euphausia superba</i>
Krill	> 15 mm	8	<i>Euphausia superba</i>
Autres	Pas de limite	1	Ostracodes, polychètes et ptéropodes

L'estimation de la biomasse de krill inférée des données ADCP a été calibrée avec un échosondeur 120 kHz Simrad EK-60 (Kongsberg-Simrad, Kongsberg, Norway) monté sur un Zodiac, au cours d'une manipulation de 30 mn où le Zodiac progressait 50 m devant le LM Gould. Le biovolume a été calculé à partir : de la taille moyenne du krill fournie par le ZooScan, de données issues de la littérature pour l'orientation et les propriétés du krill, et du « acoustic deformed cylinder model » (Chu et al. 1993, Chu & Wiebe 2005, Lawson et al. 2006). Les données sont utilisables de 8 m à 400 m en dessous de l'ADCP, avec une taille de cellule de 4 m. Le biovolume a été converti en biomasse en considérant une masse volumique de 1 g cm^{-3} .

II.3. Structures physiques

Une station CTD/LOPC a été associée à chaque coup de filet. Les profils verticaux en température, salinité et chl-a ont été tracés pour les 3 legs aux deux stations d'échantillonnage (Fig. II.6).

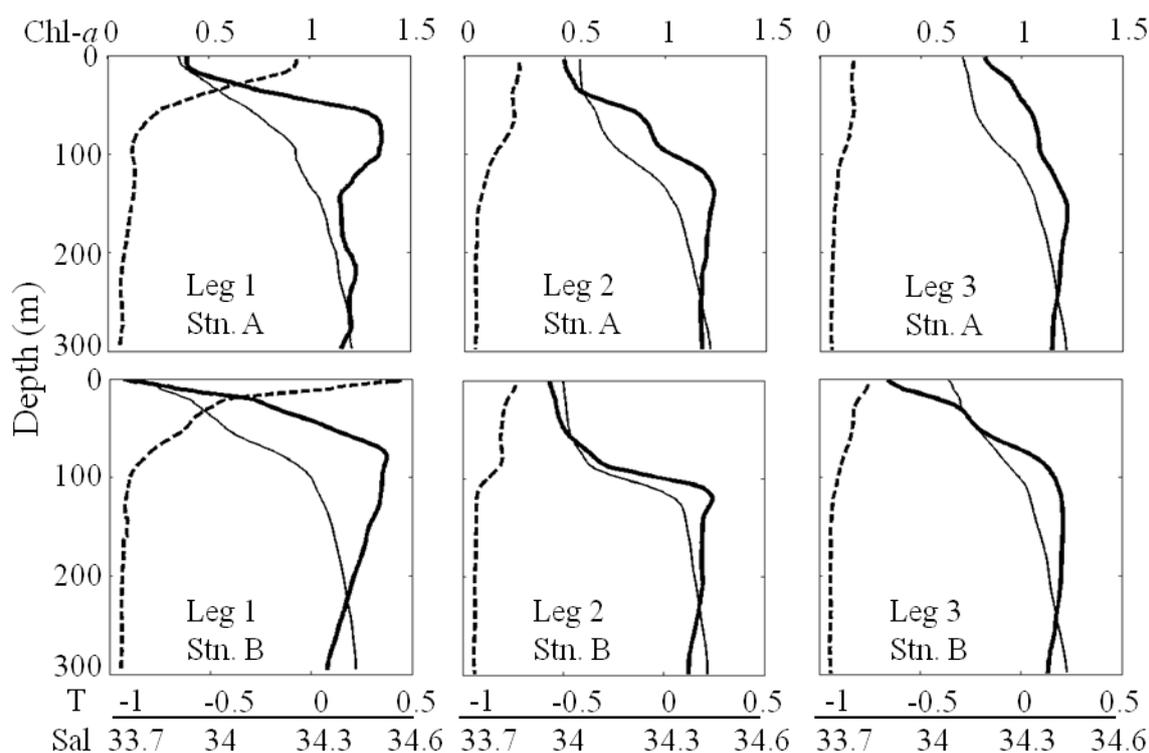


Figure II.6 Profils verticaux de la température en °C (trait épais noir), de la salinité (trait fin noir) et de la Chl-a en mg m⁻³ (trait pointillé noir) aux stations A et B pour les 3 legs.

Le phénomène de refroidissement des eaux de surfaces n'est apparu que faiblement et la température de surface est restée stable sur l'ensemble de la baie durant cette période d'un mois, soit -0.75 ± 0.20 , -0.73 ± 0.13 , -0.80 ± 0.33 °C pour les legs 1, 2 et 3. La concentration moyenne en chl-a dans la couche euphotique a chuté au cours de la campagne, elle est passée de 0.44 ± 0.07 à 0.20 ± 0.02 puis 0.16 ± 0.01 mg mm⁻³. Une radiale a été effectuée durant le leg 3 en partant de la pointe sud de Wilhelmina Bay jusqu'à l'île de Brabant (Fig. II.7). Cette radiale nous a apporté une vision synoptique des conditions hydrologiques à l'intérieur de la baie et dans le détroit de Gerlache.

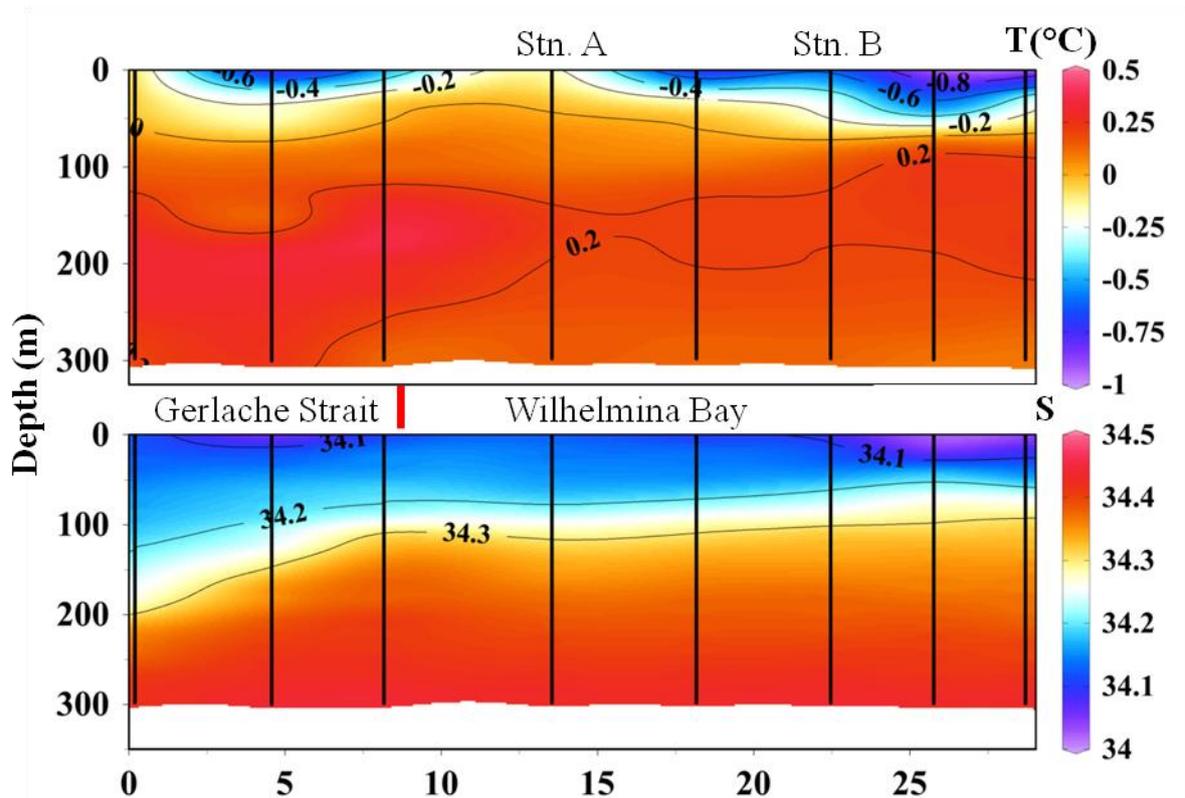


Figure II.7 Représentation de la température (en haut) et de la salinité (en bas) le long d'une radiale qui va du détroit de Gerlache jusqu'à la pointe sud de Wilhelmina Bay (voir Fig. II.2). Les traits noirs verticaux représentent les stations CTD/LOPC.

Les eaux les plus froides se trouvaient à l'intérieur de la baie dans les 50 premiers mètres, et les eaux les plus chaudes dans le détroit de Gerlache en profondeur. Une légère halocline apparaissait aux alentours de 200 m dans le détroit de Gerlache, elle remontait jusqu'à 100 m à l'intérieur de la baie, où se trouvaient en surface les eaux les moins salées. Les maxima de chl-a (non montrés ici) correspondaient aux eaux les plus froides. Le champ de courant issu des données ADCP montrait, à 22 m de profondeur, un gyre anticyclonique centré sur le milieu de la baie (Fig. II.8).

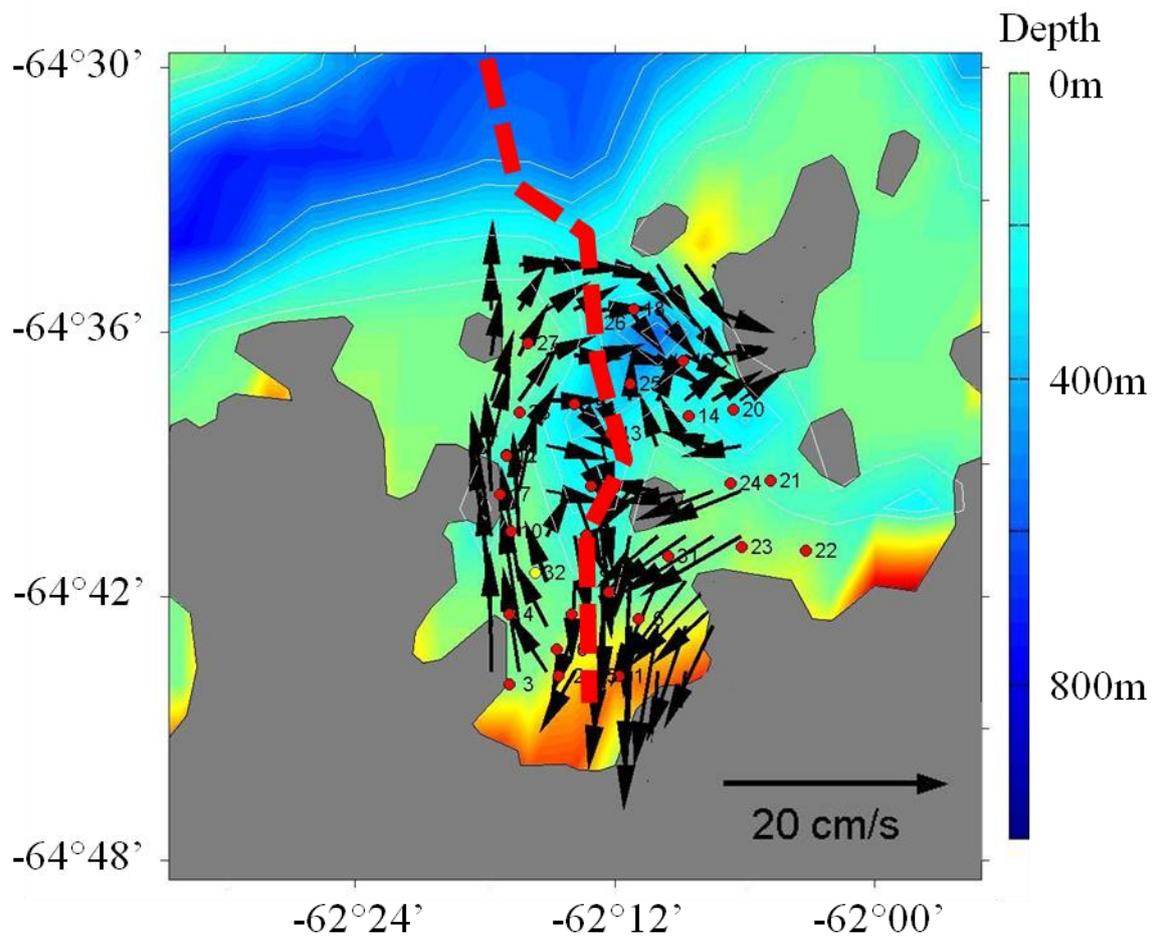


Figure II.8 Champ de courants à 22 m inféré des mesures ADCP. Le trait rouge correspond à la radiale effectuée pendant le leg 3, les points rouges aux stations CTD/LOPC. Le trait de côte et la bathymétrie sont représentés grossièrement.

II.4. Distribution verticale du krill et du zooplancton

Au début de la campagne, le banc de krill s'étendait sur une surface de $10 \times 10 \text{ km}^2$, avec une profondeur moyenne de 300 m. La distribution de taille du krill montre un pic centré sur $42 \pm 6 \text{ mm}$ (Fig. II.9), pour une biomasse globale estimée par les données ADCP à 2.3 million de tonnes dans la baie (Fig. II.3) (Nowacek et al. 2011).

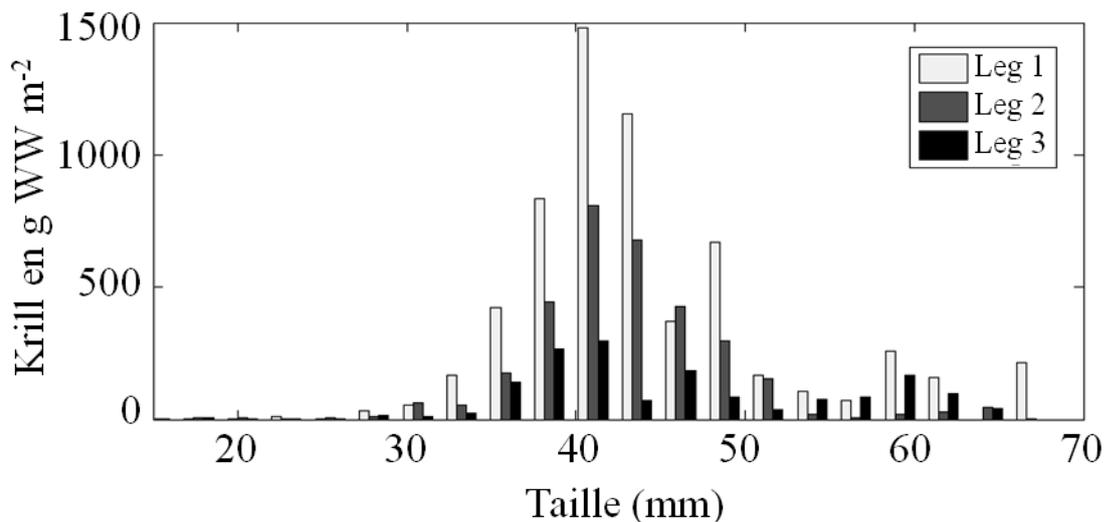


Figure II.9 Histogramme taille-biomasse du krill en g WW m⁻² pour les 3 legs. La largeur de l'intervalle est de 2 mm.

Une synthèse de la biomasse humide intégrée des différents grands groupes taxonomiques a été menée aux 2 stations pour les 3 legs. Un rapport mg C/ mg WW de 0.12 a été utilisé pour les copépodes et le krill et de 0.03 pour les chaetognathes (Tableau II.3). On a considéré un rapport de 50 pour convertir les mg de chl-a en mg de C. La biomasse phytoplanctonique diminuait régulièrement au cours de la campagne, et ceci à des niveaux identiques aux 2 stations. La biomasse des copépodes augmentait au cours du temps, elle était 2 à 3 fois plus importante à la station B qu'à la station A. Le détail des différents sous-groupes de copépodes montre une domination des grands copépodes à la station B et une distribution plutôt homogène à la station A (Tableau II.4). En terme d'abondance, les petits copépodes dominaient largement à la station A, alors qu'à la station B la distribution était répartie

Tableau II.3 Biomasses en poids humide et carbone des groupes taxonomiques, à partir des échantillons collectés par le MOCNESS. Pour le phytoplancton, la biomasse humide correspond à la concentration en chl-a.

	g WW m ⁻²			g C m ⁻²		
	Leg 1	Leg 2	Leg 3	Leg 1	Leg 2	Leg 3
<i>Station A</i>						
Phytoplancton (Chl-a)^b	0.046	0.022	0.013	2.3	1.1	0.69
Copépodes^c	1.83	3.04	3.44	0.21	0.36	0.41
Krill^c	198	88	167	23.7	10.5	20.0
Chaetognathes^c	1.92	1.78	1.24	0.05	0.05	0.03
<i>Station B</i>						
Phytoplancton (Chl-a)	0.043	0.017	0.012	2.15	0.88	0.62
Copépodes	4.57	5.77	12.5	0.54	0.69	1.50
Krill	6657	2987	1730	798	358	207
Chaetognathes	0.56	2.58	1.64	0.01	0.07	0.04

Notes:

a: Profondeurs des coups de filet: 350 m à la station A et 500 m à la station B.

b: Un ratio carbone / chl-a de 50 a été utilisé (Mitchell and Holm-Hansen, 1991).

c: Les ratios carbone / WW utilisés sont 0.12, 0.12 et 0.03 respectivement pour les copépodes, les euphausiacés et les chaetognathes (Harris et al., 2000).

Tableau II.4 Pourcentage moyen de l'abondance et de la biomasse par catégories de taille, à partir des échantillons collectés par le MOCNESS sur l'ensemble des 3 legs.

	Pourcentage moyen de l'abondance totale		Pourcentage moyen de la biomasse totale	
	St. A	St. B	St. A	St. B
Petits copépodes	56.7 ± 7.8	24.3 ± 1.1	5.7 ± 1.7	1.6 ± 0.1
Moyen copépodes	28.4 ± 6.6	34.4 ± 7.0	15.8 ± 8.0	11.4 ± 2.8
Grands copépodes	5.6 ± 2.5	31.5 ± 6.6	16.3 ± 7.7	45.3 ± 11.2
Très grands copépodes	1.0 ± 0.3	2.2 ± 0.7	15.7 ± 1.0	16.7 ± 5.6
Chaetognathes	5.6 ± 3.8	4.7 ± 3.1	32.4 ± 8.2	16.0 ± 9.6
Autres	2.4 ± 1.2	2.5 ± 1.2	13.9 ± 5.8	8.8 ± 2.9

équitablement sur les trois premières classes de copépodes. La biomasse de krill était plus importante à la station B qu'à la station A, le ratio se situait aux alentours de 30 pour les legs 1 et 2 puis de 10 pour le leg 3. L'évolution du ratio est due à une chute de la biomasse à la station B alors qu'elle restait plutôt constante à la station A. Enfin, la biomasse de

chaetognathes était quasi similaire aux deux stations, fluctuant cependant plus à la station B qu'à la station A.

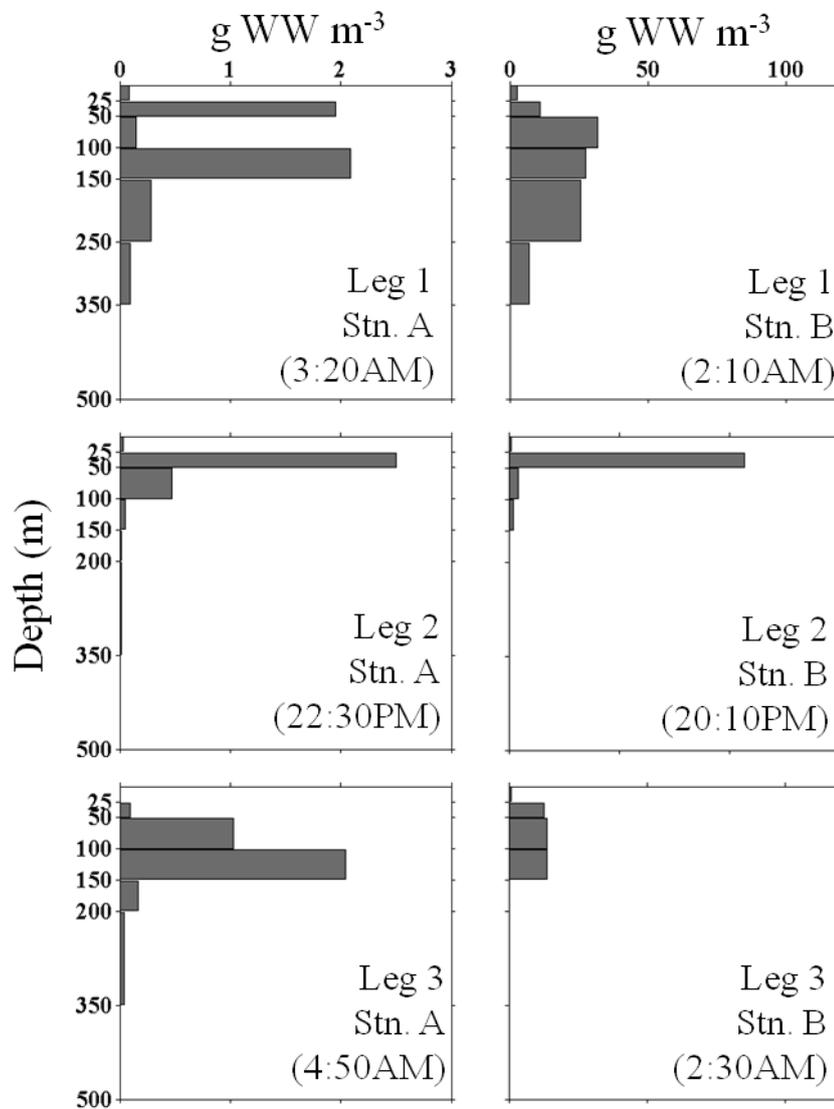


Fig. II.10 Profils verticaux de la biomasse de krill en g WW m⁻³ aux stations A et B pour les 3 legs.

La distribution verticale de la biomasse et de l'abondance du krill a été tracée aux 2 stations pour les 3 legs (Fig. II.10). La forme des profils est sensiblement similaire entre les 2 stations, bien que la biomasse soit beaucoup plus faible à la station A qu'à la station B. Le krill était présent dans les 350 premiers mètres pendant le leg 1, puis 150 m pendant le leg 2 et 3. Le banc de krill formait une couche fine et dense pour le leg 2.

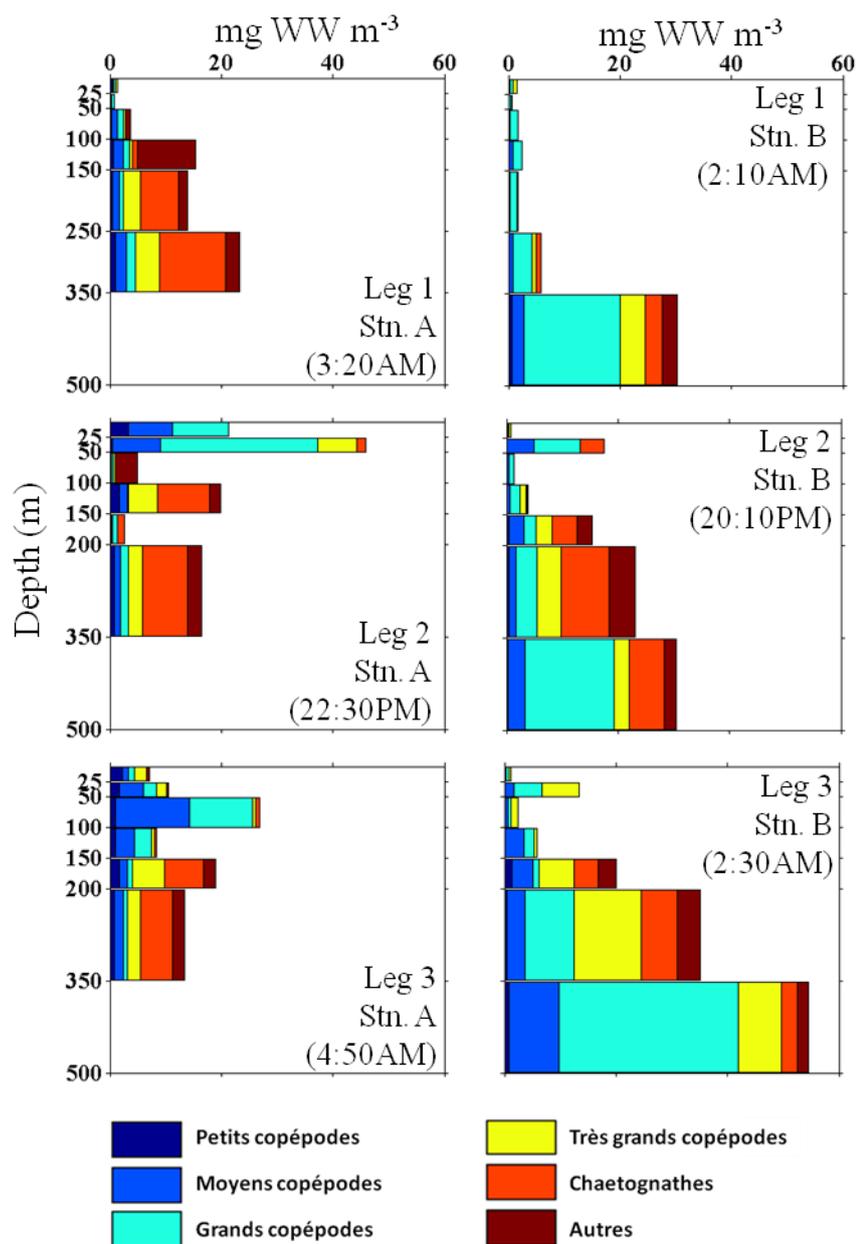


Fig. II.11 Profils verticaux de la biomasse de zooplancton par classes de taille en g WW m⁻³ aux stations A et B.

Pour le zooplancton, les profils de biomasse montrent une dominance des chaetognathes et des très grands copépodes en dessous de 150 m à la station A et des grands et très grands copépodes à la station B (Fig. II.11). Dans les 150 premiers mètres les moyens et grands copépodes dominaient à la station A et les grands à la station B. A la fin de la campagne, les grands copépodes (principalement des adultes de *Metridia gerlachei*) n'étaient pas distribués de la même façon aux 2 stations : alors qu'ils étaient abondants dans les 150 premiers mètres

à la station A, on les retrouvait principalement en dessous de 200 m à la station B. Les chaetognathes et les très grands copépodes étaient généralement distribués en profondeur pour les 2 stations, et ceci de façon constante. On notera, de façon générale, que la biomasse tendait à augmenter en surface à la station A alors qu'elle se développait en profondeur à la station B.

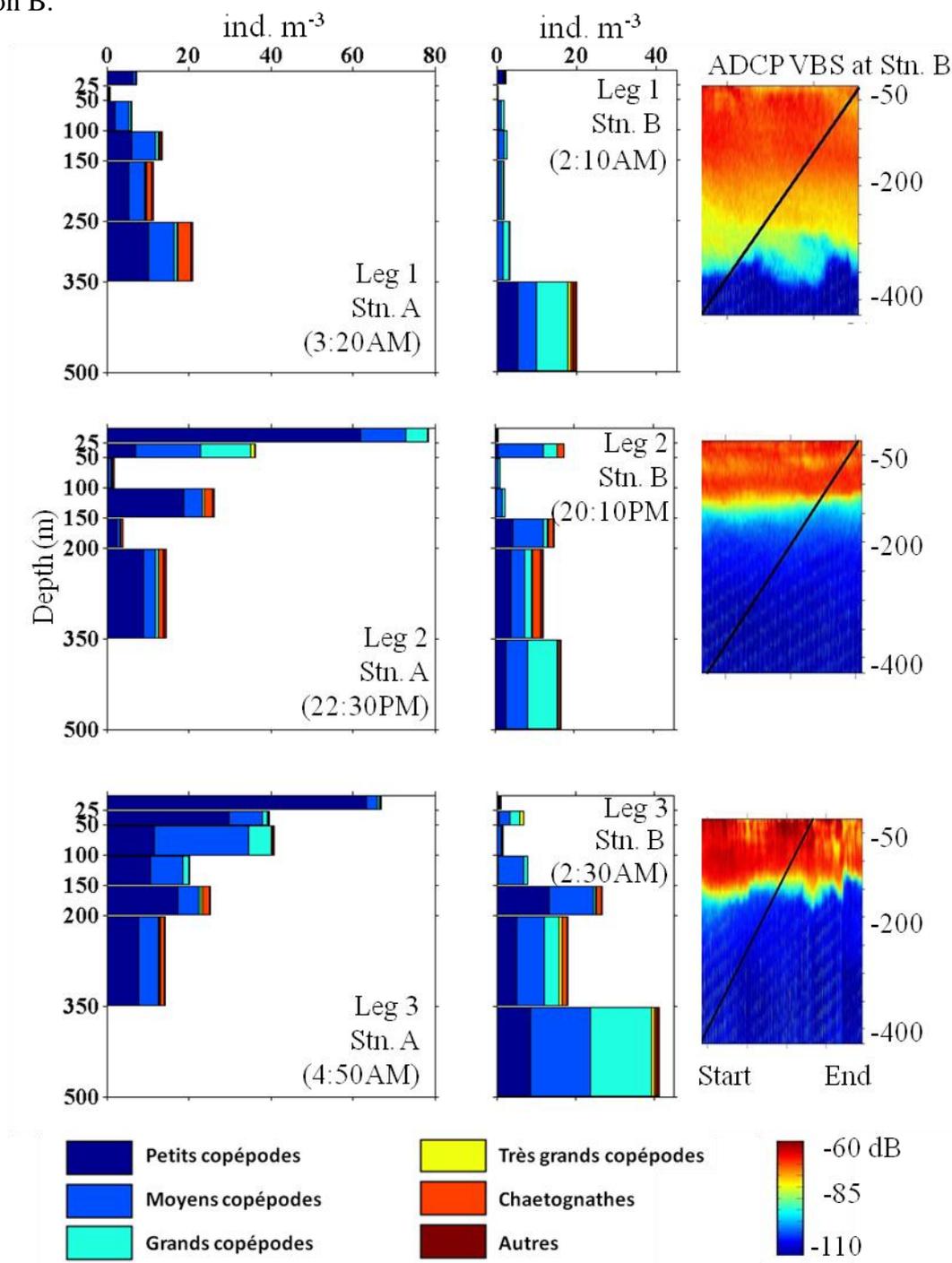


Figure II.12 Profils verticaux de l'abondance du zooplancton en ind. m⁻³ par classes de taille aux stations A et B. Volume acoustique rétrodiffusé en dB (ADCP) à la station B durant le trait de filet (à droite). La ligne noire représente la trajectoire ascendante du MOCNESS dans la colonne d'eau.

Les profils d'abondance illustrent clairement cette tendance avec une augmentation des petits et moyens copépodes dans les 150 premiers mètres à la station A (Fig. II.12) et une hausse progressive de la concentration en dessous de 200 m sous l'influence des moyens et grands copépodes à la station B. Les données ADCP situent la position du banc de krill dans la colonne d'eau à la station B, et les zones de fortes intensités correspondent clairement aux faibles abondances de zooplancton. La biomasse de zooplancton dans les 150 premiers mètres était 74%, 76% et 64% plus faible à la station B qu'à la station A, respectivement pour les legs 1, 2 et 3.

Une analyse en composantes principales a été menée sur un jeu de données contenant la distribution des différents groupes taxonomiques pour chaque échantillon. Le groupe « autres » n'a pas été inclus en raison de la variété des types d'organismes qu'il représente. Seule la station B a été considérée, le but de l'analyse étant de mettre en avant les relations entre les différents groupes, en présence d'une forte concentration de krill.

Tableau II.5. Coordonnées des variables sur les axes 1 et 2. Le pourcentage de la variance expliquée par chaque composante est précisé entre parenthèses.

	PC1 (70.4%)	PC2 (15.5%)
Petits copépodes	-0.89	0.27
Moyen copépodes	-0.91	0.11
Grands copépodes	-0.70	-0.62
Très grands copépodes	-0.77	-0.37
Chaetognathes	-0.72	0.55
Krill	0.99	0.02

Les 2 premières composantes expliquent 85.9 % de la variabilité (Tableau II.5). Pour la PC 1, une corrélation négative forte apparaît entre le krill et tous les autres groupes taxonomiques, et en particulier les petits et moyens copépodes. Pour la PC2 aucune tendance ne se dégage clairement. Le cercle de corrélation tracé dans le plan formé par les composantes 1 et 2 montre que le krill est effectivement négativement corrélé avec les petits et moyens copépodes avec des angles proches de 180°, suggérant une distribution opposée dont un mécanisme explicatif pourrait être une relation proie-prédateur (Fig. II.13). Les angles formés entre le krill et les trois autres groupes taxonomiques, plus proches d'un angle droit, impliquent une relation moins forte quant à leurs distributions.

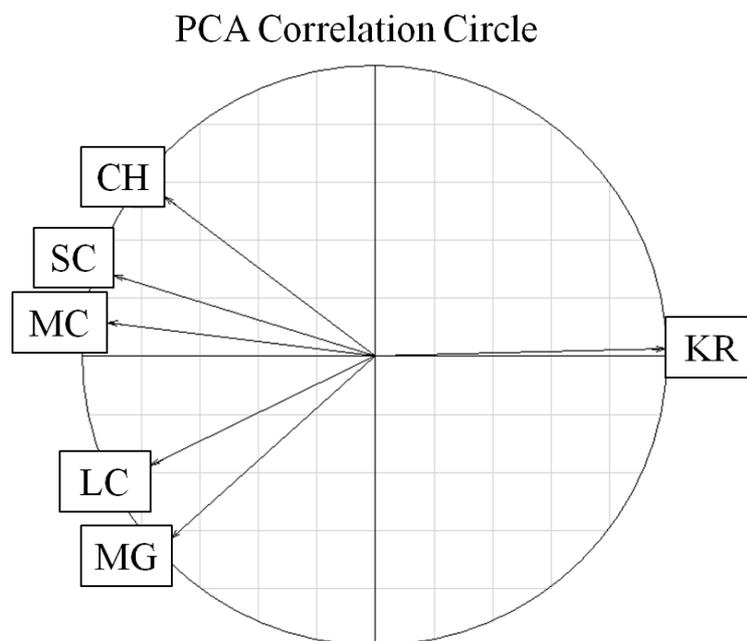


Figure II.13 Cercle de corrélation tracé dans le plan formé par les axes 1 et 2 de l'ACP (KR: krill, CH: chaetognathes, SC: Petits copépodes, MC: Moyens copépodes, MG: Grands copépodes, LC: Très grands copépodes).

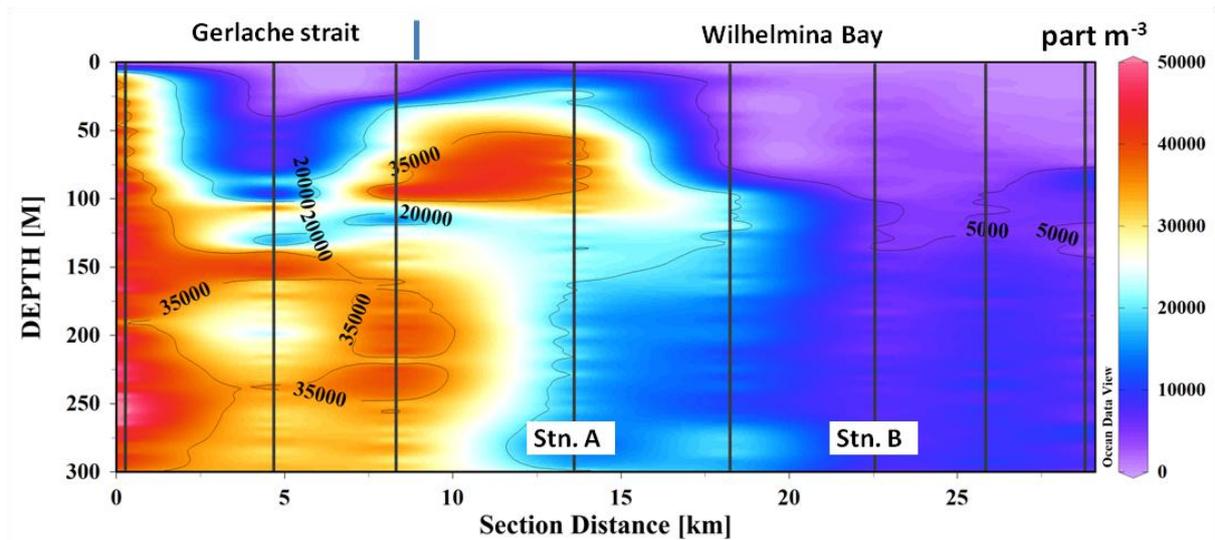


Figure II.14 Concentration en particules m^{-3} comptées par le LOPC ($> 100 \mu\text{m}$ d'ESD, vivant plus non vivant) le long d'une radiale qui va du détroit de Gerlache jusqu'à la pointe sud de Wilhelmina Bay. Les traits noirs verticaux situent les stations CTD/LOPC.

Une radiale a été effectuée pendant le leg 3, en partant du détroit de Gerlache jusqu'à la pointe Sud de la baie. Les données hydrologiques ont été présentées dans la partie II.3 (Fig. II.14). Le LOPC, qui mesure sur une gamme de taille allant de $100 \mu\text{m}$ d'ESD à quelques mm, montre que l'abondance des particules était plus importante dans le détroit de Gerlache que dans Wilhelmina Bay. En effet, les maxima se trouvaient le long de l'île de Brabant, en profondeur dans le détroit, et entre 50 et 100 m de profondeur à l'entrée de la baie. Les minima se trouvaient au-dessus de 50 m dans le détroit et au-dessus de 100 m dans la baie.

II.5. Evolution des spectres de biomasse

Les stations CTD/LOPC menées de façon régulière dans notre zone d'étude, nous ont permis de tracer les NBSS et de comparer l'évolution de ceux-ci en rapport avec le banc de krill (Fig. II.15). Deux zones géographiques ont été définies, après consultation des données ADCP enregistrées pour l'ensemble de la campagne : la première, qui couvrait la partie sud de la baie, correspond au noyau dur du banc de krill, et la deuxième, située dans le nord, cible une région où le krill n'a jamais été trouvé à de fortes concentrations. En dessous de $1 \text{ Log}(\mu\text{g})$, ce qui correspond à une taille de $320 \mu\text{m}$ d'ESD, la biomasse de particules était clairement plus importante à l'extérieur du banc qu'à l'intérieur et ce pour les 3 legs. Les spectres ne se rejoignaient qu'autour de $2 \text{ Log}(\mu\text{g})$ (environ $700 \mu\text{m}$ d'ESD). De façon générale, la forme des spectres variait relativement peu à l'intérieur du banc de krill, la pente moyenne passant de -0.81 ± 0.05 à -0.9 ± 0.06 et l'ordonnée à l'origine fluctuant autour de 3.4. A l'inverse, une tendance se dessinait à l'extérieur du banc, l'ordonnée à l'origine augmentant régulièrement 3.61 ± 0.13 , 3.87 ± 0.07 et 4.1 ± 0.18 , impliquant une pente de plus en plus forte au cours des 3 legs -0.91 ± 0.15 , -1.15 ± 0.02 et -1.2 ± 0.05 .

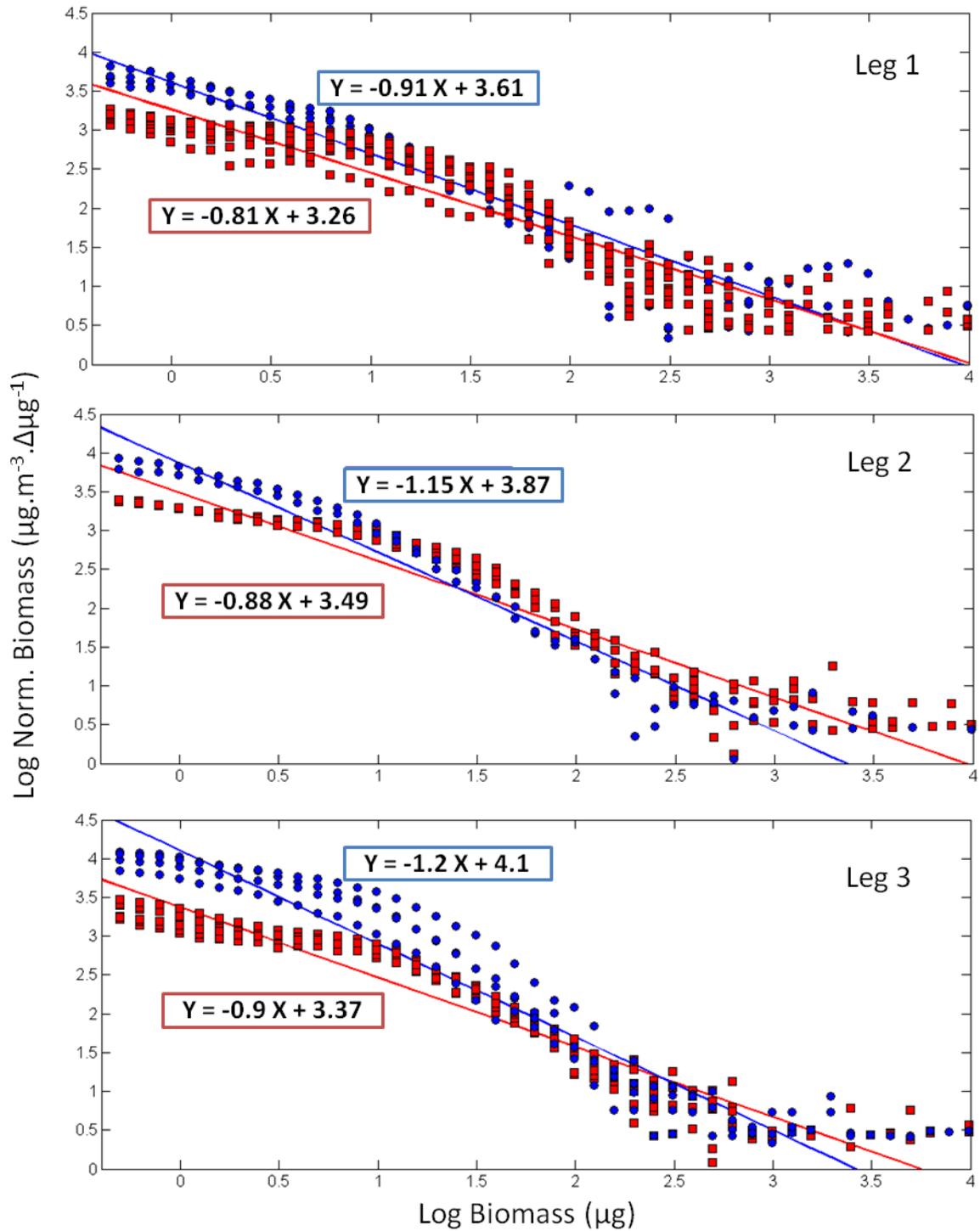


Figure II.15 Spectres de biomasse normalisée (NBSS) pour les stations à l'intérieur du banc de krill (carrés rouges) et à l'extérieur (ronds bleus). Une régression linéaire moyenne est tracée pour ces 2 types de stations, la fonction de la droite est affichée dans un cadre de couleur correspondante.

II.6. Discussion/Conclusion

II.6.1 Hydrographie et circulation

Les eaux profondes trouvées dans Wilhelmina Bay avaient les caractéristiques des UCDW que l'on trouve dans le détroit de Gerlache (Niiler et al. 1991, Hofmann et al. 1996), avec des températures allant jusqu'à 0.3 °C (Fig. II.6 et II.7). Le gradient horizontal de température montre que la source de chaleur est située dans le détroit. La profondeur de la thermocline et de l'halocline diminue légèrement à l'intérieur de la baie, signe d'un upwelling. Des vents catabatiques ont soufflés régulièrement vers le nord durant la campagne, et provoquaient un gyre anticyclonique centré sur la zone profonde du bassin. Ce gyre consistait en : un courant de surface orienté vers le nord qui longeait la côte ouest de la baie, un upwelling dans la partie centrale et un courant de retour orienté sud dans l'Est de la baie (Fig. II.8). Enfin, un courant en profondeur, orienté sud, drainait les UCDW à l'intérieur de la baie, équilibrant ainsi le bilan des masses d'eau dans Wilhelmina Bay. Ces conditions favorisent le retard du gel des eaux de surface, laissant ainsi un accès libre pour la respiration aux prédateurs du krill tels que les baleines, les pinnipèdes et les manchots.

II.6.2 Evolution de la biomasse et de l'abondance aux différents niveaux trophiques

Le signal de fluorescence, malgré le fait que celui-ci n'ait pas été calibré, fut, faute de mieux, considéré comme un indice de la biomasse phytoplanctonique. Celle-ci était quasi-identique aux deux stations, et a diminué régulièrement au cours de la campagne, passant de 2.2 gC m⁻² pendant le leg 1 à 1 puis 0.65 gC m⁻² pour les legs 2 et 3. Cette décroissance est cohérente avec la diminution de l'irradiance qui intervient à cette période.

La biomasse humide des copépodes a augmenté au cours de cette campagne d'un mois, 1.83, 3.04 puis 3.34 g m⁻² à la station A et 4.57, 5.77, puis 12.5 g m⁻² à la station B pour les legs 1, 2 et 3 (Tableau II.3). Egalement, l'abondance intégrée sur la colonne d'eau augmentait graduellement, 3320, 6590 et 9247 ind m⁻² à la station A, et, 3740, 5992 et 11022 ind m⁻² à la station B. Deux phénomènes expliquent principalement cet accroissement important de la biomasse et de l'abondance : l'augmentation du nombre de grands copépodes (principalement *Metridia gerlachei*) dans les eaux profondes à la station B et l'augmentation de la concentration des petits copépodes dans la couche de sub-surface à la station A. Etant donné la chute de la biomasse phytoplanctonique, et la rapidité avec laquelle la biomasse et l'abondance du zooplancton a augmenté, on peut supposer que cette hausse est liée à des phénomènes d'advection, notamment par le courant profond qui introduit dans la baie des eaux issues du détroit de Gerlache plus riches en particules (Fig. II.14).

Les données ADCP ont montré que le banc de krill trouvé dans Wilhelmina Bay occupait une surface de 10x10 km² pour une biomasse totale estimée à 2.3 millions de tonnes (Nowacek et al. 2011). Il s'agit du plus grand banc échantillonné depuis 20 ans (Atkinson et al. 2008). Il est intéressant de noter que très peu de juvéniles de krill (~30 mm) ont été recensés et encore moins de larves (comprises dans la classe « autres » du zooplancton) au cours de la campagne. Le spectre de biomasse se réduit de façon homogène pendant les 3 legs, et toutes les classes de taille semblent être impactées de façon identique, hormis peut-être celle du krill le plus âgé (> 55 mm) qui fluctue tout en restant dans le même ordre de grandeur. Le krill adulte dominait largement la biomasse aux 2 stations, même à la station A, considérée pourtant en dehors du banc. Toutefois, la biomasse de krill y était 30 fois moindre qu'à la station B en début de campagne. La biomasse à la station B a été divisée par 4 en 28 jours pendant qu'elle restait basse mais à peu près constante à la station A.

Bien que l'estimation de la biomasse de krill déduite des données ADCP soit sujette à caution, la calibration des données à l'aide d'un échosondeur EK-60 a permis d'accroître la précision de cette estimation. L'abondance maximale de krill donnée par le MOCNESS a été trouvée à la station B pour le leg 1, avec 1.6×10^4 ind m^{-2} , soit 3 fois moins que l'estimation ADCP, 4.5×10^4 ind m^{-2} , au même endroit et au même moment. De nombreux biais inhérents aux deux méthodes sont identifiés : l'estimation par l'ADCP est sensible à la conversion taille/puissance de la cible, à la distribution des tailles et à la variation des propriétés acoustiques de la cible (Chu et al. 1993, Zhou et al. 1994, Demer & Hewitt 1995, Demer & Martin 1995, Lawson et al. 2004), le prélèvement par MOCNESS est lui sujet à l'échappement du krill quand se présente le filet. Ce dernier biais a pu être quantifié par Wiebe et al. (2004) en montant une lampe stroboscopique sur le cadre du MOCNESS dans le but d'aveugler et de dérouter le krill à l'approche du filet. La biomasse de krill adulte capturée est alors multipliée par deux lorsqu'un tel dispositif est utilisé. Les données récupérées par le MOCNESS ont permis de calculer un taux spécifique de disparition de la population de 0.048 j^{-1} (Harris et al. 2000, Zhou et al. 2004). Bien que ce calcul soit fait à partir de 3 prélèvements, la tendance paraît significative. Ce taux inclut la mortalité, et le bilan d'émigration et d'immigration lié à l'advection possible du krill hors ou dans la zone d'étude. La consommation journalière estimée pour les 306 baleines recensées dans Wilhelmina Bay pendant les 34 jours de la campagne est de 0.16 à 0.36% de la biomasse totale de krill, ce qui représente un taux de mortalité pour le krill inférieur à 0.01 j^{-1} (Nowacek et al. 2011). Il semblerait donc que le taux de disparition du krill inclut un taux de mortalité naturelle due à la famine, plus important que le taux dû à la prédation. Le manque de nourriture expliquerait en partie la chute de la biomasse de krill.

II.6.3 Distribution verticale du zooplancton et interaction avec le krill

Le groupe des petits copépodes était constitué principalement par les taxons suivants, *Oithona* spp., *Oncaea* spp., et le calanoïde *Microcalanus pygmaeus*. Ce groupe des petits copépodes est majoritaire à la station A où il représente 56.7% de l'abondance totale du zooplancton (Tableau II.4). Il se développe en particulier dans la couche de surface où il atteint un maximum de 63.3 ind m⁻³. Cette forte concentration en sub-surface ne se retrouve pas à la station B, et ce malgré la présence d'un courant de surface décrivant un gyre anticyclonique avec des vitesses aux alentours de 10-20 cm s⁻¹, qui devrait répartir le zooplancton de façon homogène dans la baie. Les 2 stations sont de plus éloignées seulement d'une dizaine de kilomètres, et les conditions environnementales y étaient quasi-identiques. On peut donc raisonnablement considérer que des phénomènes de prédation ont eu lieu. Parmi les prédateurs susceptibles de se nourrir sur cette classe de taille, les chaetognathes sont distribués trop profondément pour interagir avec les copépodes en sub-surface. La distribution d'*Euphausia superba* dans la colonne d'eau est par contre corrélée avec celle des petits copépodes et rend possible la prédation du krill sur ce groupe. L'impact du krill sur les copépodes de taille moyenne, représentés par les stades de copépodites III, IV et V de *Metridia gerlachei* est moins évident. En effet, ce groupe était distribué de façon plutôt homogène dans la colonne d'eau, et sa part de l'abondance totale a varié assez peu entre les deux stations. Le groupe des grands copépodes est largement dominé par le stade adulte de l'espèce *Metridia gerlachei*, espèce dominante en terme de biomasse zooplanctonique. Sa biomasse a augmenté graduellement aux deux stations, mais à des profondeurs différentes dans la colonne d'eau. La profondeur moyenne des distributions était située entre 89 et 151 m à la station A et 271 et 334 m à la station B. Cette espèce est principalement herbivore et il n'est pas étonnant de la retrouver en sub-surface la nuit, où elle se nourrit sur le phytoplancton (Zmijewska & Yen 1993, Schnack-Schiel & Hagen 1994, Lopez & Huntley 1995). Elle se

cantonnait pourtant principalement aux eaux profondes à la station B. Les conditions environnementales étant très semblables aux deux stations, on aurait pu s'attendre à une distribution similaire. Il est probable que les adultes de *Metridia gerlachei*, espèce capable de fortes migrations verticales (Lopez & Huntley 1995), aient été repoussés par le banc de krill vers des eaux plus profondes. Les adultes et les derniers stades de développement de 4 espèces de calanoïde forment le groupe des très grands copépodes : *Calanus acutus*, *Calanus propinquus*, *Euchaeta antarctica* et *Rhincalanus gigas*. À part *E. antarctica*, ces espèces se nourrissent principalement de phytoplancton et migrent vers les eaux profondes à l'approche de l'hiver austral (Marin & Schnack-Schiel 1993, Zmijewska & Yen 1993, Schnack-Schiel & Hagen 1994, Atkinson 1998). Ce groupe de grande taille a essentiellement été trouvé en profondeur à l'exception de quelques traits où il fut présent en surface. Cette présence occasionnelle en surface est notamment due à *E. antarctica*, espèce carnivore, pouvant se retrouver invariablement sur l'ensemble de la colonne d'eau (Hopkins 1985).

Les chaetognathes, principalement *Eukrohnia hamata*, ont contribué à hauteur de 32 et 16 % (Tableau II.3) de la biomasse humide de zooplancton à la station A et B, ce qui est cohérent avec les chiffres de la littérature dans le détroit de Gerlache (Oresland 1995). Ils se nourrissent de copépodes et d'autres organismes mésozooplanctoniques, et ont essentiellement été trouvés en dessous de 150 m durant la campagne.

II.6.4 Nourriture disponible et besoin métabolique du krill

La fin de l'automne est une période charnière pour tout l'écosystème de la côte ouest de la péninsule antarctique. La baisse brutale de la production primaire force le krill à s'adapter en utilisant potentiellement une ou plusieurs des stratégies suivantes : ralentir son développement, réduire son métabolisme, consommer des lipides stockés ou changer de

régime alimentaire. La ration journalière spécifique en carbone du krill baisse pendant l'hiver, et est estimée entre 0.1% et 0.5% de leur poids en carbone (Atkinson et al. 2002), au lieu de 10% pendant l'été (Ikeda & Dixon 1982, Huntley et al. 1994, Atkinson & Snýder 1997, Perissinotto et al. 1997, Meyer et al. 2010).

Tableau II.6 Ratio des biomasses en carbone des copépodes et du phytoplancton en fonction de la biomasse du krill, provenant des échantillons collectés par le MOCNESS à la station B.

	Pourcentage de la biomasse de krill en carbone		
	Leg 1	Leg 2	Leg 3
Copépodes	0.06 %	0.19 %	0.72 %
Petits et moyens copépodes	0.01 %	0.03 %	0.15 %
Phytoplancton	0.32 %	0.29 %	0.35 %

La biomasse phytoplanctonique en carbone, dérivée du signal de fluorescence, représente 0.3% de la biomasse en carbone du krill, estimée d'après les données du MOCNESS (Tableau II.6). Pour le phytoplancton, l'estimation de la biomasse est toutefois approximative puisque le signal de fluorescence n'a pas été calibré, et le taux de conversion mg chl-a/mg C, fixé à 50 pour notre étude, est sujet à des variations suivant la composition taxonomique des communautés phytoplanctoniques. Concernant le krill, on a vu que des phénomènes d'échappement à l'approche du filet pouvait réduire la biomasse capturée d'un facteur 2 pour le krill adulte, or le krill adulte est largement majoritaire dans nos échantillons, avec une taille moyenne centrée sur 42 mm. En considérant ces biais et en prenant en compte que la production primaire va continuer de diminuer au fur et à mesure que la banquise va se développer et l'irradiance décroître, il apparaît que le phytoplancton ne saurait subvenir seul à la demande alimentaire d'une telle concentration de krill. Une autre source de nourriture potentielle pour le krill est le mésozooplancton et principalement les copépodes. Plusieurs

études précédentes ont montré que le krill a la capacité de se nourrir sur une gamme de taille importante incluant les gros copépodes (Price et al. 1988, Atkinson & Snýder 1997). Cependant, il semblerait que la préférence du krill se porte sur les copépodes de petites tailles, et plusieurs pistes convergent dans ce sens là. Pour ce qui est de nos observations : les résultats de l'ACP réalisée à partir des données issues des prélèvements MOCNESS effectués à la station B, montrent une corrélation négative forte avec les deux premières classes de taille des copépodes (Fig. II.13 et Tableau II.5), et les spectres de biomasse normalisée représentatifs de la situation à l'intérieur du banc de krill, attestent d'un impact du krill sur les particules de petites tailles. Concordant avec ces résultats, des études expérimentales menées en laboratoire ont montré que la préférence du krill en présence de fortes concentrations en copépodes, se portait sur les petits calanoides (< 3mm de longueur totale) (Atkinson & Snýder 1997). De plus, si le krill mangeait de façon non-sélective sur l'ensemble du spectre de taille, on aurait pu s'attendre à ce qu'il adapte son comportement migratoire et vienne se nourrir aux profondeurs où l'on trouve les biomasses de copépodes les plus importantes. Or, cela n'a pas été observé au cours de la campagne. Au contraire, l'augmentation régulière de la biomasse du mésozooplancton en dessous de 350 m, dominée par l'espèce *Metridia gerlachei*, prouve que le krill ne s'est pas nourri sur cette ressource substantielle. Le rapport des biomasses en carbone des petits et moyens copépodes sur la biomasse en carbone du krill représente seulement, 0.01% pendant le leg 1 à 0.15% pendant le leg 3 (Tableau II.6). Ce pourcentage est probablement dépendant de la vitesse à laquelle les courants advectent des copépodes à l'intérieur de la baie, et des ressources présentes dans le détroit. Cette biomasse paraît toutefois insuffisante pour subvenir au besoin alimentaire du krill au cours de l'hiver.

En combinant ces deux sources de nourriture, on obtient une ressource alimentaire non négligeable pour le maintien du krill à l'approche de l'hiver mais qui ne peut supporter la biomasse de krill recensée au début de la campagne. La division par 4 de la biomasse de krill

en 28 jours peut être due à de l'advection ou à un déplacement volontaire du krill en dehors de la baie, à de la mortalité par famine, ou à de la prédation par des prédateurs autres que les baleines (celle-ci a été jugée négligeable précédemment, partie II.6.2). Mais au vu de la quantité de nourriture disponible estimée au cours de la campagne, il paraît probable que la mortalité par famine ait joué un rôle important et que cette décroissance du stock de krill continue jusqu'à ce qu'un équilibre soit atteint avec les ressources alimentaires disponibles.

II.6.5 Evolution des structures de taille des communautés zooplanctoniques

Deux zones géographiques ont été définies au sein de Wilhelmina Bay, une représentative des conditions à l'intérieur du banc de krill, et l'autre des conditions à l'extérieur du banc de krill. Tout au long de la campagne, les spectres de biomasse normalisée (NBSS) issus des données LOPC ont montré un aspect bien différencié entre ces deux zones géographiques (Fig. II.15). A l'intérieur du banc de krill, l'affaîssement des spectres pour les particules de petites tailles est en adéquation avec la façon dont se nourrit le krill, en filtrant. Le krill, principalement herbivore, a pour habitude de se nourrir de cellules phytoplanctoniques plus petites que les organismes mésozooplanctoniques, et il est donc somme toute logique de voir un impact du krill sur ces petites classes de taille, non échantillonnées par le MOCNESS. Le travail de filtration du krill rend les eaux plus claires avec des concentrations en particules très basses, expliquant les pentes NBSS moins marquées à l'intérieur du banc de krill. L'état stationnaire des spectres et de leurs caractéristiques au cours de la campagne est cohérent avec les données MOCNESS, puisque la situation dans les 300 premiers mètres n'évolue guère à la station B (Fig. II.11). A l'extérieur du banc de krill, la pente devient de plus en plus forte, sous l'influence d'une concentration en petites particules qui augmente régulièrement. Ces petites particules ont certainement pour origine le détroit de Gerlache, d'où elles sont advectées par

des courants entrants. L'apport de ces particules en provenance du détroit de Gerlache représente une source de nourriture potentielle pour le krill. Au cours du leg 3, la forme plus gonflée du spectre entre 1 et 2 Log(μg) pourrait correspondre à l'augmentation de la concentration des petits copépodes en sub-surface mise en avant par les données MOCNESS.

Le but de cette étude n'était clairement pas d'établir une comparaison entre les deux appareils de mesure utilisés. En effet, la maille des filets utilisés (333 μm) réduit la gamme de taille coïncidente entre le Zooscan et le LOPC, et seules 6 stations ont été menées de pair entre les deux appareils. Cependant, sans chercher à comparer directement les données LOPC et ZooScan / Zooprocess qui ne sont pas représentatives des mêmes choses, il est intéressant de voir que les tendances dégagées par ces deux systèmes de mesure vont dans le même sens et proposent une certaine complémentarité. Les spectres de biomasse normalisée (NBSS) et leurs caractéristiques auront été des indicateurs efficaces pour démontrer l'impact manifeste que peut avoir un effort de prédation important sur les structures de taille des communautés zooplanctoniques.

CHAPITRE III

Distribution synoptique du zooplancton dans le golfe du Lion à différentes saisons, définition de sous-régions en fonction des conditions environnementales et des structures de taille du zooplancton (Campagne COSTEAU 2, 4 et 6)

III.1 INTRODUCTION	73
III.1.1 CONTEXTE GENERAL	73
III.1.2 CARACTERISTIQUES DE LA ZONE D'ETUDE ET SYNTHESE DES DONNEES HISTORIQUES	75
III.2 STRATEGIES, METHODES ET OUTILS STATISTIQUES	79
III.3 STRUCTURES PHYSIQUES	85
III.4 DISTRIBUTION DU ZOOPLANCTON ET DE LA CHL-A	92
III.5 DEFINITION DE SOUS-REGIONS	100
III.6 EVOLUTION DES SPECTRES DE BIOMASSE A L'INTERIEUR DES ZONES	107
III.7 DISCUSSION	110
III.7.1 APPORTS ET LIMITES DES MOYENS D'OBSERVATIONS AUTOMATISES	110
III.7.2 STRUCTURES PHYSIQUES	113
III.7.3 DISTRIBUTION DE LA CHLOROPHYLLE A	117
III.7.4 DISTRIBUTION SPATIALE ET VERTICALE DU ZOOPLANCTON	118
III.7.5 HABITATS ET STRUCTURE DE TAILLE	120

III.1 Introduction

III.1.1 Contexte général

Le projet ANR COSTAS, pour « COntaminants dans le Système Trophique phytoplancton, zooplancton, Anchois, Sardine » vise à déterminer les processus de transfert et le devenir des contaminants chimiques (composés organiques persistants et métaux traces) depuis les premiers maillons du réseau trophique jusqu'aux petits poissons pélagiques (anchois et sardines) du golfe du Lion en Méditerranée Nord-Occidentale. Au sein de ce programme, deux campagnes océanographiques ont été menées en parallèle sur deux bateaux différents. Les campagnes « impaires » COSTEAU 1, 3 et 5 étaient dédiées à l'étude des contaminants organiques et métalliques, alors que les campagnes « paires » intitulées COSTEAU 2, 4 et 6 étaient vouées à l'étude de la distribution spatiale des composantes physiques et biologiques. Elles ont pris place dans le golfe du Lion, respectivement, en Octobre 2009, Avril 2010 et Janvier 2011. Plus en détails, les campagnes « paires » dont les résultats sont présentés dans ce chapitre avaient pour objectifs : la quantification des stocks de sels nutritifs, de phytoplancton et de zooplancton, la représentation de leurs distributions spatiales, la visualisation des structures physiques, l'identification des liens entre les spectres de taille et la composition taxonomique des communautés étudiées, et la définition des sous-zones homogènes (habitats) du point de vue des variables étudiées. Nous formions avec François Carlotti, Meng Zhou et Yiwu Zhu, une équipe chargée, de l'interprétation des structures physiques, de la cartographie du zooplancton et de la détermination d'habitats dans le golfe du Lion.

Les marges continentales sont généralement considérées comme des zones très productives en comparaison avec l'océan du large. La raison en est une disponibilité importante des

nutriments due aux apports terrestres, parfois de source anthropique, et à leur remise en suspension dans la colonne d'eau par les upwellings côtiers. Les processus physiques y sont souvent complexes et imbriqués. L'arrivée d'eau douce au niveau des estuaires, la formation d'eaux denses, l'importance primordiale des vents sur la colonne d'eau peu profonde, sont autant de phénomènes susceptibles de façonner la disposition des masses d'eaux. Ces phénomènes se déroulent tous à des échelles de temps variables et les structures qui en découlent sont susceptibles d'évoluer rapidement. Ces processus engendrent la formation d'habitats différents, en termes de conditions hydrologiques et de disponibilité en sels nutritifs, qui pourront favoriser le développement d'espèces avantagées momentanément par ces caractéristiques changeantes. La caractérisation de ces habitats est une des approches possibles pour faciliter l'étude des premiers niveaux trophiques, en associant des structures de communautés types avec des conditions hydrologiques et biogéochimiques définies. La modélisation des processus physiques et biogéochimiques représente un outil précieux pour mieux comprendre les mécanismes de création de ces habitats, en élucidant notamment la provenance des différentes masses d'eaux et leurs déplacements au cours du temps. Même si les modèles ne permettent pas encore de prédire avec précision l'état du système pour une date fixée, ils fournissent une aide concrète pour l'identification des paramètres clés qui régissent la création de ces habitats. Des observations régulières sont nécessaires pour valider les modèles et caractériser les communautés zooplanctoniques au sein de ces sous-régions. Bien que quelques campagnes aient été menées à l'échelle du golfe du Lion pour cartographier de façon synoptique la distribution du zooplancton et des conditions environnementales, ce type de données reste relativement rare. La mise en place de protocoles utilisant de nouveaux appareils optiques facilitant l'acquisition et le traitement de données, laisse cependant entrevoir des possibilités quant à des échantillonnages réguliers et fréquents sur de grandes zones géographiques.

III.1.2 Caractéristiques de la zone d'étude et synthèse des données historiques

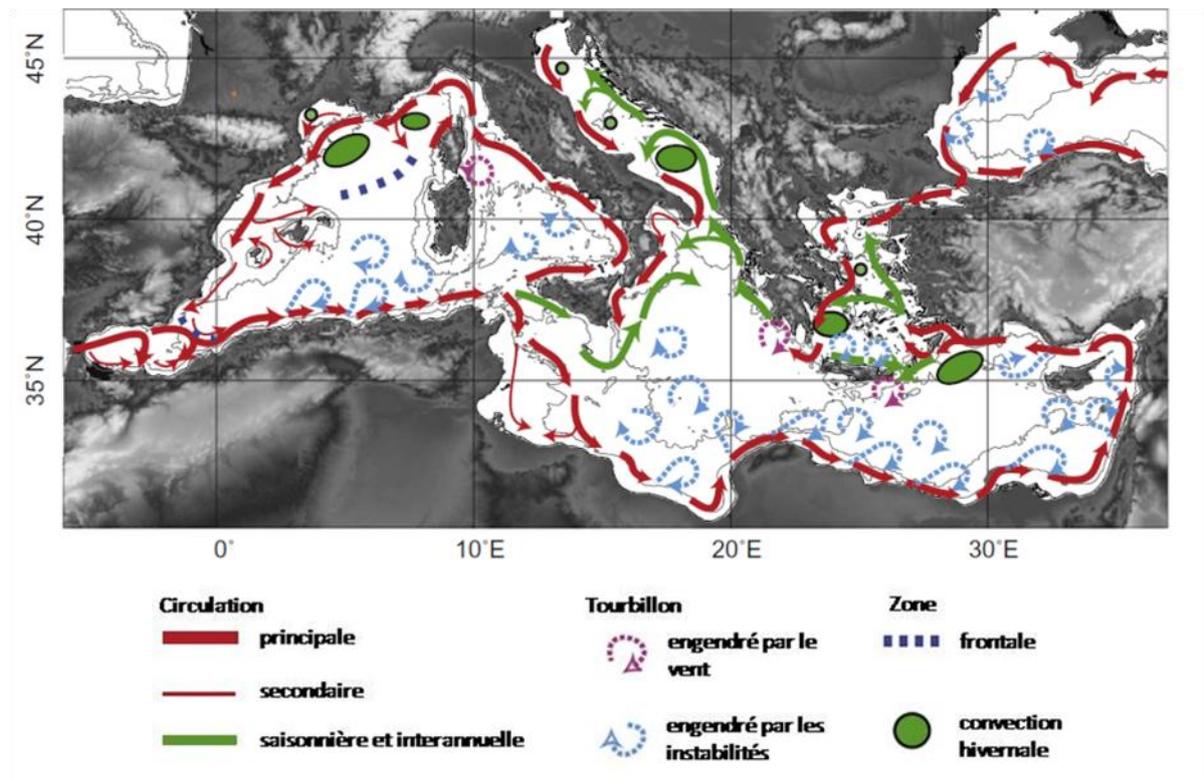


Figure III.1 Circulation des masses d'eau de surface en mer Méditerranée et en mer Noire (issu de Durrieu de Madron et al. 2011, modifié de Millot & Taupier-Letage 2005)

La circulation thermohaline dans la mer Méditerranée est amorcée au niveau du détroit de Gibraltar par l'intrusion d'eau atlantique (AW) en surface. Une partie de ces eaux remonte la côte ouest italienne, puis se subdivise en profondeur avant de se rejoindre au nord de la Corse où elles forment le courant Liguro-Provençal aussi appelé courant Nord Méditerranéen (Fig. III.1, Millot 1999). Celui-ci poursuit alors son chemin vers l'ouest le long des pentes continentales italienne, française, et notamment le golfe du Lion, puis espagnole. Le golfe du Lion, couvre une superficie marine de 11000 km², il est caractérisé par un large plateau continental qui peut s'étendre jusqu'à 70 km des côtes et par de nombreux canyons qui façonnent son talus (Fig. III.2). Le courant Liguro-Provençal, constitué des eaux oligotrophes typiques de la Méditerranée, délimite les eaux continentales du plateau du golfe du Lion et le

milieu hauturier. Sa physionomie est susceptible d'évoluer en fonction des saisons. Durant l'hiver, le courant, plus marqué, atteint un débit de 1.5 à 2 Sv,

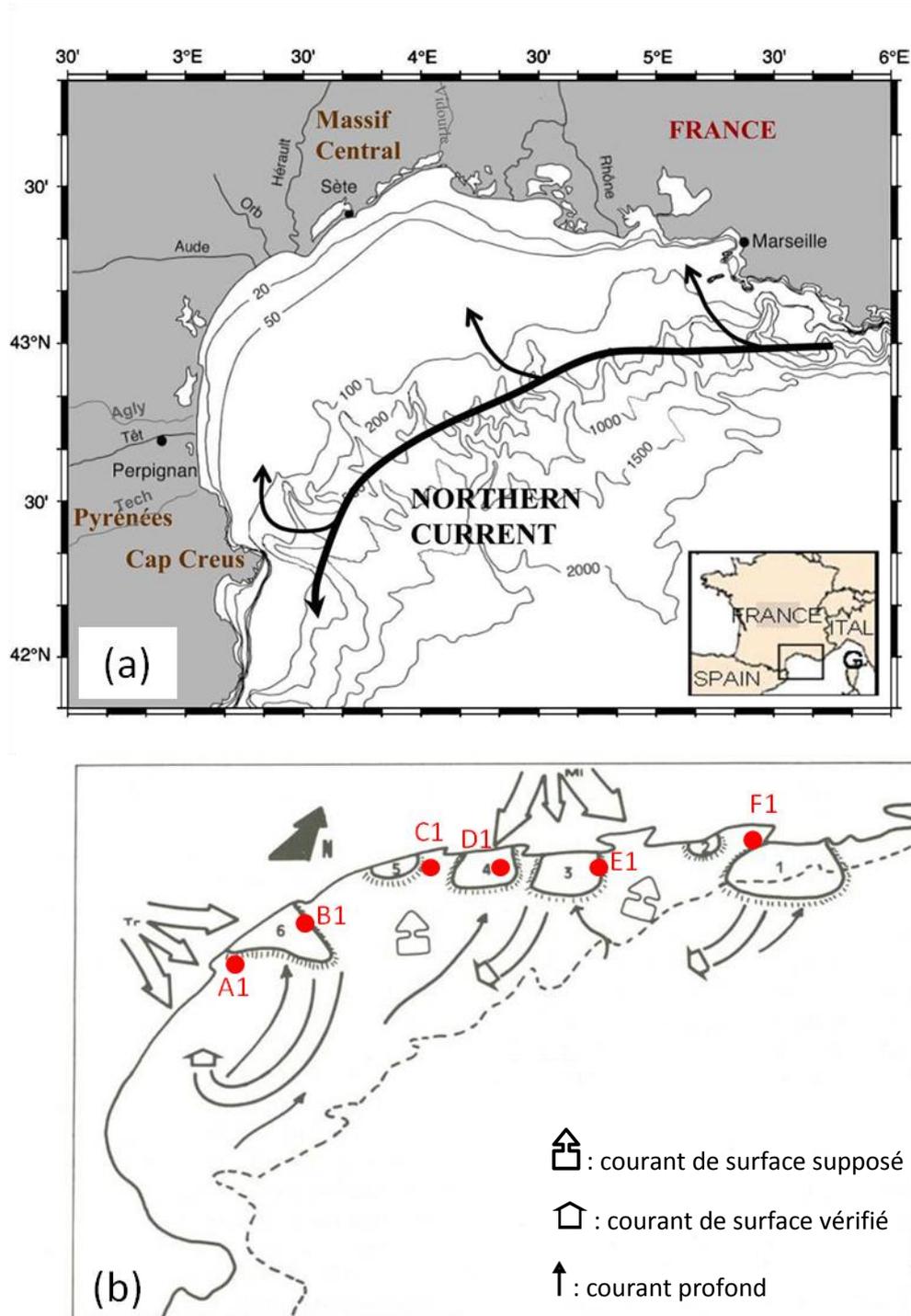


Fig. III.2 (a) Représentation schématisée du courant Liguro-Provençal (Northern current) et de ses possibles intrusions sur le plateau (issu de Petrenko et al. 2008). (b) Représentation schématisée des phénomènes induits par les vents (Mi: Mistral, Tr: Tramontane) : 6 zones d'upwelling, les courants de surface et les courants profonds (repris de Millot 1990). Les stations les plus côtières de chaque radiale pour COSTEAU 4 et 6 sont indiquées par un point rouge.

il est large de 20 à 30 km et s'étend dans la colonne d'eau jusqu'à 400 m de profondeur, il n'est alors pas rare qu'une branche du courant pénètre sur le plateau continental par le Nord-est du golfe du Lion et progresse vers le nord-ouest (Millot 1999). D'autres intrusions sont rendues possibles dans le Sud-Ouest du golfe par la présence d'un gyre anticyclonique au large du cap Creus (Petrenko et al. 2008, Hu et al. 2011). En été, le courant, moins marqué, est plus hauturier et moins profond (Conan et al. 1998, Millot 1999). Les apports fluviaux sont importants sur le plateau, majoritairement ceux du Rhône avec une moyenne de $1700 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Compagnie Nationale du Rhône, Ludwig et al. 2009). Ces eaux moins denses forment un panache en surface qui se dilue plus ou moins vite suivant la force du vent et l'importance de la stratification. Elles charrient avec elles quantité de particules terrigènes, de matières organiques (Lorthiois et al. 2012) et de sels nutritifs (Coste 1977, Diaz et al. 2008, Ludwig et al. 2009). Sous l'action de la force de Coriolis, cette lentille se déplace généralement le long de la côte, vers l'ouest, mais du vent du nord peut la pousser vers le large. Sa zone d'influence est donc susceptible, suivant le régime de vents, d'être étendue à une large partie du Sud-Ouest du golfe. Les vents, tels que la Tramontane et le Mistral, ont pour conséquences, outre de déplacer le panache du Rhône, de créer des upwellings côtiers en poussant les eaux vers le large (Millot & Wald 1980, Millot 1990) et de provoquer la formation et la plongée d'eaux denses par l'évaporation et le refroidissement des eaux de surface (Millot 1990). Les vents et les variations du débit du Rhône sont des phénomènes susceptibles d'influer grandement la configuration des eaux et la distribution des sels nutritifs, et tendent à créer dans le golfe du Lion des sous-régions aux caractéristiques différentes. La présence de ces sous-régions a notamment déjà été mis en avant par Lefèvre et al. (1997) pour la production primaire. Quelques campagnes ont été menées dans le golfe du Lion pour cartographier la distribution des communautés zooplanctoniques : Razouls et Kouwenberg (1993), Gaudy et al. (2003) et Riandey (2005) ont échantillonné sur l'ensemble du golfe à des saisons différentes, alors que

Plounevez et Champalbert (2000) montrent des résultats pour 2 radiales côte-large en été. Un gradient côte/large et Ouest/Est est généralement observé pour la répartition du zooplancton. Les copépodes sont le groupe taxonomique dominant, même si d'autres groupes peuvent ponctuellement être majoritaires par ex. salpes, cladocères et *Noctiluca* sp.. Un effort important a été produit ces dernières années pour estimer les stocks et mieux comprendre le cycle de vie de la sardine (*Sardina pilchardus*) et de l'anchois (*Engraulis encrasicolus*) (Palomera et al. 2007, Bigot 2009) et notamment la survie des stades larvaires et juvéniles dans le golfe du Lion (Nicolle et al. 2009, Giannoulaki et al. 2011).

Les trois campagnes COSTEAU ont été menées à trois saisons différentes. Elles ont permis d'obtenir une cartographie en 3D du zooplancton et des conditions environnementales dans le golfe du Lion. Les liens potentiels entre les structures physiques, la distribution des sels nutritifs et du phytoplancton, et la structure en taille des communautés zooplanctoniques ont fait l'objet d'une analyse approfondie. Des habitats ont été définis en fonction de paramètres biologiques et physiques dans le but de synthétiser l'information dense fournie par les nombreux prélèvements.

III.2 Stratégies, méthodes et outils statistiques

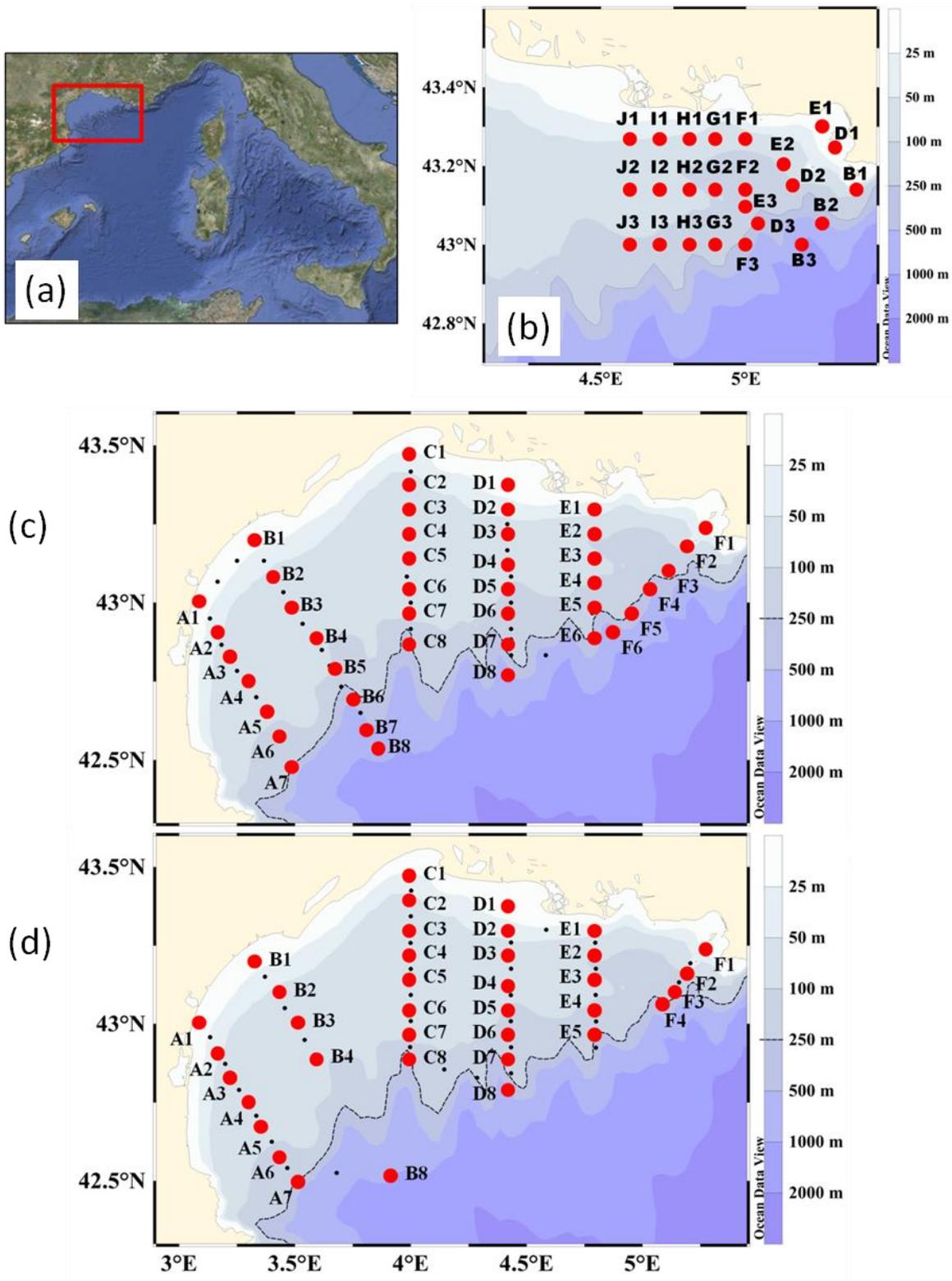


Figure III.3 (a) Localisation du golfe du Lion dans la mer Méditerranée occidentale. Stations d'échantillonnage pour COSTEAU (b) 2, (c) 4 et (d) 6. Les gros points rouges représentent les stations pleines, les petits points noirs, les stations intermédiaires (voir dans le texte).

Les trois campagnes océanographiques ont été menées dans le golfe du Lion à bord du NRO Téthys II : COSTEAU 2, du 2 au 17 Octobre 2009, COSTEAU 4, du 26 Avril au 7 Mai 2010 et COSTEAU 6, du 23 Janvier au 4 Février 2011. Ces 3 campagnes ont été subdivisées en 2 legs. Toutefois le 2^{ème} leg étant dédié à de l'expérimentation avec poisson tracté, seules les données du 1^{er} leg sont présentées dans ce manuscrit. Deux types de stations ont été réalisés durant ces campagnes, des stations avec un programme d'échantillonnage complet (nommées stations pleines) et des stations intermédiaires. Lors de stations pleines, étaient effectués successivement, un trait vertical de filet Bongo (maille 120 μm , plus de détails dans le paragraphe I.3) et un profil avec le système Rosette équipé de bouteilles de prélèvement d'une contenance de 10 l, d'un LOPC (Herman et al. 2004), d'une CTD Seabird 911 (CTD, Sea-Bird Electronics, Inc., Bellevue, WA, USA) et d'un fluorimètre (Aqua Tracka 3, Chelsea Technologies Group, UK). Pour les stations intermédiaires, seule la Rosette était mise à l'eau et les bouteilles n'étaient pas fermées. La profondeur maximale pour les profils CTD/LOPC et les filets était de 5 m au dessus du fond sur le plateau et de 200 m pour les stations hauturières. COSTEAU 2, qui fut la campagne pilote pendant laquelle les différents protocoles de prélèvement ont été mis en place, a été restreint à une zone d'étude concentrée dans la partie Est du Golfe du Lion. Cette zone englobait la région du plateau en face de la baie de Marseille, de la baie de Fos et de l'embouchure du Rhône, et fut couverte par 8 radiales côte/large constituées chacune de 3 stations pleines (Fig. III.3). Pour COSTEAU 4 et 6, la zone d'échantillonnage couvrait la globalité du golfe avec la réalisation de 6 radiales côte/large comprenant 11 à 15 stations alternant stations pleines et stations intermédiaires. Pour certaines radiales, des stations ont été annulées quand les conditions climatiques ou le manque de temps ne permettait pas d'échantillonner (Tableau III.1).

Tableau III.1 Informations sur les stations, le chiffre entre parenthèses correspond aux stations intermédiaires, trans. signifie station effectuée entre 2 radiales. Le détail de toutes les stations est donné en annexe (Tableau A.1, 2 et 3).

Radiale	Nbr. de stations	Date
<i>COSTEAU 2</i>		
D	3	03/10/2009
B, E	6	04/10/2009
F, G	6	05/10/2009
H, I	6	06/10/2009
J	3	07/10/2009
<i>COSTEAU 4</i>		
A	7 (4 + 2 trans.)	27/04/2010
B	8 (6)	28/04/2010
C	8 (4)	29/04/2010
D	8 (6 + 1 trans.)	30/04/2010
E	6	01/05/2010
F	6	02/05/2010
<i>COSTEAU 6</i>		
A	7 (6 + 1 trans.)	23/01/2011
B	4 (3)	24/01/2011
C	8 (7 + 2 trans.)	25/01/2011
D	8 (6 + 1 trans.)	26/01/2011
E, F	8 (7)	27/01/2011

Un dosage de la chl-a sur filtre GFF par extraction à l'acétone (Aminot & Kérouel 2004) a été effectué pour 7 profondeurs à chaque station pleine, afin de calibrer les données du fluorimètre monté sur la CTD (Fig. III.4). La concentration en sels nutritifs (Nitrates + Nitrites, Phosphates, Acide silicique) a été estimée par analyse en flux continu sur auto analyseur (Seal Analytical, Australia). L'ensemble des échantillons filets a été analysé avec le ZooScan / ZooProcess (Grosjean et al. 2004) en suivant la procédure détaillée dans le paragraphe I.4.1.2.

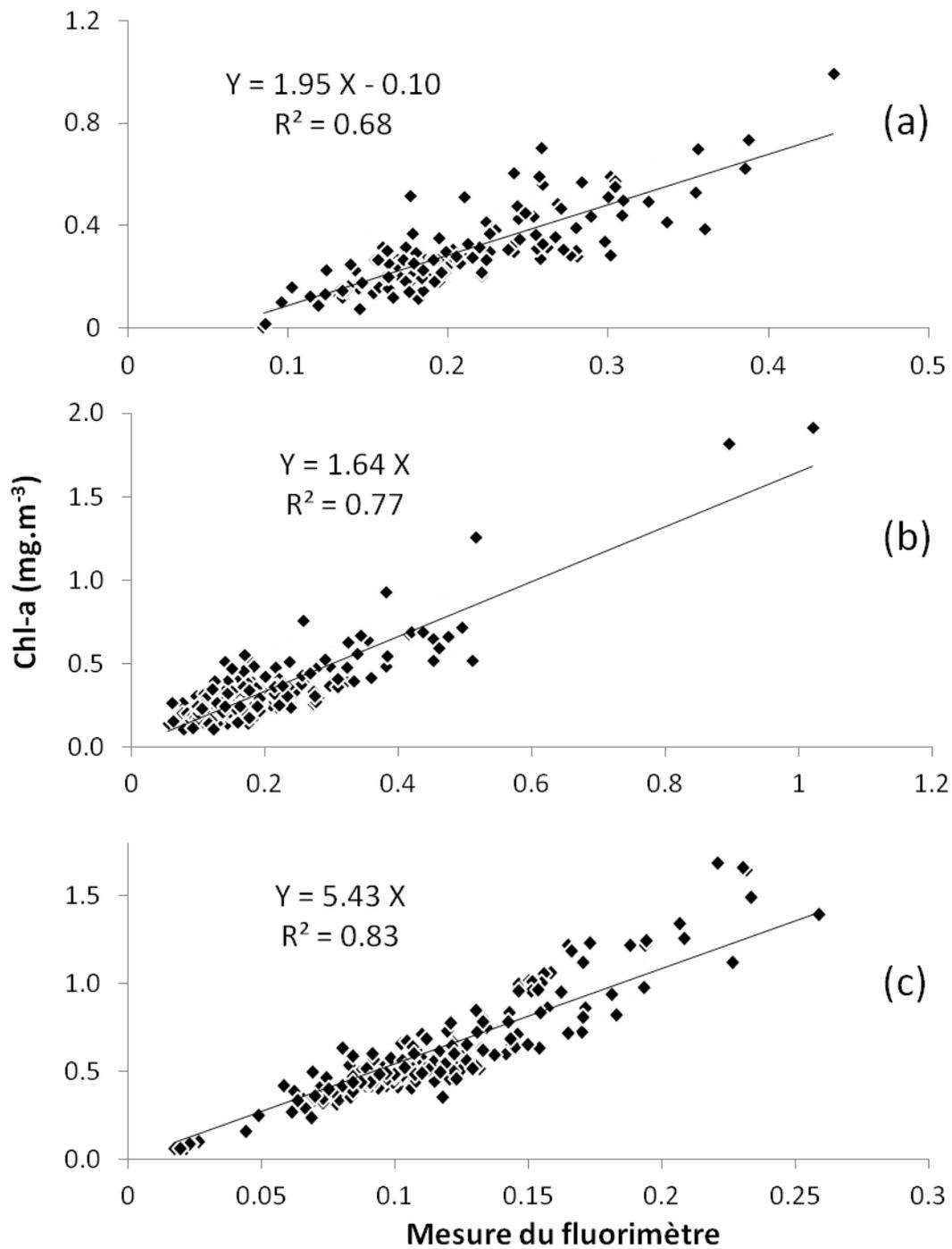


Figure III.4 Courbes de calibration des données de fluorométrie avec les valeurs mesurées en laboratoire pour COSTEAU (a) 2, (b) 4 et (c) 6.

Dans le but de mener une analyse statistique visant à diviser les stations en sous-groupes, certains paramètres physiques ont été retenus pour caractériser au mieux la colonne d'eau. La plupart de ces paramètres ont directement été mesurés sur le profil, par ex. la température et la salinité de surface, alors que d'autres ont dû être calculés. Un de ces paramètres qui correspond à un indice de la stratification de la colonne d'eau a été obtenu en s'appuyant sur un patron dont on connaît la fonction (Fig. III.5).

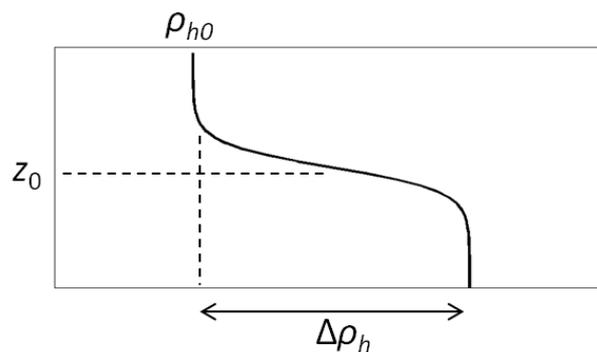


Figure III.5 Schéma conceptuel du patron qui sert de base pour déterminer l'intensité de la stratification dans la colonne d'eau.

La fonction suivante a été retenue :

$$Y = \rho_{h0} + \frac{\Delta\rho_h}{2} (1 + \tanh \alpha(z - z_0))$$

Le profil de densité a été découpé autour de la pycnocline, les paramètres ρ_{h0} , $\Delta\rho_h$ et z_0 sont directement issus du profil, seul le paramètre α est une variable. Pour définir la valeur de α , propre à chaque profil, on a utilisé le logiciel TableCurve qui va ajuster la variable α afin que le patron s'adapte le mieux possible au profil.

En dérivant la fonction décrite précédemment en fonction de z , on obtient:

$$Y' = \frac{\Delta\rho_h}{2} \alpha (1 - \tanh^2 \alpha(z - z_0))$$

ce qui donne pour $z = z_0$:

$$Y' = \frac{\Delta\rho_h}{2} \alpha$$

Y' est la valeur de la pente au point d'inflexion (z_0) qui correspond au centre de la pycnocline.

Cette valeur augmentera en fonction de l'intensité de la stratification.

Seuls les profils présentant une fréquence de Brunt-Väisälä supérieure à $1 \times 10^{-3} \text{ s}^{-2}$ ont suivi cette procédure. En effet, c'est au-delà de cette valeur que les profils de densité sont susceptibles de présenter une forme assimilable au patron. L'indice de stratification pour les autres profils a été estimé en mesurant la pente du profil de densité entre la surface et 70 m. La fréquence de Brunt-Väisälä qui correspond à un gradient de densité amélioré, se calcule en suivant la formule suivante :

$$N^2 = - \frac{g}{\rho} \frac{\Delta\rho}{\Delta z}$$

avec g : la gravité terrestre, ρ : la densité potentielle et z : la profondeur dans la colonne d'eau

La hauteur de la couche d'eau de mélange est définie lorsque la fréquence de Brunt-Väisälä franchit un seuil arbitrairement fixé à $0.2 \times 10^{-3} \text{ s}^{-2}$.

L'ensemble des analyses statistiques, qui amèneront à la définition des sous-régions, a été réalisé avec le logiciel de statistiques R (R Development Core Team 2011) ; `acp > dudi.pca PCK ade4` ; indice Davies-Bouldin `> index.DB PCK clusterSim` ; `clustering > kmeans PCK stats`).

III.3 Structures physiques

Les différentes campagnes sont présentées suivant un ordre chronologique saisonnier, bien que n'étant pas réalisées les mêmes années.

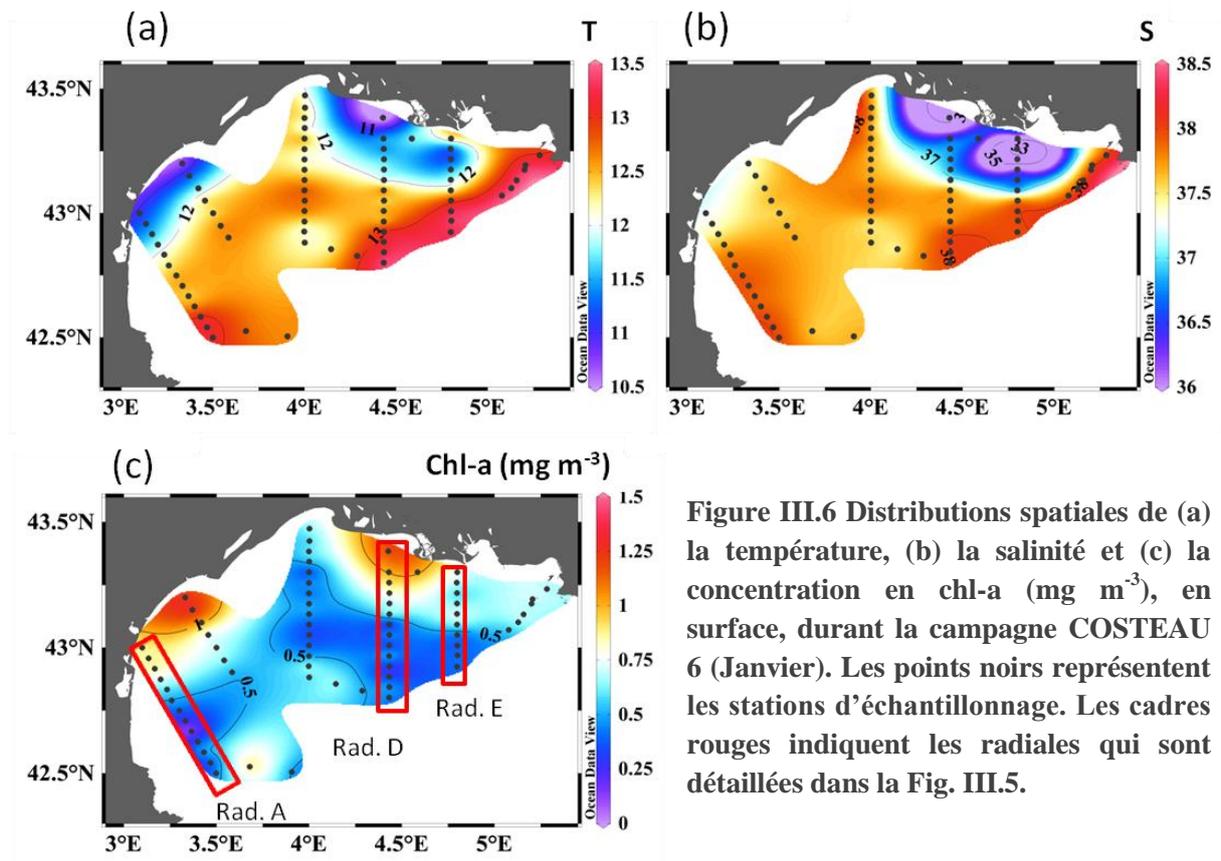


Figure III.6 Distributions spatiales de (a) la température, (b) la salinité et (c) la concentration en chl-a (mg m^{-3}), en surface, durant la campagne COSTEAU 6 (Janvier). Les points noirs représentent les stations d'échantillonnage. Les cadres rouges indiquent les radiales qui sont détaillées dans la Fig. III.5.

Le leg 1 de la campagne COSTEAU 6 s'est déroulé du 23 au 27 Janvier 2011. La distribution spatiale de la salinité de surface montre des eaux fortement dessalées en face de l'embouchure du Rhône et du petit Rhône avec des valeurs inférieures à 35 (Fig. III.6), et la zone d'influence des eaux fluviales caractérisée par une salinité inférieure à 37 s'étendant sur une trentaine de kilomètres au large des côtes. La salinité sur le reste du plateau, plutôt homogène, oscille entre 37.5 et 38. Le panache est caractérisé par des eaux fluviales plus froides que les eaux continentales à cette saison, deux cellules se trouvent en face des embouchures avec des températures de surface comprises entre 10 et 11.5 °C. Une autre source d'eau froide est

localisée dans la partie Ouest du golfe, collée à la côte. Les températures de surface les plus élevées se trouvent quant-à-elles dans la partie Est, le long du talus continental. La distribution de la chl-a en surface montre deux pics de concentration collés à la côte, situés dans la partie Ouest et Est du golfe avec des concentrations supérieures à 1.3 mg m^{-3} , les valeurs sur le plateau évoluent entre 0.5 et 0.7 mg m^{-3} . La colonne d'eau est parfaitement homogène tout le long de la radiale A située à l'Ouest du golfe (Fig. III.7). Un gradient côte/large amène la salinité de 37.5 à 38 et la température de 11 à 13 °C. La signature du panache du Rhône apparait en surface dans la radiale D, la zone d'influence s'étend jusqu'à 30 km des côtes. Sous cette couche, les eaux sont légèrement plus salées vers le large. Un gradient plus net en température sépare les eaux hauturières des eaux continentales. Une goutte d'eau froide inférieure à 12 °C s'étale en dessous du panache jusqu'au fond. La radiale E se situe à l'Est du golfe, elle est centrée sur l'embouchure du Rhône, la position du panache et de sa zone d'influence sont similaires à la radiale précédente. La salinité et la température sont homogènes en dessous du panache, les valeurs sont proches des eaux dites du large. Les radiales B, C et F sont montrées en annexe (Fig. A.2). Des structures sont présentes dans les radiales B et C avec des alternances entre des eaux froides et peu salées avec de eaux plus chaudes et plus salées, la radiale F montre une distribution de la température et de la salinité plutôt homogène.

Le leg 1 de la campagne COSTEAU 4 s'est déroulé du 27 Avril au 2 Mai 2010. Les eaux de surface présentent une salinité inférieure à 37 sur une large zone du plateau continental (Fig. III.8), relatant l'influence des eaux du Rhône, seules les parties Sud-Est et Nord-Est ne sont pas touchées. Le panache en lui-même reste collé à la côte, une deuxième cellule apparaît cependant un peu plus au large légèrement décalée vers l'ouest. Les eaux du Rhône, plus chaudes à cette époque de l'année, s'étendent sur une zone équivalente à celle décrite précédemment en salinité. Les eaux les plus froides se trouvent à l'extrême Est et au Nord-Est du golfe. Les maxima en chl-a de surface sont corrélés avec la zone d'influence du Rhône, les valeurs montent jusqu'à 2.5 mg m^{-3} , tandis qu'au centre du plateau les concentrations sont en dessous de 0.5 mg m^{-3} .

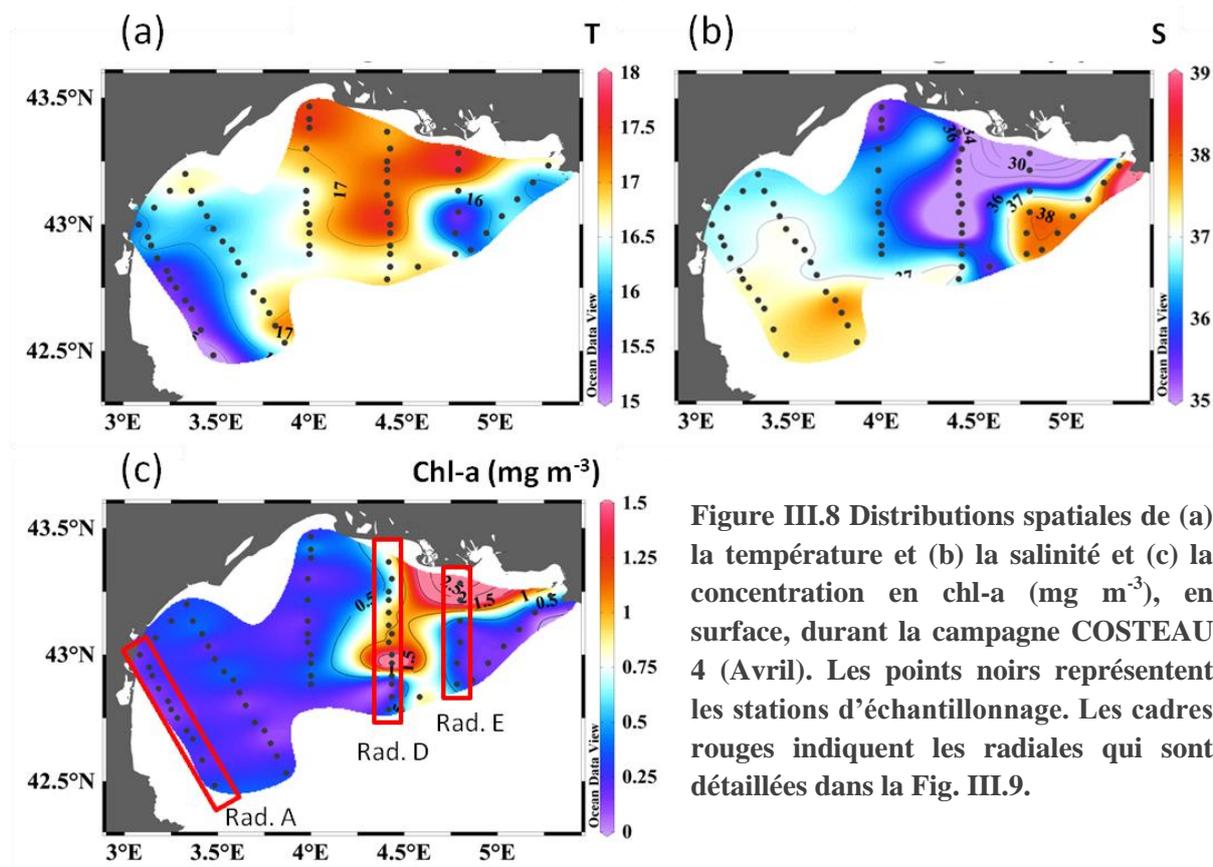


Figure III.8 Distributions spatiales de (a) la température et (b) la salinité et (c) la concentration en chl-a (mg m^{-3}), en surface, durant la campagne COSTEAU 4 (Avril). Les points noirs représentent les stations d'échantillonnage. Les cadres rouges indiquent les radiales qui sont détaillées dans la Fig. III.9.

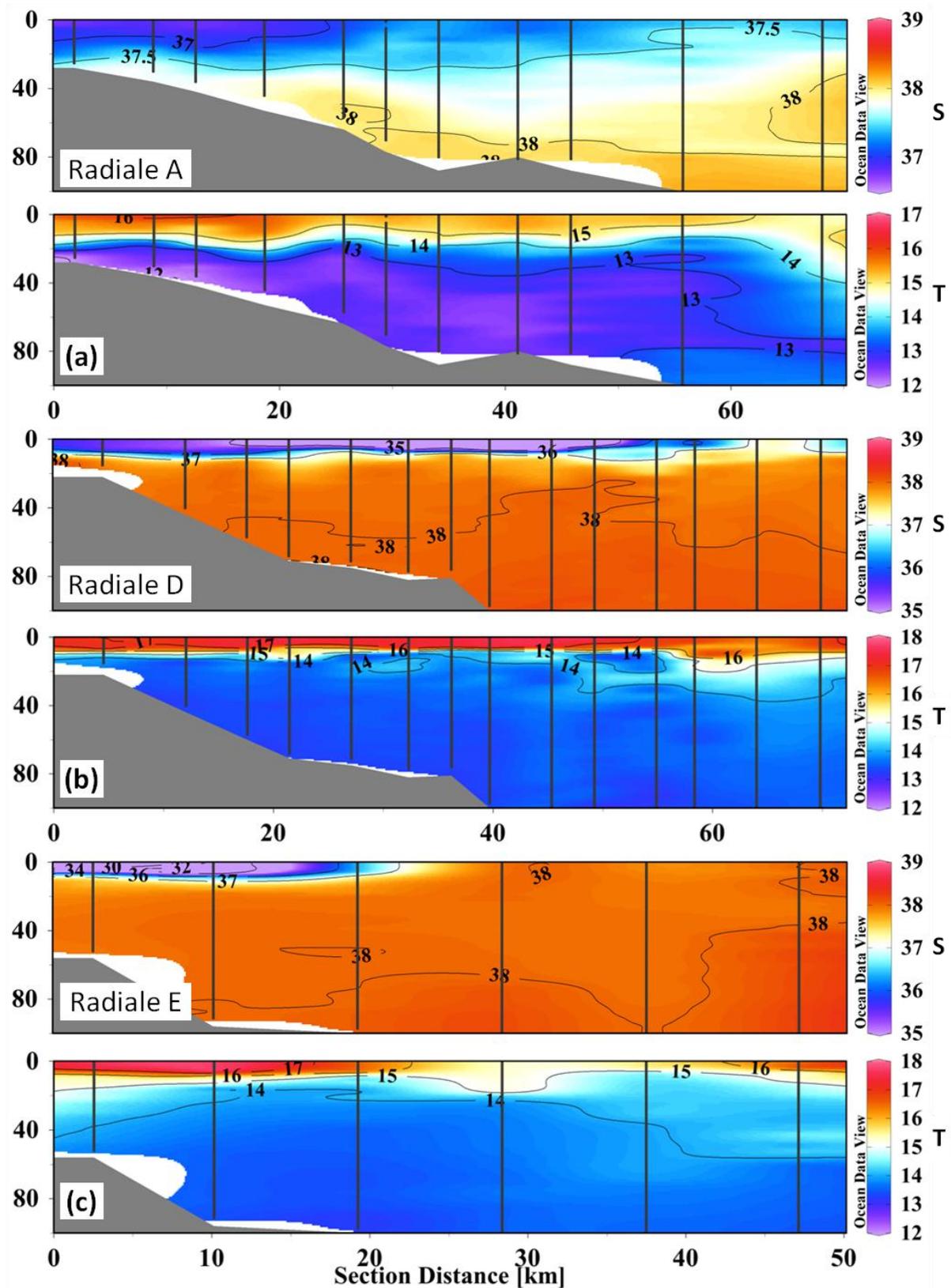


Figure III.9 Distributions verticales de la salinité (S) et de la température (T) le long des radiales (a) A, (b) D et (c) E, durant COSTEAU 4 (Avril). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée sur une des cartes de la Fig. III.8.

Les profils de salinité le long de la radiale A montrent une distribution plutôt homogène avec un léger gradient surface/fond de 37 à 38 (Fig. III.9). Une thermocline apparaît aux alentours de 15-20 m, les eaux passent de 16 °C en surface à 12.5 °C en profondeur. Le panache du Rhône émerge dans la radiale D. Il est caractérisé par une salinité inférieure à 35 et se situe légèrement en retrait de la côte mais s'étend sur une large partie de la radiale. La salinité est homogène en dessous du panache. La thermocline est marquée, et est centrée autour de 10 m de profondeur, les eaux sont à 17 °C en surface et 13.5 °C en profondeur. L'influence du Rhône en face de son embouchure s'étend sur 20 km, la signature des eaux indique une salinité inférieure à 37 et une température supérieure à 17 °C. Les eaux en profondeur sont relativement homogènes avec une salinité autour de 38 et une température à 13.5 °C. Les radiales B, C et F sont montrées en annexe (Fig. A.3). Les radiales B et C sont proches de la radiale A, avec cependant une stratification de la colonne d'eau qui s'accroît au fur et à mesure qu'on se rapproche de l'embouchure du Rhône. La radiale F montre une thermocline peu marquée en comparaison avec les autres radiales, et on ne distingue pas d'halocline.

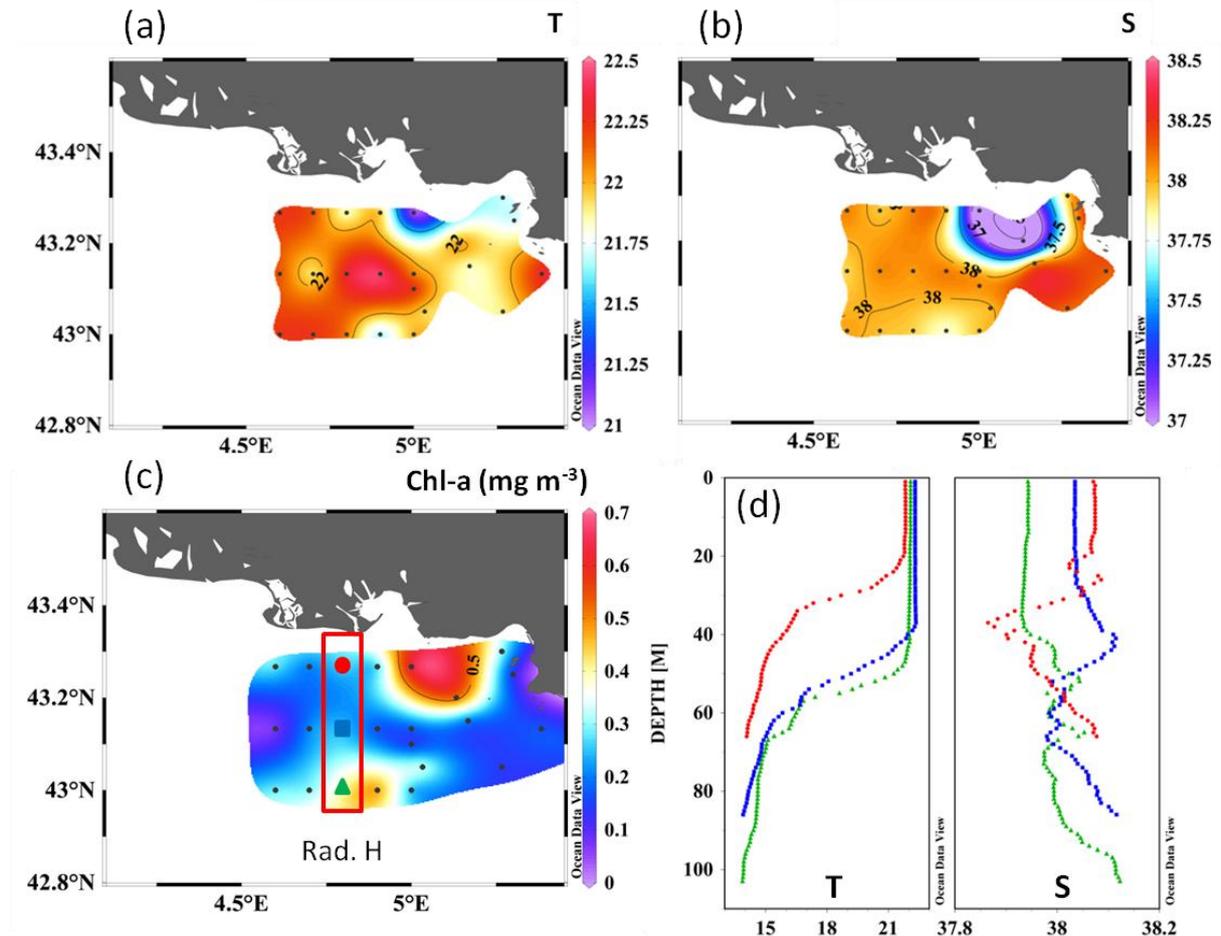


Figure III.10 Distributions spatiales de (a) la température, (b) la salinité et (c) la concentration en chl-a (mg m^{-3}), en surface, durant la campagne COSTEAU 2 (Octobre). Les points noirs représentent les stations d'échantillonnage. (d) Profils verticaux de température et salinité pour la radiale indiquée par le cadre rouge.

Le leg 1 de la campagne COSTEAU 2 a pris place du 3 au 7 Octobre 2009. La zone échantillonnée est centrée sur la partie Nord-Est du golfe. La température de surface évolue de 21 à 22.5 °C et la salinité de 36.5 à 38 (Fig. III.10). Une influence potentielle du Rhône apparaît au Nord de la zone d'étude. C'est dans cette zone que l'on trouve le maximum de chl-a de surface autour de 0.6 mg m^{-3} . La radiale H, qui correspond à la radiale E des campagnes COSTEAU 4 et 6, montre une distribution de la salinité homogène le long de la colonne d'eau et une thermocline marquée qui s'enfonce au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la côte (Fig. III.10d).

III.4 Distribution du zooplancton et de la chl-a

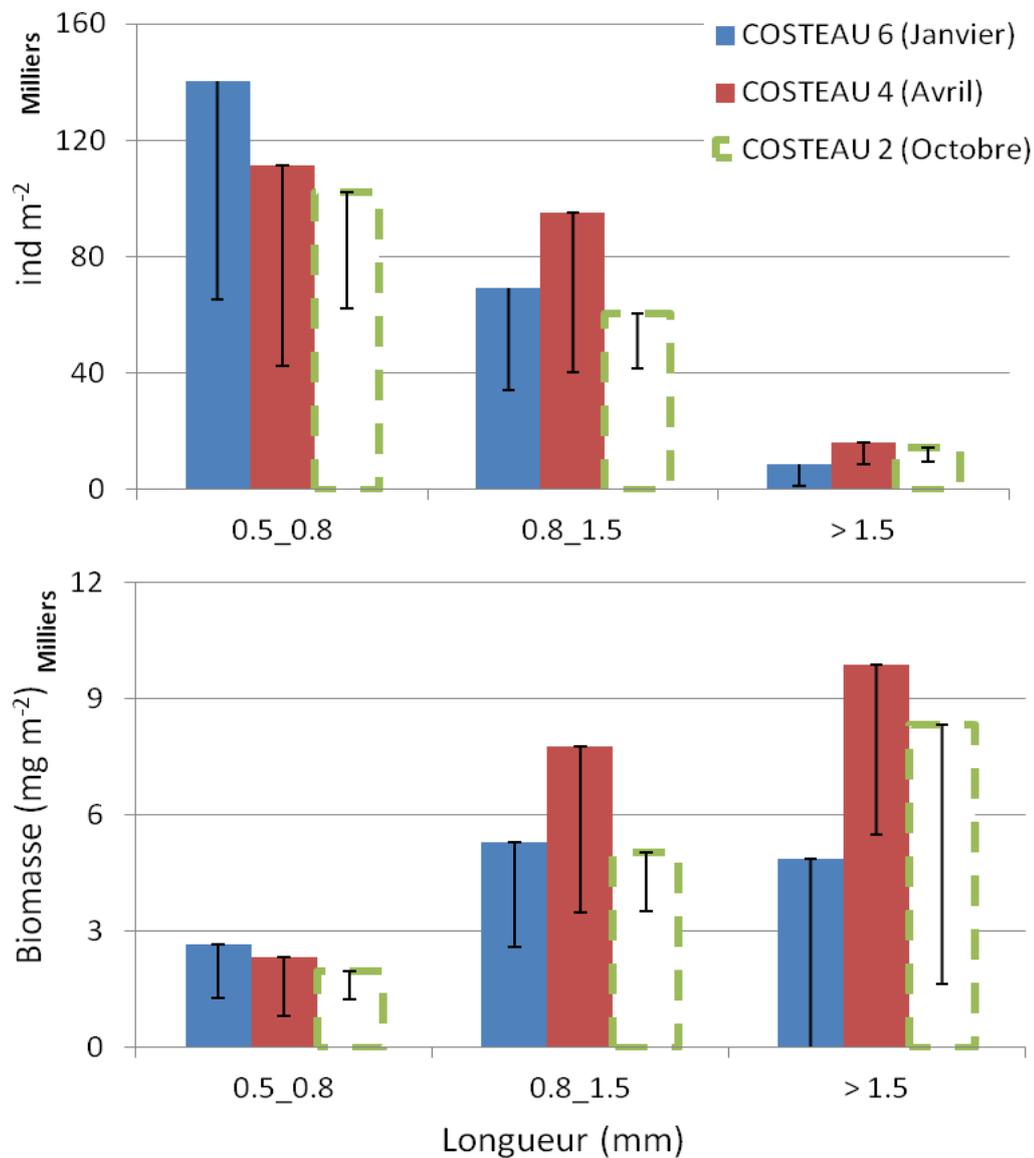


Figure III.11 Moyennes des abondances et des biomasses zooplanctoniques (organismes > 300 µm d'ESD traités au ZooScan / ZooProcess) intégrées sur la colonne d'eau pour 3 groupes de taille, durant COSTEAU 6, 4 et 2. Les écarts types sont représentés. Les valeurs pour COSTEAU 2 sont à prendre avec précaution car elles ne sont pas représentatives de la même zone géographique que COSTEAU 4 et 6 (voir Fig. III.3).

Trois groupes de taille ont été définis en considérant des critères taxonomiques pour étudier l'abondance et la biomasse moyenne du mésozooplancton intégrées sur l'ensemble du golfe pour COSTEAU 2, 4 et 6 (Fig. III.11). Le tri des vignettes, issues du ZooScan / ZooProcess

(> 300 μm d'ESD), avec le Plankton Identifier nous assure que seul le zooplancton est pris en compte. En adéquation avec les critères taxonomiques, la taille est donnée en longueur totale dans cette figure, la fonction pour passer de la longueur totale à la taille en ESD est la suivante : $L_{Tot} = L_{ESD} * \sqrt{Ratio}$ où *Ratio* représente le rapport entre la longueur et la largeur d'un individu moyen (3 dans notre étude). L'abondance intégrée du petit mésozooplancton domine la distribution. Elle est plus importante pour COSTEAU 6 que pour COSTEAU 4, mais cette disposition s'inverse pour le moyen et le grand mésozooplancton. *A contrario*, la biomasse est dominée par le grand mésozooplancton, résultant en une biomasse plus élevée pour COSTEAU 4 que COSTEAU 6. L'abondance et la biomasse du zooplancton pour COSTEAU 2 sont difficilement comparables avec celles des deux autres campagnes puisque la zone d'échantillonnage n'est pas la même. Les résultats montrent cependant un patron similaire avec une décroissance de l'abondance et une augmentation de la biomasse, vers les individus de grandes tailles.

Durant la campagne COSTEAU 6, les zones de fortes abondances de particules (> 100 μm d'ESD, vivant plus non vivant) sont essentiellement côtières (Fig. III.12). Le gradient côte/large est marqué et les valeurs passent de 200×10^3 particules m^{-3} à 30×10^3 particules m^{-3} sur le plateau continental. La distribution des organismes (>300 μm d'ESD) suit la même tendance mais le gradient est moins marqué : l'abondance atteint 8000 ind m^{-3} en moyenne près des côtes et tourne autour de 2000 ind m^{-3} sur le plateau. Deux autres zones présentant de fortes concentrations apparaissent au milieu de la radiale A et dans la baie de Marseille (F1). La distribution de la chl-a, intégrée de 100 m ou du fond à la surface, montre deux pics de concentration collés à la côte dans la partie Ouest et Est du golfe avec des valeurs supérieures à 1.3 mg m^{-3} . Les valeurs sur le plateau évoluent entre 0.4 et 0.6 mg m^{-3} . La concentration en

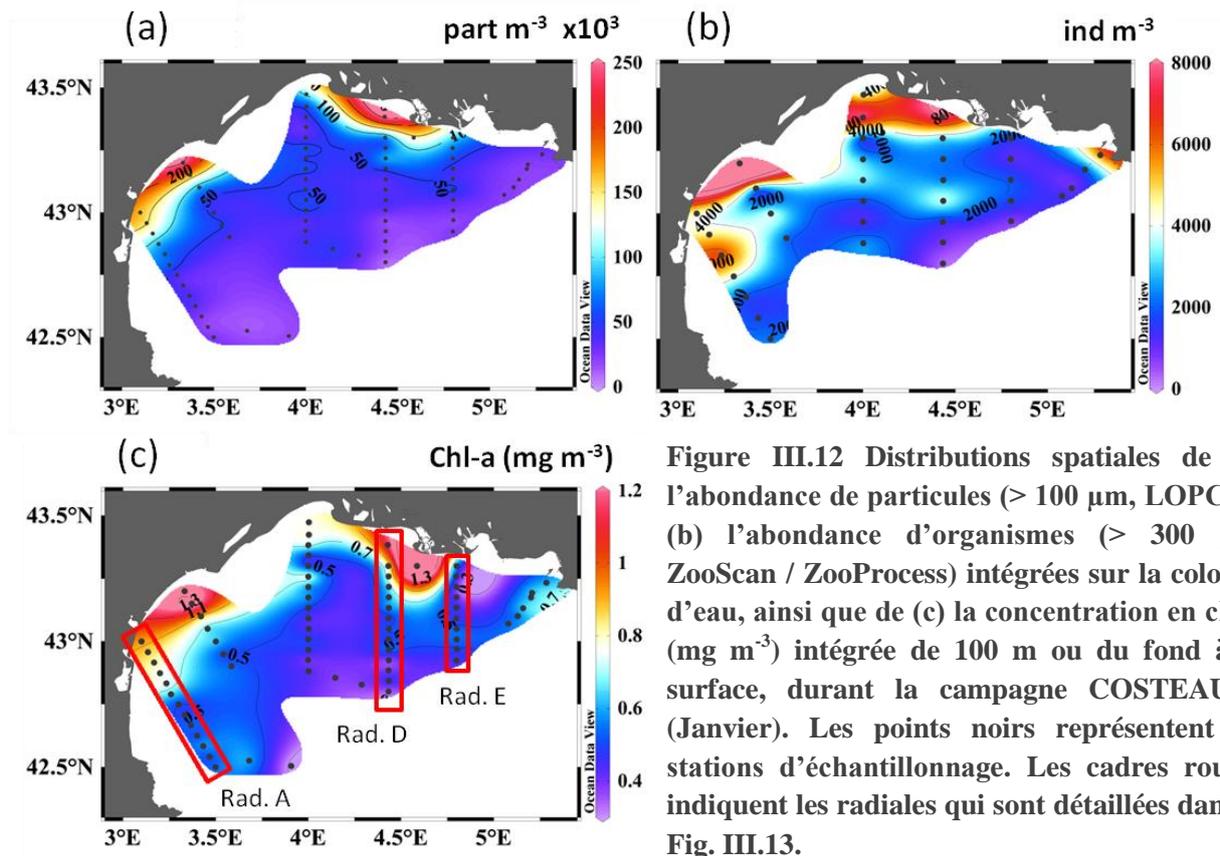


Figure III.12 Distributions spatiales de (a) l'abondance de particules (> 100 μm , LOPC) et (b) l'abondance d'organismes (> 300 μm , ZooScan / ZooProcess) intégrées sur la colonne d'eau, ainsi que de (c) la concentration en chl-a (mg m^{-3}) intégrée de 100 m ou du fond à la surface, durant la campagne COSTEAU 6 (Janvier). Les points noirs représentent les stations d'échantillonnage. Les cadres rouges indiquent les radiales qui sont détaillées dans la Fig. III.13.

chl-a est homogène sur la verticale le long de la radiale A. Un gradient côte/large amène les valeurs de 1 à 0.5 mg m^{-3} (Fig. III.13). Les structures sont identiques pour la distribution des particules : les concentrations passent de 150×10^3 particules m^{-3} à la côte, pour 25×10^3 particules m^{-3} au large. Le long de la radiale D, des fortes concentrations en chl-a apparaissent en sub-surface à 10-20 m de profondeur, cette couche semble s'amorcer à la côte avec des valeurs maximales à 1.3 mg m^{-3} , puis s'arrête en milieu de radiale avec des valeurs autour de 0.8 mg m^{-3} . En dehors de cette couche, la concentration en chl-a avoisine les 0.5 mg m^{-3} . Les maxima de particules sont concentrés dans une fine couche en sub-surface où l'abondance atteint 300×10^3 particules m^{-3} . Les valeurs en dehors de cette couche évoluent entre 20×10^3 et 50×10^3 particules m^{-3} . La radiale E située en face de l'embouchure du Rhône ne montre pas de fortes valeurs en chl-a, les maximums situés en surface atteignent les 0.8 mg m^{-3} , et la moyenne dans le reste de la radiale est aux alentours de 0.5 mg m^{-3} . La distribution

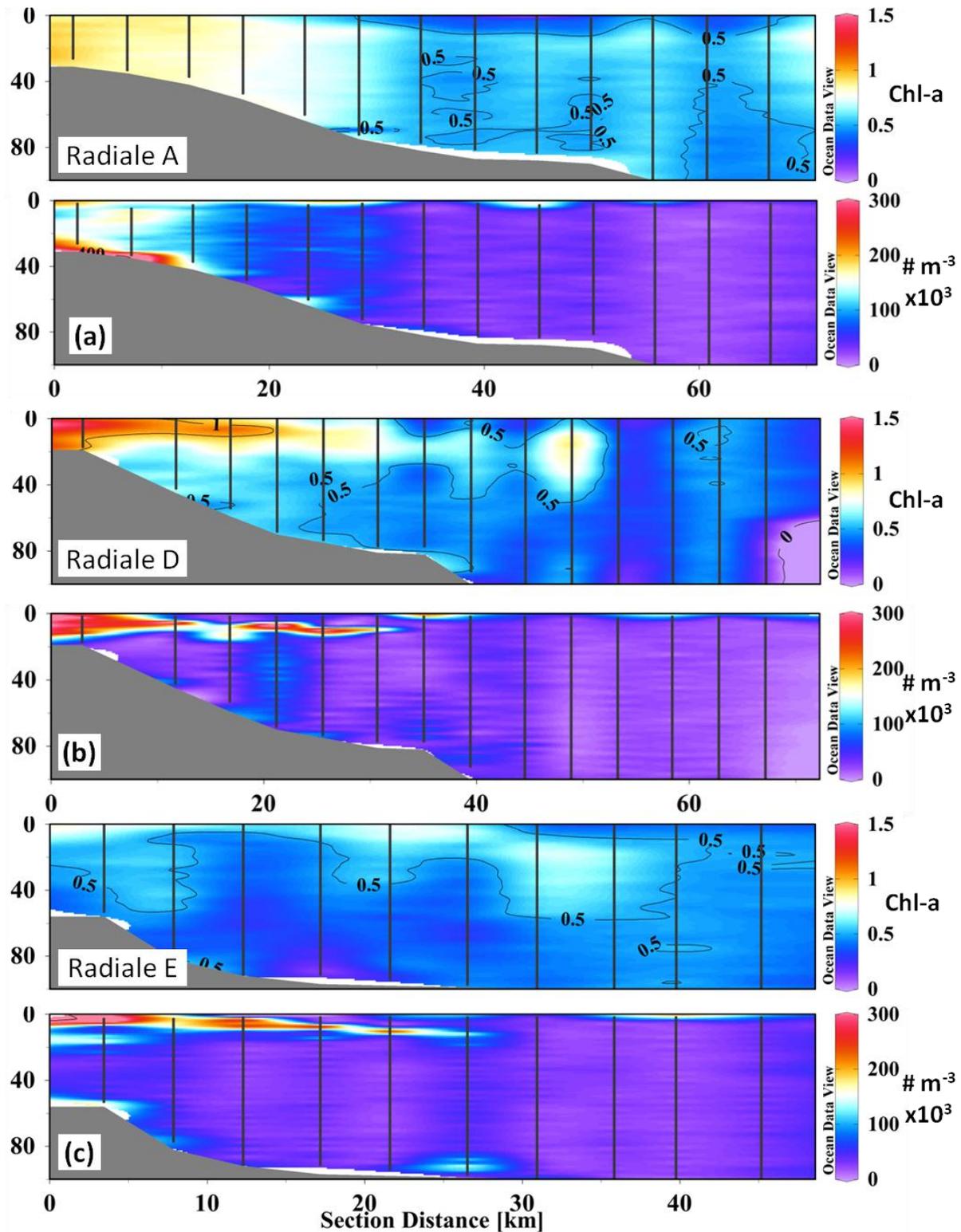


Figure III.13 Distributions verticales de la chl-a (mg m^{-3} , en haut) et des particules (> 100 μm , LOPC, en bas) le long des radiales (a) A, (b) D et (c) E, durant COSTEAU 6 (Janvier). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée sur une des cartes de la Fig. III.12.

des particules le long de cette radiale est ressemblante à celle de la radiale précédente avec de fortes abondances concentrées sur une fine couche située entre 5 et 15 m de profondeur et un niveau ambiant plus bas entre 20×10^3 et 50×10^3 particules m^{-3} . Les radiales B, C et F sont montrées en annexe (Fig. A.4). La radiale C montre des distributions homogènes similaires à la radiale A, alors que la radiale B montre des concentrations en chl-a et en particules importantes à la côte. Aucune structure n'apparaît dans la radiale F, les valeurs moyennes en chl-a oscillent autour de 0.5 mg m^{-3} .

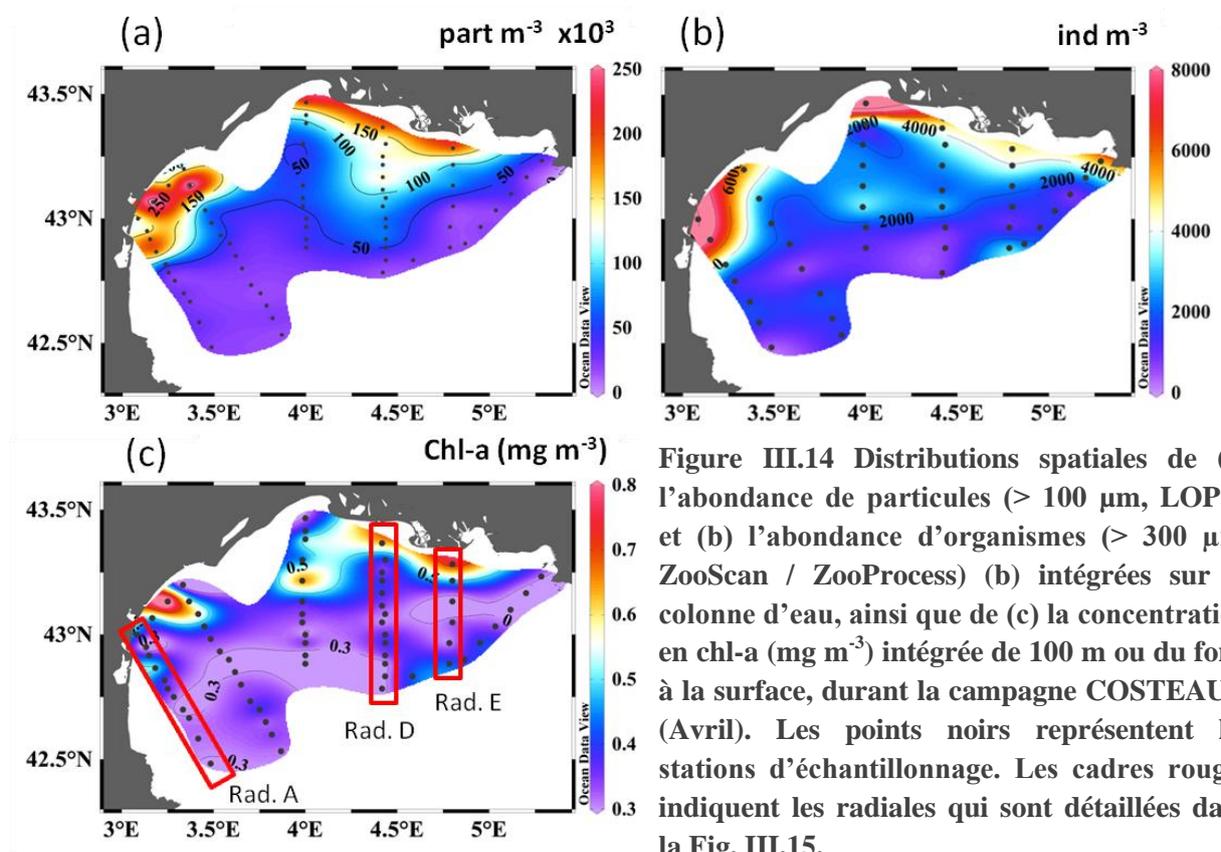


Figure III.14 Distributions spatiales de (a) l'abondance de particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC) et (b) l'abondance d'organismes ($> 300 \mu\text{m}$, ZooScan / ZooProcess) (b) intégrées sur la colonne d'eau, ainsi que de (c) la concentration en chl-a (mg m^{-3}) intégrée de 100 m ou du fond à la surface, durant la campagne COSTEAU 4 (Avril). Les points noirs représentent les stations d'échantillonnage. Les cadres rouges indiquent les radiales qui sont détaillées dans la Fig. III.15.

Pour la campagne COSTEAU 4, la distribution des particules intégrées sur la colonne d'eau est principalement côtière (Fig. III.14), en effet les concentrations les plus importantes sont réparties le long du littoral avec des maxima atteints dans l'Ouest du golfe avec 250×10^3 particules m^{-3} . Sur le plateau, les abondances sont au-dessus de 50×10^3 particules m^{-3} en face de l'embouchure du Rhône et aux alentours de 25×10^3 particules m^{-3} ailleurs. La distribution

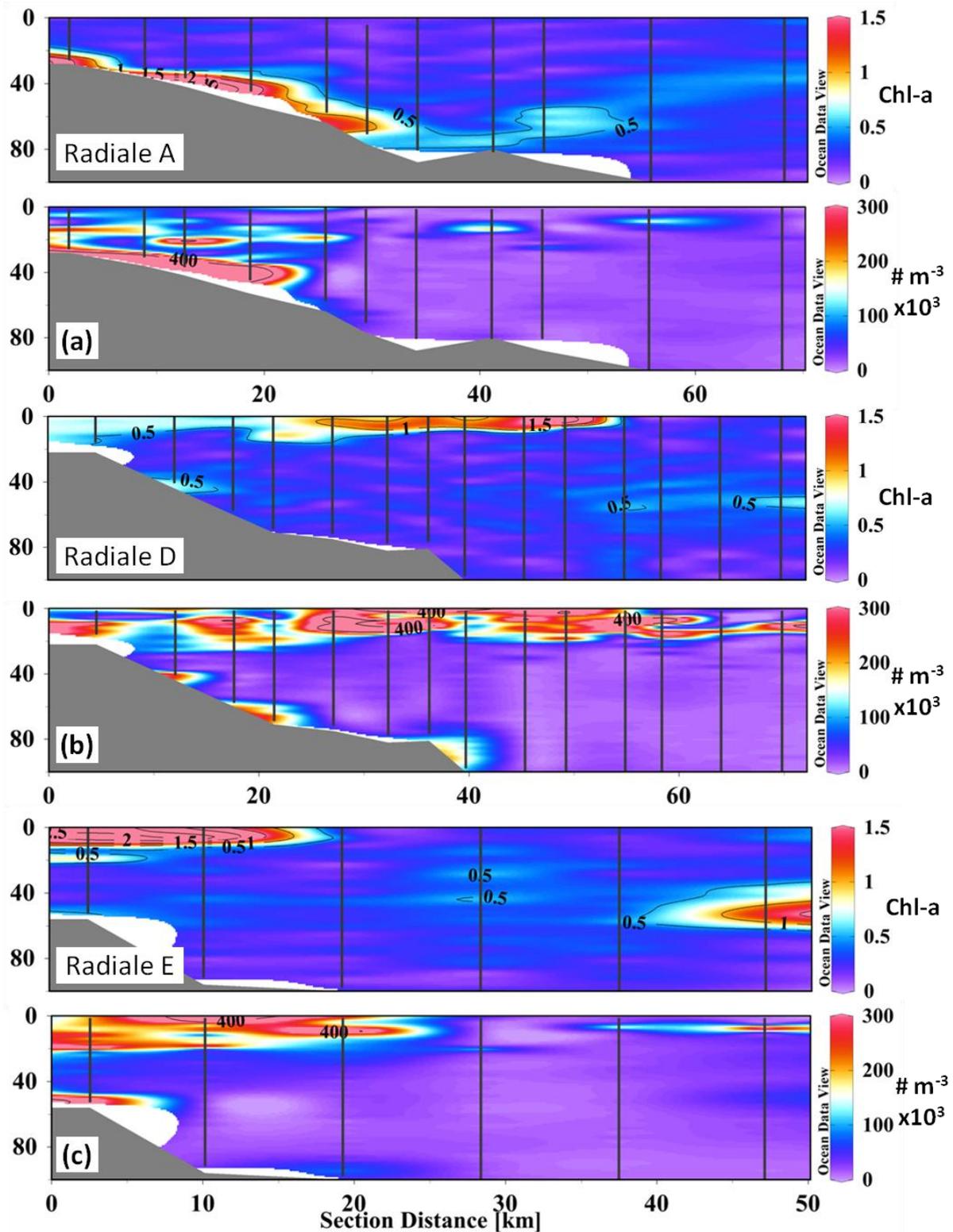


Figure III.15 Distributions verticales de la chl-a (mg m^{-3} , en haut) et des particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC, en bas) le long des radiales (a) A, (b) D et (c) E, durant COSTEAU 4 (Avril). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée sur une des cartes de la Fig. III.14.

des organismes montre des patrons similaires, avec dans la partie Sud du plateau des valeurs évoluant autour de 1000 ind m^{-3} qui augmentent graduellement en se rapprochant des côtes pour atteindre 8000 ind m^{-3} . Les maxima de chl-a sont très localisés durant cette campagne avec des valeurs atteignant 0.8 mg m^{-3} , mais au centre du plateau les concentrations sont parfois en dessous de 0.3 mg m^{-3} . La radiale A est située à l'Ouest du golfe, les maxima de chl-a et de particules se situent sur le fond dans la zone côtière (Fig. III.15). Les valeurs sont importantes, $400 \times 10^3 \text{ particules m}^{-3}$ et 2 mg m^{-3} de chl-a. Pour la radiale D, le phytoplancton se développe principalement en surface au milieu du plateau avec des valeurs avoisinant les 1.5 mg m^{-3} . Les maxima de particules sont en sub-surface, la couche s'épaissit à l'approche du maximum en chl-a, avec des valeurs là aussi importantes, autour de $400 \times 10^3 \text{ particules m}^{-3}$. Devant l'embouchure du Rhône, la radiale E montre des maxima de particules et de chl-a corrélés avec le panache, la chl-a atteint quasiment 3 mg m^{-3} et la densité de particules $400 \times 10^3 \text{ particules m}^{-3}$. Les radiales B, C et F sont montrées en annexe (Fig. A.5). Les radiales B et C montrent une position différente pour le pic de chl-a qui est située en profondeur et le maximum de particules situé en sub-surface. La radiale F montre des distributions sans maxima distinct.

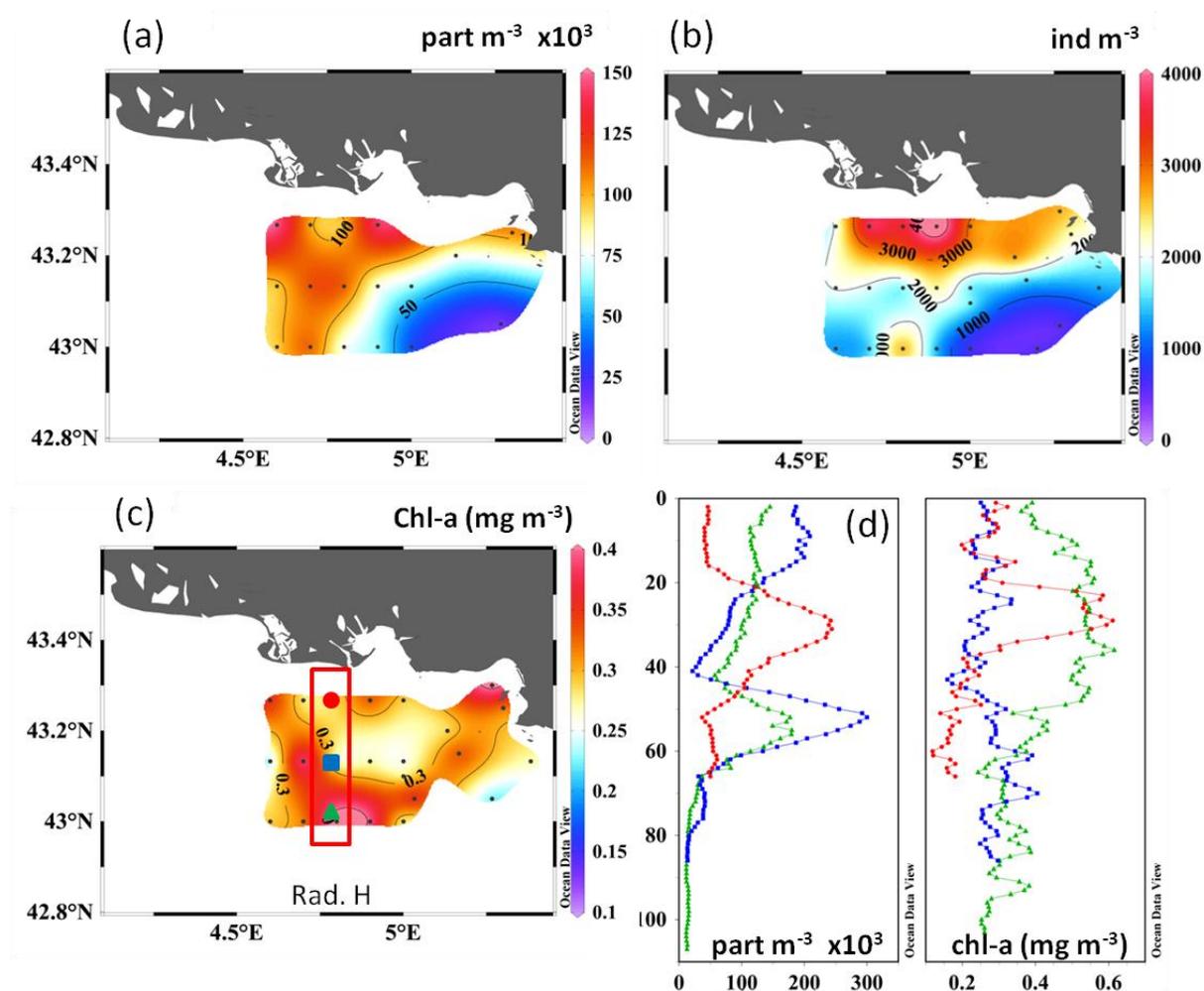


Figure III.16 Distributions spatiales de (a) l'abondance de particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC) et (b) l'abondance d'organismes ($> 300 \mu\text{m}$, ZooScan / ZooProcess) intégrées sur la colonne d'eau, ainsi que de (c) la concentration en chl-a (mg m^{-3}) intégrée de 100 m ou du fond à la surface, durant la campagne COSTEAU 2 (Octobre). Les points noirs représentent les stations d'échantillonnage. (d) Profils verticaux de particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC) et chl-a pour la radiale indiquée par le cadre rouge.

Durant COSTEAU 2, les distributions spatiales des particules et des organismes montrent des patrons similaires avec des zones de faibles densités au Sud-Est (Fig. III.16), en dessous de $50 \times 10^3 \text{ part m}^{-3}$ et 1000 ind m^{-3} . Les valeurs maximales sont plutôt faibles. La distribution spatiale en chl-a est sensiblement homogène sur la zone d'étude, elle tourne autour de 0.3 mg m^{-3} . Les profils verticaux d'abondance de particules sont différents aux 3 stations mais présentent tous un pic à différentes profondeurs. Le pic de la station côtière est corrélé avec le maximum de chl-a, les autres profils de chl-a sont plutôt homogènes.

III.5 Définition de sous-régions

Dans le but de déterminer des sous-régions homogènes au sein du golfe du Lion, plusieurs tests statistiques ont été menés sur un jeu de données constitué de paramètres physiques et biologiques. La procédure statistique utilisée est présentée par Planque et al. (2004). Les paramètres physiques utilisés pour caractériser la colonne d'eau sont la température et la salinité de surface, la hauteur de la couche de mélange, la densité potentielle à 100 m de profondeur et un indice de stratification de la colonne d'eau détaillé au paragraphe III.2. Les données biologiques sont composées de la chl-a intégrée, de l'abondance de particules pour trois classes de tailles (0.1 à 0.3 mm, 0.3 à 0.5 mm et au-dessus de 0.5 mm) et de la pente des spectres de biomasse normalisée (NBSS) dont le calcul est expliqué au paragraphe I.5. L'analyse s'est déroulée en trois étapes : la première étape consiste à mener une analyse en composantes principales (ACP), la deuxième à déterminer le nombre pertinent de sous-régions à définir, et la troisième à réaliser des regroupements (clustering) à partir des variables définies par l'ACP. Cette procédure statistique a été réalisée indépendamment sur les données des campagnes COSTEAU 4 et 6 pour éviter que la variabilité inter-campagne de certains paramètres, comme la température de surface, ne fausse la définition des sous-groupes, l'idée étant ici de délimiter des régions susceptibles d'évoluer en fonction des caractéristiques saisonnières. Les résultats pour la campagne COSTEAU 2 ne seront pas présentés puisque la zone géographique couverte, plus restreinte que pour les campagnes 4 et 6, implique une distribution des variables physiques plutôt homogène, et par conséquent la définition des axes est uniquement tirée par les paramètres biologiques. La variance expliquée par les 3 premières composantes pour COSTEAU 6 est de 82.7% ([Tableau III.2](#)). Les résultats de l'ACP pour l'axe 1 montrent une corrélation négative entre d'un côté la profondeur de la couche de mélange et la température de surface et de l'autre l'abondance des petites et moyennes particules. Sur l'axe 2, l'indice de stratification et la salinité de surface sont

Tableau III.2 Coordonnées des variables sur les axes 1 et 2 pendant COSTEAU 6. Les valeurs en italique sont les plus significatives. Le pourcentage de la variance expliquée par chaque composante est précisé entre parenthèses (Z_ML : profondeur de la couche de mélange, Rho_grad : indice de stratification, t_0 : température de surface, Sal_0 : salinité de surface, rho_b : densité potentielle à 100 m, chla_int : chl-a intégrée, X0.1_0.3mm : abondance des particules entre 0.1 et 0.3 mm, Slope NBSS : pente du spectre de biomasse normalisée).

	PC1(44.5%)	PC2(24.7%)	PC3(13.5%)
Z_ML	<i>0.79</i>	-0.16	-0.39
Rho_grad	-0.51	<i>0.76</i>	0.06
Temp_0	<i>0.89</i>	0.03	-0.16
Sal_0	0.66	-0.65	-0.16
rho_b	0.13	0.38	<i>0.72</i>
chla_int	-0.67	-0.55	-0.12
X0.1_0.3mm	-0.84	-0.47	-0.09
X0.3_0.5mm	-0.89	-0.03	-0.32
X0.5mm	-0.40	0.59	-0.59
Slope NBSS	0.46	<i>0.65</i>	-0.39

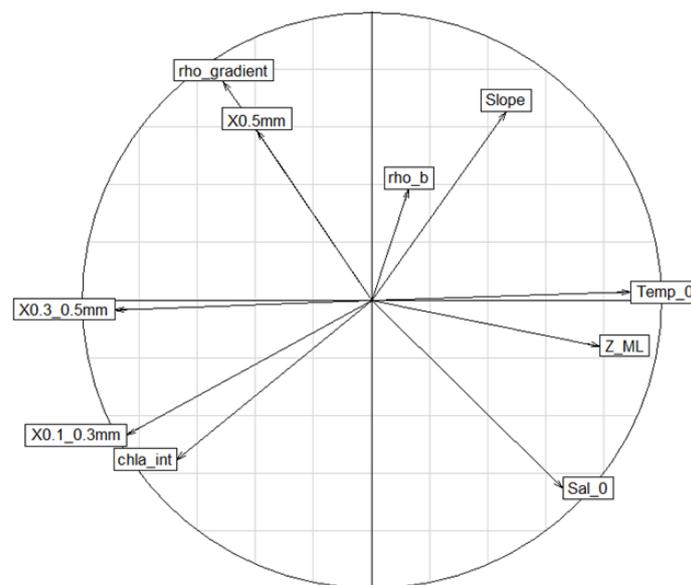


Figure III.17 Cercle de corrélation tracé dans le plan formé par les composantes 1 et 2 pendant COSTEAU 6, la définition des sigles est donnée dans la légende du Tableau III.2.

logiquement opposés, on remarque aussi que la pente du spectre de biomasse normalisée est moins marquée lorsque la stratification augmente. Trois tendances principales se dégagent dans le cercle de corrélation composé des axes 1 et 2 (Fig. III.17), l'importance de la stratification de la colonne d'eau corrélée positivement avec l'abondance de grosses

particules, l'abondance des petite particules avec la concentration en chl-a et enfin une distribution opposée entre la température de surface et l'abondance des moyennes particules.

Pour COSTEAU 4 la variance expliquée par les 3 premières composantes atteint 75.4%

(Tableau III.3).

Tableau III.3 Coordonnées des variables sur les axes 1 et 2 pendant COSTEAU 4. Les valeurs en italique sont les plus significatives. Le pourcentage de la variance expliquée par chaque composante est précisé entre parenthèses (*Z_ML* : profondeur de la couche de mélange, *Rho_grad* : indice de stratification, *t_0* : température de surface, *Sal_0* : salinité de surface, *rho_b* : densité potentielle à 100 m, *chla_int* : chl-a intégrée, *X0.1_0.3mm* : abondance des particules entre 0.1 et 0.3 mm, *Slope NBSS* : pente du spectre de biomasse normalisée).

	PC1(43.9%)	PC2(19.9%)	PC3(11.6%)
<i>Z_ML</i>	0.50	0.24	<i>0.54</i>
<i>Rho_grad</i>	-0.75	0.45	-0.29
<i>Temp_0</i>	-0.78	0.30	-0.22
<i>Sal_0</i>	<i>0.82</i>	-0.37	0.28
<i>rho_b</i>	0.44	0.00	<i>-0.57</i>
<i>chla_int</i>	-0.39	<i>-0.56</i>	-0.02
<i>X0.1_0.3mm</i>	-0.70	<i>-0.62</i>	0.06
<i>X0.3_0.5mm</i>	<i>-0.86</i>	-0.26	0.29
<i>X0.5mm</i>	<i>-0.80</i>	0.12	0.43
<i>Slope NBSS</i>	-0.03	<i>0.85</i>	0.25

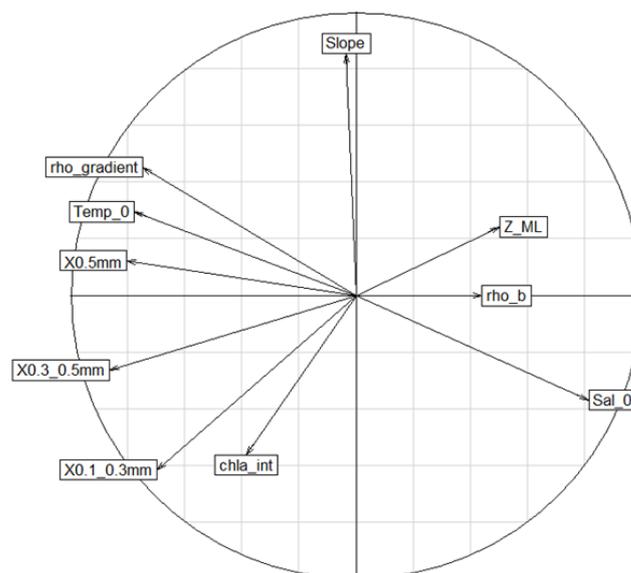


Figure III.18 Cercle de corrélation tracé dans le plan formé par les composantes 1 et 2 pendant COSTEAU 4, la définition des sigles est donnée dans la légende du Tableau III.3.

Sur la première composante principale, l'indice de stratification, la température de surface et l'abondance des petites et moyennes particules sont négativement corrélés avec la salinité de surface (Fig. III.18). La position des paramètres sur l'axe 2 témoigne d'une corrélation positive entre le chl-a et l'abondance des petites particules, mais négative avec la pente des spectres de biomasse normalisée. Le cercle de corrélation, dans le plan formé par les axes 1 et 2, montre deux regroupements déjà présents pour COSTEAU 6, la stratification dans la colonne d'eau est corrélée avec l'abondance de grosses particules et l'abondance des petites particules évolue parallèlement à la concentration en chl-a.

L'indice de Davies-Bouldin (Davies & Bouldin 1979) permet de déterminer, à partir d'un jeu de données, le nombre de sous-ensembles le plus pertinent à définir, afin que ces sous-ensembles soient le plus homogènes possible. Pour déterminer le nombre juste de sous-ensembles, il faut suivre l'évolution de l'indice pour plusieurs nombres de sous-ensembles, puis sélectionner le nombre qui correspond à la valeur de l'indice la plus basse.

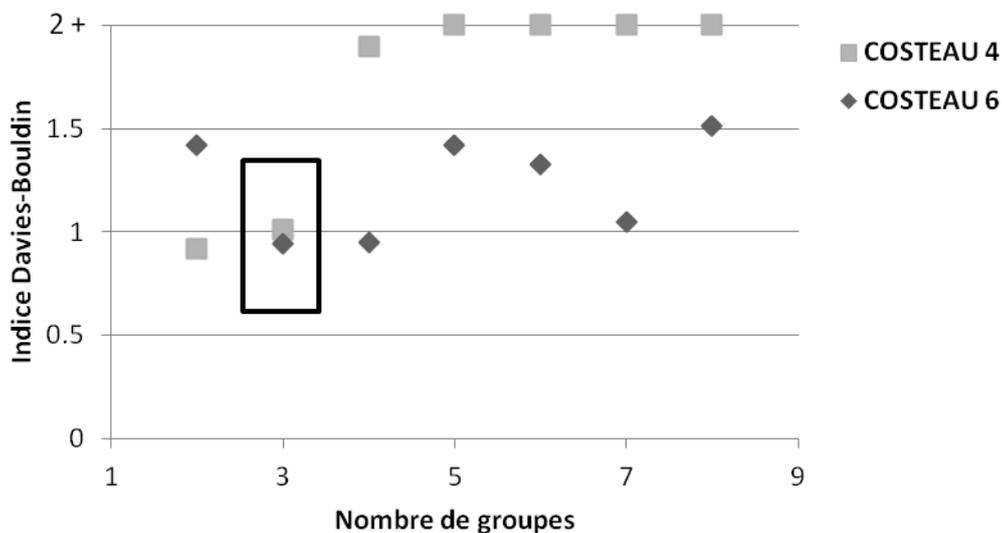


Figure III.19 Evolution de l'indice de Davies-Bouldin en fonction du nombre de groupes défini par le clustering. Le cadre noir entoure la valeur retenue.

Pour les données de COSTEAU 6, le nombre qui donne la valeur la plus basse est 3, alors que pour COSTEAU 4, les nombres 2 et 3 donnent les meilleurs résultats avec des valeurs sensiblement équivalentes (Fig. III.19). Le nombre 3 a été retenu pour les 2 campagnes afin de pouvoir comparer plus facilement les sous-régions par la suite.

Pour la dernière étape, un « clustering » a été appliqué aux sorties de l'ACP en considérant le nombre adéquat de groupes à définir. Les stations ont ensuite été reportées sur la carte pour recréer la distribution spatiale des 3 zones nouvellement définies.

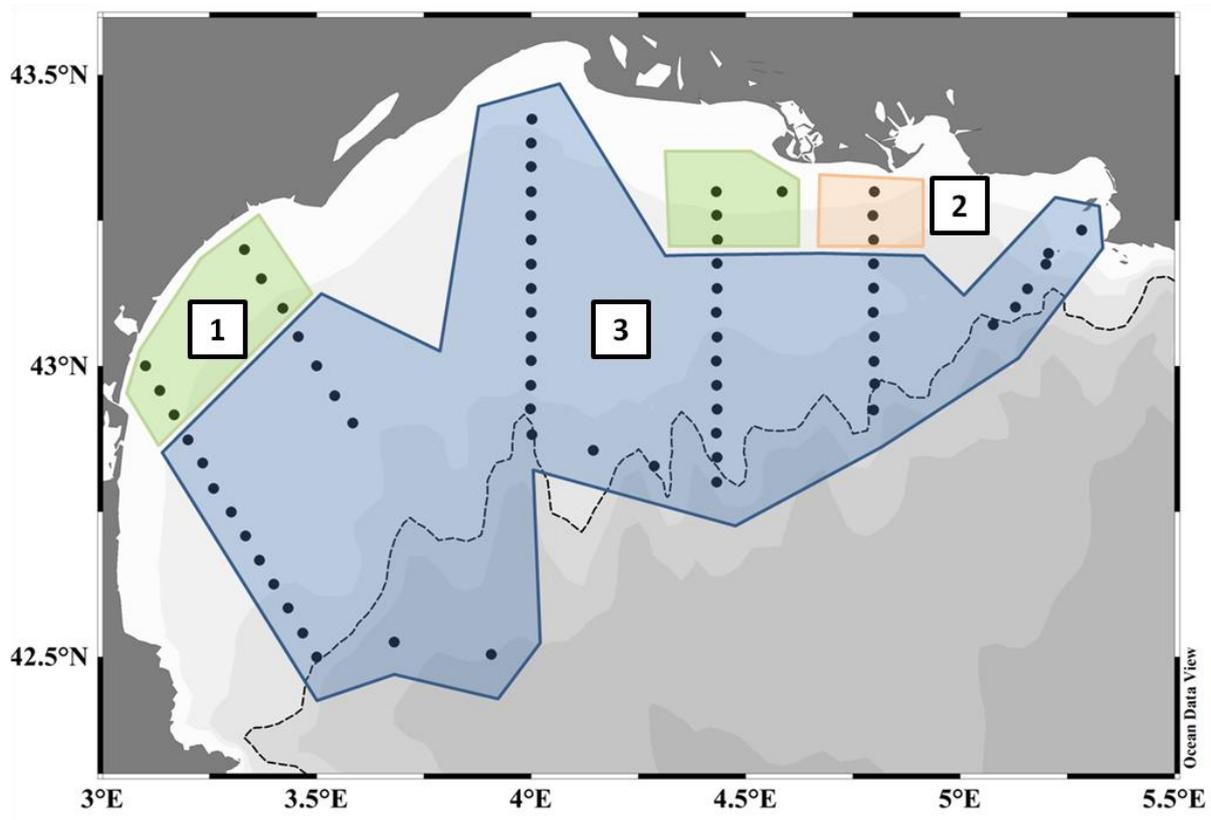


Figure III.20 Représentation spatiale des 3 sous-groupes définis par le « clustering » pour COSTEAU 6 (Janvier). La zone 1 est délimitée en vert, la zone 2 en rouge et la zone 3 en bleu.

Pour COSTEAU 6, les zones 1 et 2 sont essentiellement côtières (Fig. III.20) : la zone 2 est située en face de l'embouchure du Rhône, la zone 1 est distribuée dans la partie Ouest et centre-est du golfe. Le reste du plateau continental, le centre et l'extrême Est appartiennent à la zone 3.

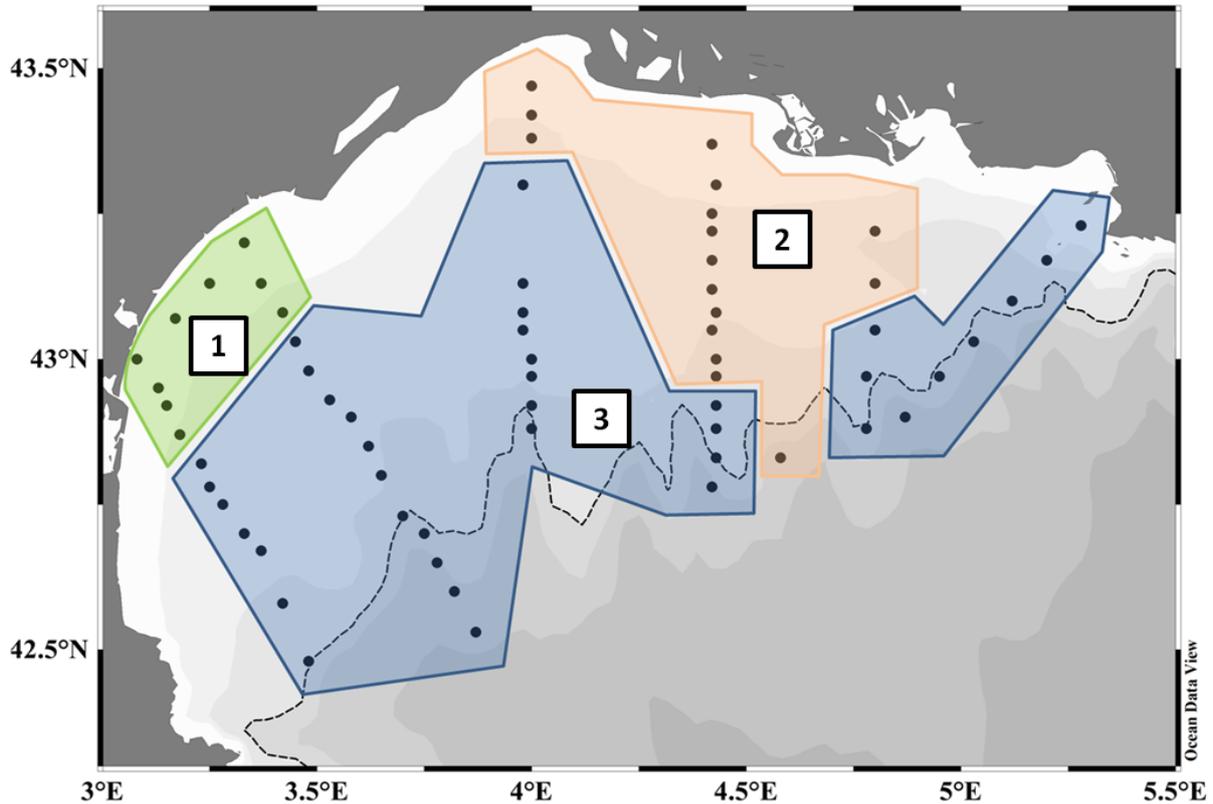


Figure III.21 Représentation spatiale des 3 sous-groupes définis par le « clustering » pour COSTEAU 4 (Avril). La zone 1 est délimitée en vert, la zone 2 en rouge et la zone 3 en bleu.

Des patterns similaires sont mis en avant pour COSTEAU 4 (Fig. III.21), la zone 1 n'est cependant plus présente que dans la partie Ouest du golfe, toujours près de la côte. La zone 2 s'étale du centre jusqu'à l'embouchure du Rhône puis vers le large sur une bonne partie du plateau. La zone 3 est coupée en deux, elle occupe à l'Ouest tout le plateau continental et à l'Est les stations hauturières et la baie de Marseille. La moyenne des paramètres au sein de chaque sous-ensemble permet de caractériser ces zones géographiques (Tableau III.4). La zone 1 montre des eaux peu stratifiées, avec des concentrations élevées en chl-a et de fortes abondances en petites particules couplées logiquement avec des pentes NBSS marquées. Il est intéressant de noter que les caractéristiques de cette zone sont semblables pour les deux campagnes bien que les analyses statistiques aient été menées séparément. De la même façon, la zone 2 présente des caractéristiques identiques pour les deux campagnes : la colonne d'eau

est fortement stratifiée, la salinité de surface est faible et les grosses particules, abondantes, impliquent une pente NBSS moins marquée. La zone 3 est caractérisée par une hauteur de la couche de mélange plus importante et des concentrations en chl-a plus faibles. De façon plus générale, la concentration en particule était moins importante pendant COSTEAU 6 que COSTEAU 4 et la pente NBSS plus marquée.

Tableau III.4 Moyenne des différents paramètres à l'intérieur des zones définies par le clustering pour COSTEAU 6 et 4. Le détail des sigles est donné dans la légende du Tableau III.2&3. Le nombre de stations considérées, appelé n , est précisé en fin de ligne pour chaque zone.

	Z_ML	rho grad	T_0	Sal_0	rho_b	chl-a int	X0.1_ 0.3mm	X0.3_ 0.5mm	X0.5 mm	slope NBSS	
COSTEAU 6											
zone 1	18.0	0.07	11.35	37.08	28.69	0.93	127910	6907	1042	-1.12	$n=9$
zone 2	1.0	1.46	11.57	33.88	28.71	0.47	63480	8591	3378	-0.77	$n=15$
zone 3	75.3	0.02	12.59	37.70	28.70	0.53	34579	3030	1200	-0.84	$n=40$
COSTEAU 4											
zone 1	2.0	0.15	16.21	36.76	28.68	0.47	158448	18532	4279	-0.98	$n=9$
zone 2	2.6	0.61	17.30	34.84	28.66	0.39	88634	17372	7864	-0.73	$n=3$
zone 3	5.3	0.13	16.19	37.07	28.73	0.32	31656	5158	1867	-0.79	$n=56$

III.6 Evolution des spectres de biomasse à l'intérieur des zones

Les spectres de biomasse normalisée (NBSS), issus des données LOPC, ont été tracés au sein de chaque zone pour COSTEAU 6 et 4 (Fig. III.22).

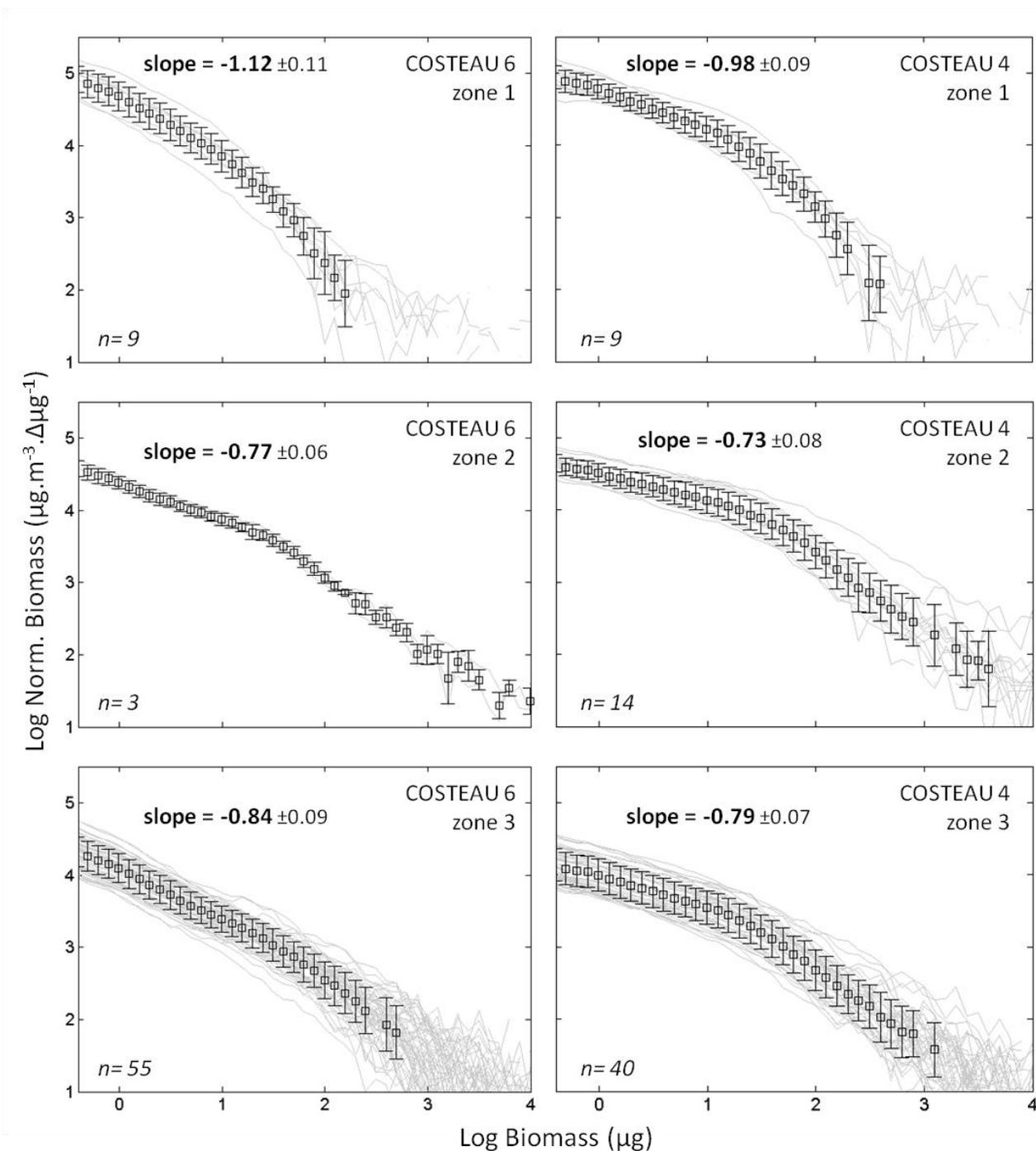


Figure III.22 Spectres de biomasse normalisée (NBSS, données LOPC) à l'intérieur de chaque zone définie par le clustering pour les campagnes COSTEAU 6 et 4. Les carrés représentent la valeur moyenne et les barres d'erreur l'écart type. Le nombre de stations concernées, appelé n , est précisé pour chaque zone. La pente moyenne et l'écart type associé sont indiqués.

Pour la zone 1, les spectres présentent une pente marquée avec des classes vides qui apparaissent dès 2 Log(μg) (équivalent 700 μm d'ESD), relatant une biomasse mal estimée au-delà de cette limite. Dans la zone 2 une cassure apparaît sur les spectres autour de 1.5 Log(μg), la seconde partie, plus pentue, est représentative jusqu'à 4 Log(μg) (3.2 mm d'ESD). Beaucoup de stations sont comprises dans la zone 3, le spectre est légèrement plus affaîssé que pour les autres zones, sa forme est relativement uniforme, le spectre est représentatif jusqu'à 2.5-3 Log(μg), suivant la campagne considérée. Il n'est pas possible de comparer les pentes des spectres de biomasse normalisée issue du LOPC et du ZooScan car la classe de taille 0.1-0.3 μm , qui joue un rôle important dans la définition de la valeur de la pente, n'est pas estimée par le ZooScan (le NBSS du ZooScan commence à 1 Log(μg)). Toutefois, dans le but d'identifier la structure de taille des communautés zooplanctoniques à l'intérieur des 3 zones, les parts des trois groupes de tailles, présentés dans la Fig. III.11, en fonction de l'abondance totale ont été tracées pour les deux campagnes (Fig. III.23).

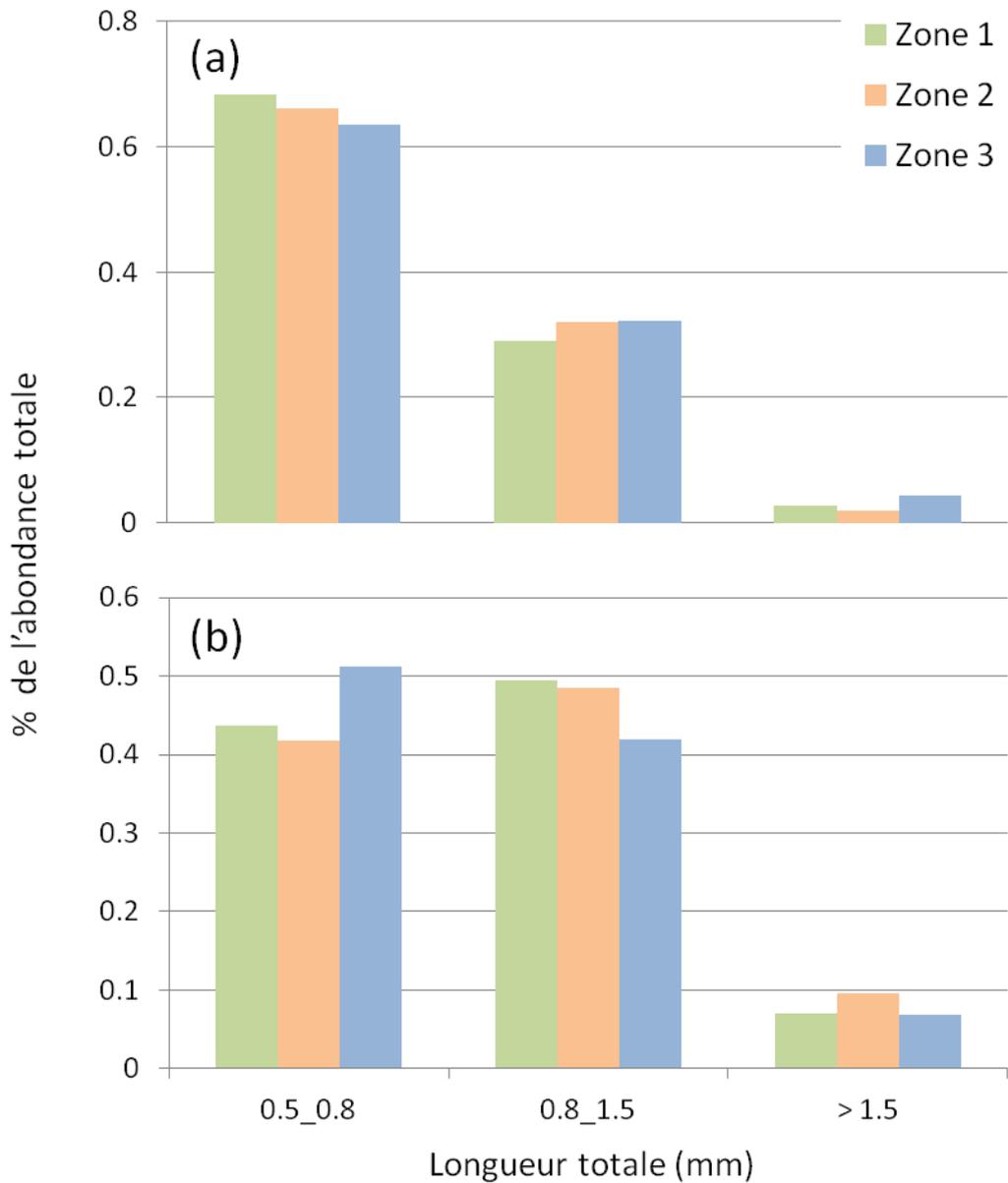


Figure III.23 Pourcentage de l'abondance totale pour 3 groupes de taille, à partir des données issues des échantillons prélevés au filet et analysés par le ZooScan. Les données sont moyennées dans les zones définies précédemment pour (a) COSTEAU 6 (Fig. III.20) et (b) COSTEAU 4 (Fig. III.21).

Les structures de taille sont très homogènes pour COSTEAU 6, les parts respectives de chaque classe ne variant que très peu d'une zone à l'autre. Pour COSTEAU 4, deux indications semblent se dégager : la part du petit mésozooplancton est plus importante pour la zone 3 alors que celle du grand mésozooplancton est plus importante dans la zone 2.

III.7 Discussion

III.7.1 Apports et limites des moyens d'observations automatisés

Deux appareils, dont les protocoles d'utilisation sont décrits dans le paragraphe I.4.1 & 1.4.2, ont été utilisés pour ces 3 campagnes dans le but de détailler les communautés zooplanctoniques. Le ZooScan est utilisé pour des échantillons prélevés au filet, et par conséquent fournit des données d'abondances et de biomasses zooplanctoniques intégrées sur le volume échantillonné. Pour nos campagnes, il s'agit d'un volume d'eau réparti sur la colonne d'eau (traits de filet verticaux). La limite de détection inférieure des particules est fixée à 300 μm d'ESD (valeur par défaut). Le LOPC, pour ça part, est utilisé *in-situ*, il compte et mesure les particules au-delà de 100 μm d'ESD à l'aide d'un laser. Aucune image n'est associée à la mesure et il est impossible de différencier la matière particulaire du vivant.

Les résultats fournis par le ZooScan sont robustes en terme d'abondance absolue, l'estimation se fait généralement à partir d'un aliquot plus important que celui utilisé pour la loupe binoculaire (autour de 1000 organismes). L'estimation de la biomasse est dérivée du biovolume, lui-même issu de l'aire occupée par l'organisme dans l'image. L'efficacité de la taxonomie effectuée par le Plankton Identifier est dépendante de l'algorithme de classification, du nombre de groupes choisis, de la pertinence du choix de ces groupes et du nombre de vignettes mis à l'intérieur de chaque groupe (Gorsky et al. 2010, Vandromme 2010). Dans le cadre de notre étude, le nombre de groupes créés, a été de deux pour COSTEAU 2 et 4 et de trois pour COSTEAU 6. Les copépodes ont dominé largement l'abondance des organismes zooplanctoniques pour les trois campagnes. Aucun autre taxon n'étant présent significativement sur plusieurs stations pour COSTEAU 2 et 4 seuls les copépodes ont été identifiés. Pour COSTEAU 6, la présence régulière d'appendiculaires dans nos échantillons nous a permis de rajouter ce groupe. Cependant la fragilité de ces organismes

et la pression importante de l'eau dans le filet impliquent qu'ils sont souvent abimés dans l'échantillon. Ceci a rendu leur identification délicate (ils sont confondus avec des détritiques) et une correction manuelle a dû être effectuée en vérifiant une à une les vignettes classées dans le groupe appendiculaires.

La gamme de taille couverte par le LOPC est plus importante et son utilisation *in-situ* permet de reconstituer des profils verticaux d'abondance et de biomasse. Le problème est que, puisque l'on n'identifie pas ce que l'on mesure, l'outil n'est un bon indicateur de l'abondance zooplanctonique que dans les milieux pauvres en matière organique particulaire (Schultes & Lopes 2009). Les valeurs peuvent être largement surestimées dans les eaux moins claires, notamment en zone côtière ou à l'interface de couches d'eau de densités différentes. En effet, lorsque la colonne d'eau est fortement stratifiée la chute de la matière organique particulaire, ou neige marine, peut-être ralentie, provoquant ainsi une augmentation locale de sa concentration. Plus l'importance de la stratification sera marquée et plus la taille des particules susceptibles d'être ralenties augmentera (MacIntyre et al. 1995). Des processus d'agrégation dans ces couches d'eau expliquent notamment l'augmentation de la taille de la matière organique particulaire (Jackson et al. 1997). Il s'est révélé pendant la campagne que pour 93.4% des pics de gradient de densité ($N^2 > 10^{-3} \text{ s}^{-2}$, paragraphe III.2) identifiés, un pic de particule (> 50% de la moyenne du profil) était associé (Fig. III.24). Il apparaît donc clairement qu'une partie importante des particules trouvées dans ces couches d'eau spécifiques est composé de matière organique particulaire.

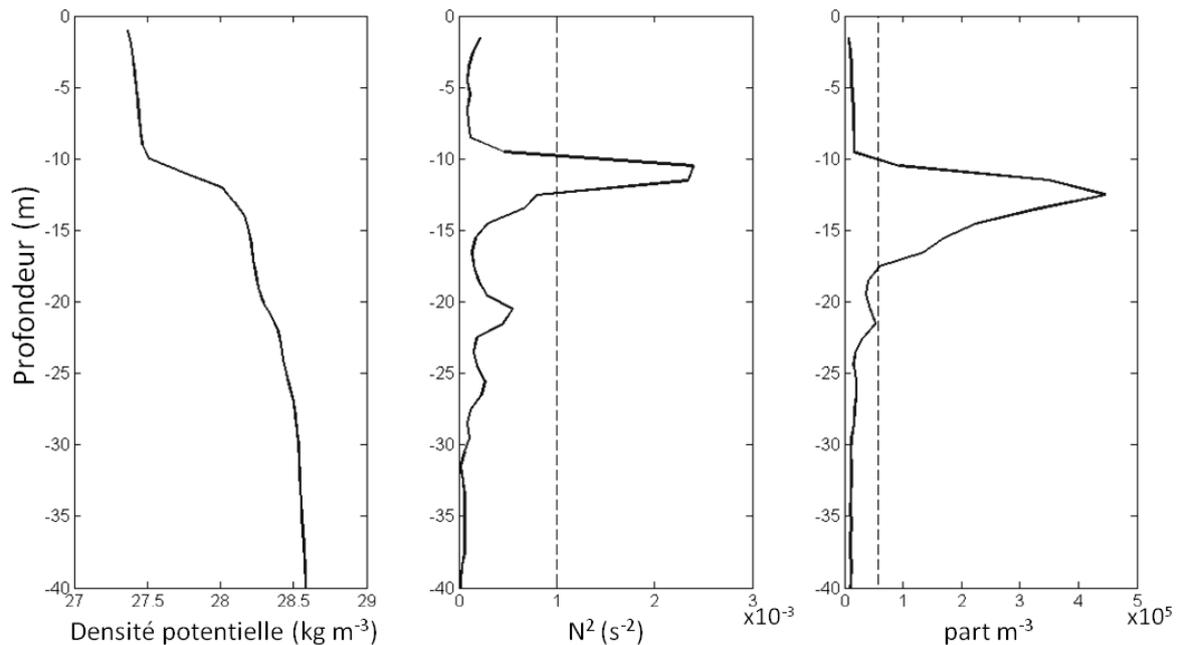


Figure III.24 Profils verticaux de la densité potentielle, de la fréquence de Brunt-Väisälä (N^2) et de la concentration en particules à la station B4, durant COSTEAU 4. La définition des pics (traits pointillés verticaux) est assumée de la façon suivante: pour N^2 , si le profil franchit un seuil fixé à 10^{-3} s^{-2} ; pour la concentration en particules, si le profil franchit sa valeur moyenne, sur les 100 premiers mètres, + 50%.

Une comparaison des abondances trouvées par les deux systèmes confirme cet état des lieux, puisque pour une gamme de taille équivalente, l'abondance trouvée par le LOPC est 2 fois plus importante que pour le ZooScan en zone stratifiée alors qu'elle est du même ordre de grandeur quand la couche d'eau est homogène (Fig. III.25). Pour cette comparaison l'ensemble des particules comptées par le ZooScan a été pris en compte et pas seulement le zooplancton. Cependant, les particules détritiques comptées par le ZooScan et le LOPC ne sont pas forcément les mêmes : pour le LOPC, il s'agira plutôt d'agrégats formés *in-situ* (mucus, cellules mortes, pelotes fécales, ...), alors que pour le ZooScan, on trouvera plutôt des agrégats créés par le processus de filtration, et des morceaux de gélatineux abimés par le filet. La comparaison a été réalisée sur la gamme de taille commune aux deux appareils (au dessus de $300 \mu\text{m}$ d'ESD), cette partie est moins sujette à la contamination du spectre par de la matière organique particulaire, et l'on peut voir que hors zone stratifiée, les résultats sont

plutôt cohérents malgré une variabilité importante. La surestimation du LOPC est par contre évidente en zone stratifiée avec des valeurs en moyenne 2 fois plus importantes, surestimation probablement liée aux raisons évoquées plus haut.

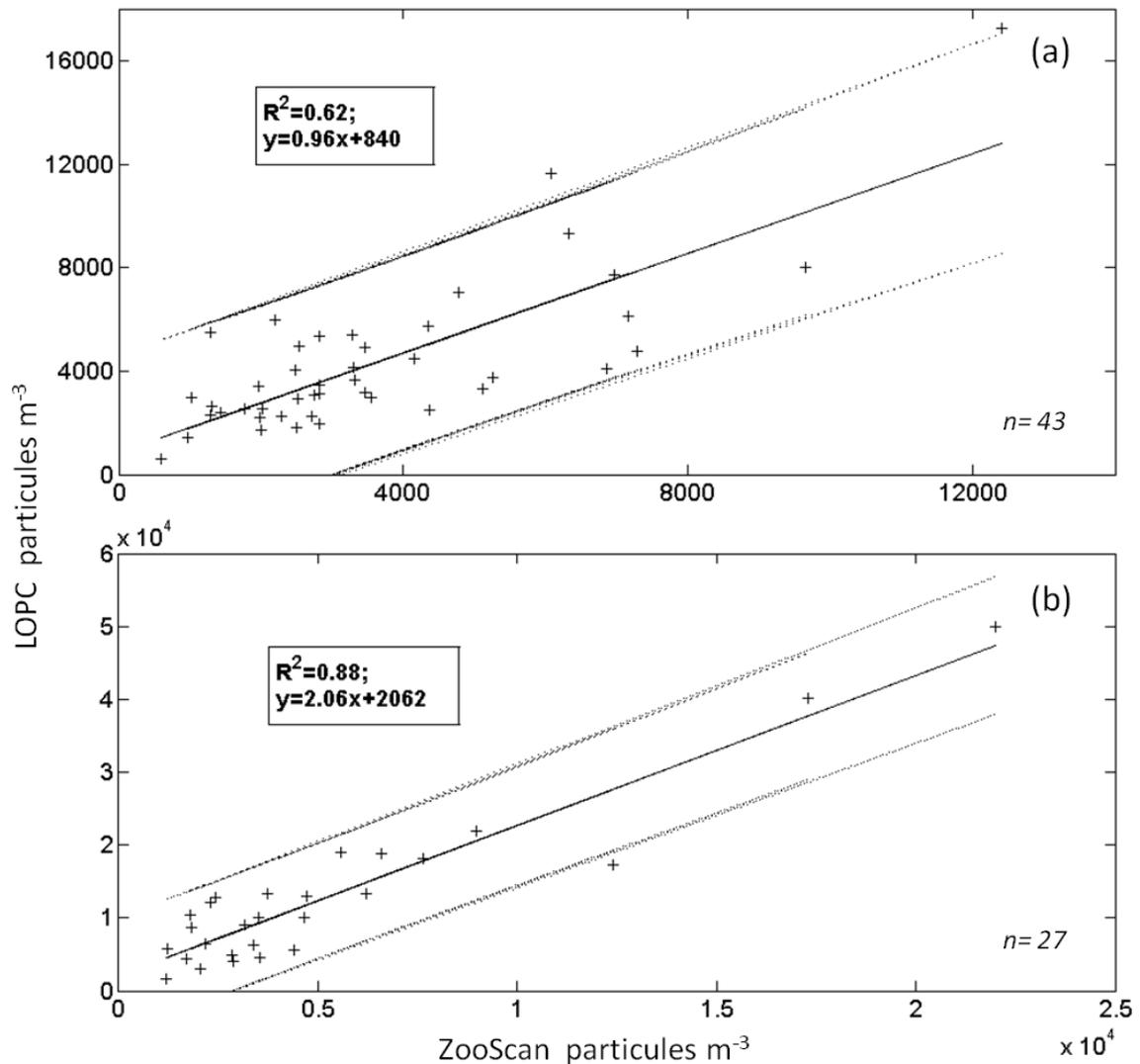


Figure III.25 Représentation graphique des abondances de particule issues du LOPC en fonction de celles issues du ZooScan / ZooProcess, pour les stations présentant (a) une colonne d'eau homogène et (b) une colonne d'eau stratifiée. La droite continue noire est une régression linéaire. Les pointillés représentent un intervalle de confiance de 95 %. Les stations qui étaient hors de cet intervalle lors du premier tracé ont été supprimées, 3 pour (a) et 5 pour (b).

III.7.2 Structures physiques

La stratégie d'échantillonnage établie pour les campagnes COSTEAU 4 et 6 nous a fourni une vision synoptique des conditions environnementales dans le golfe du Lion. Cependant, certains processus se déroulant à des échelles de temps inférieures à la semaine, les cartes de distribution spatiale obtenues ne reflètent finalement qu'une succession de radiales, chacune représentative d'une journée. L'interprétation globale de ces cartes a été rendue possible avec l'appui de données d'observations externes (données satellites, débits des fleuves, données météorologiques), et des sorties de modèles physiques (température, salinité, champs de vents et de courants) qui permettent de comprendre la dynamique physique durant la campagne, mais aussi de donner le contexte dynamique pré-campagne.

Le panache du Rhône est bien identifié pour les 2 campagnes COSTEAU 4 et 6. Il était caractérisé par des eaux fluviales plus froides pour COSTEAU 6 (Janvier, Fig. III.6) et plus chaudes pour COSTEAU 4 (Avril, Fig. III.8) que les eaux continentales, impliquant une flottabilité de ces eaux plus importante en avril. Les relevés des débits quotidiens effectués par la Compagnie Nationale du Rhône, n'indiquent aucune crue notable avant ou durant les campagnes. Les vents forts et constants avant et durant COSTEAU 6 (Tramontane + Mistral) ont participé au brassage des eaux de surface et expliquent que la zone d'influence du panache, aussi appelée ROFI (Region Of Freshwater Influence, Simpson 1997), soit limitée aux zones côtières faisant face aux embouchures du petit et grand Rhône (Broche et al. 1998). La situation est complètement différente en avril avec une zone d'influence qui s'étale sur une large zone dans le Sud-Est du golfe. Le panache en lui-même s'est scindé en deux parties, une lentille s'est détachée au large et a commencé à dériver vers l'ouest. Les courants d'inertie, dont l'influence est décrite par (Petrenko 2003), peuvent expliquer cette configuration, avec dans un premier temps l'étalement du panache poussé par des vents du nord de faible intensité, puis l'effet de la force Coriolis couplée aux courants d'inertie qui dévient vers

l'Ouest la pointe du panache. On note au centre du golfe près de la côte, une zone de dessalure probablement provoquée par un déplacement antérieur du panache le long du littoral.

La délimitation entre les eaux continentales et les eaux du large est assurée par le courant Liguro-Provençal. Sa présence sur le plateau est marquée pendant COSTEAU 6 (Janvier) avec des intrusions importantes : la partie Est du golfe est principalement touchée comme l'indiquent les eaux chaudes et salées qui remonte jusqu'à la côte pour les radiales E et F (Fig. III.7 et A.2), mais la partie Ouest est également impactée avec des fronts marqués dans la radiale B (Fig. A.2) en milieu de plateau. La présence d'une branche du courant Liguro-Provençal, s'introduisant par le Nord-Est du golfe sur le plateau continental est bien documentée à cette saison (Petrenko 2003). Les conditions de vents (Mistral + Tramontane) avant et pendant la campagne, peuvent expliquer la présence d'intrusion d'eau du large sur le plateau par le Sud-Ouest du golfe (Estournel et al. 2003, Petrenko et al. 2008). En effet, ce régime de vents soutenus peut drainer les eaux du large sur le plateau par l'intermédiaire d'un courant intrusif orienté Nord/Nord-Est qui passe au large du Cap Creus (Fig. III.26). Les radiales qui sont perpendiculaires à la côte permettent de suivre l'évolution de cette veine d'eau chaude et salée qui se propage alors vers l'est du golfe. On retrouve notamment la signature de ces eaux jusqu'à la radiale C (Fig. A.2), située au centre du golfe. Durant la campagne COSTEAU 4 (Avril) la position du courant et les possibles intrusions sur le plateau sont plus difficiles à déterminer, la salinité et la température sont homogènes en dessous de la pycnocline pour l'ensemble des profils et la courantologie inférée des données ADCP n'a pas encore été exploitée (Fig. III.9).

Pendant COSTEAU 6, le refroidissement des eaux de surface est visible le long de la côte, dans la partie Ouest du golfe (Fig. III.6). Les eaux sont aussi légèrement dessalées pour la radiale A et B (Fig. III.7 et A.2), et il est possible que ses eaux soient issues du Rhône et

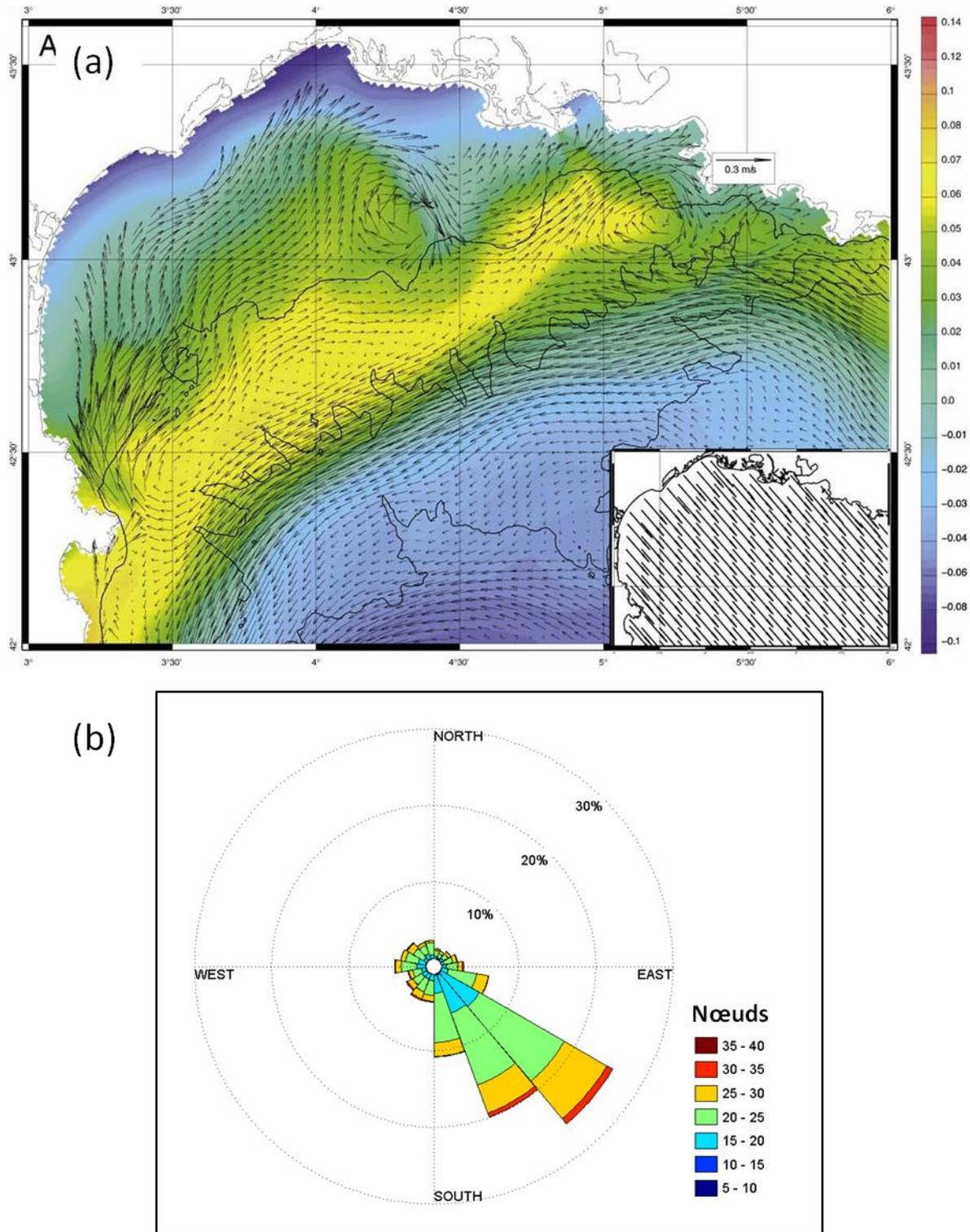


Fig. III.26 (a) Carte d’altimétrie et des courants à 50 m modélisés par Symphonie pour un régime de vents homogène Nord-Ouest. Issu de Petrenko et al. 2008. (b) Rose des vents durant COSTEAU 6, le 23 Janvier.

qu'elles aient dérivées le long de la côte vers l'ouest (Broche et al. 1998, Petrenko 2003). La radiale D montre une goutte d'eau froide à l'aplomb du panache relatant manifestement des processus de formation d'eau dense fréquent à cette saison avec les conditions de vent rencontrées (Petrenko 2003). Pour COSTEAU 4, on note des restants d'eaux froides (<13 °C) en profondeur dans la partie Ouest du golfe, les sorties modèles montrent que ces eaux issues des processus de formation d'eaux denses seront peu à peu évacuées vers le large (Garreau com. pers.).

III.7.3 Distribution de la chlorophylle a

La distribution de la chl-a est étroitement liée aux structures physiques dans le golfe du Lion (Lefevre et al. 1997, Diaz et al. 2000), les zones de fortes ou de faibles concentrations sont généralement corrélées avec des masses d'eau aux caractéristiques hydrologiques différentes. Pendant COSTEAU 6, les fortes concentrations en chl-a dans la partie Ouest du golfe (radiales A et B) sont précisément distribuées au sein des eaux côtières, froides et moins salées (Fig. III.13 et A.4). Le gradient entre ces eaux et les eaux du large, oligotrophes, est donc très bien dessiné en température, salinité et chl-a. Malgré les concentrations favorables en sels nutritifs dans le panache en face de l'embouchure, les valeurs en fluorescence y sont plus faibles. L'évolution de la qualité des communautés phytoplanctoniques en lien avec la concentration en sels nutritifs à la sortie de l'embouchure du Rhône a fait l'objet de plusieurs études (Naudin et al. 2001, Pujo-Pay et al. 2006, Diaz et al. 2008) : une carence en phosphates pourrait expliquer un développement de la chl-a relativement faible à l'approche de l'embouchure. Malheureusement, n'ayant pas échantillonné les sels nutritifs dans le premier mètre, nous ne pouvons conclure sur cette hypothèse. Pour COSTEAU 4 (Avril), deux configurations différentes se partagent le golfe. Dans l'Ouest, de la radiale A à la radiale C, le

maximum de fluorescence est situé entre 40 et 80 mètres, près du fond, alors que dans l'Est, les fortes concentrations se trouvent en surface dans la zone d'influence du Rhône (Fig. III.1 et A.5). Ces fortes concentrations sont parfaitement corrélées avec la zone d'influence du Rhône, les valeurs les plus importantes correspondent précisément aux zones où les eaux du Rhône sont les moins diluées, notamment pour la lentille qui s'est détachée au large. La présence d'un maximum profond pour la chl-a dans l'Ouest du golfe peut s'expliquer par une succession de phénomènes : l'épuisement des sels nutritifs apportés par le Rhône dans la couche de surface, une sédimentation plus ou moins rapide de la biomasse phytoplanctonique vers les profondeurs qui permet à la lumière de pénétrer plus profondément dans la colonne d'eau et la présence d'eaux hivernales froides, denses et riches en sels nutritifs, en profondeur. L'évacuation de ces eaux vers le large expliquerait le continuum du maximum de chl-a qui suit grossièrement le fond jusqu'à la rupture du plateau continental. En intégrant sur la globalité du plateau les concentrations en chl-a, il apparaît qu'elles sont plus importantes au mois de janvier qu'au mois d'avril. En effet, le brassage des eaux par le vent homogénéise la colonne d'eau et remet en suspension les sels nutritifs pendant l'hiver. Au contraire, la stratification importante au mois d'avril limite la croissance phytoplanctonique à des couches d'eau restreintes.

III.7.4 Distribution spatiale et verticale du zooplancton

Deux unités sont possibles pour la représentation de la biomasse et de l'abondance du zooplancton prélevé avec des traits verticaux, soit on normalise la variable par le volume d'eau filtré ($\# \text{ m}^{-3}$), soit par la section du système d'échantillonnage ($\# \text{ m}^{-2}$). Les deux valeurs apportent une information complémentaire. Le choix a été fait ici de représenter nos variables en fonction du volume d'eau filtré (Fig. III.12&14). Cela présente l'avantage de prendre en

compte la hauteur de la colonne d'eau échantillonnée, mais crée en contrepartie un gradient côte/large qui évolue en parallèle avec la bathymétrie. La profondeur d'échantillonnage pour les coups de filets a été limitée à 200 mètres pour les stations hauturières. Même en considérant ce biais, le gradient côte/large est présent, notamment au centre du plateau continental où la bathymétrie est pourtant quasi-constante. Ce gradient a déjà été observé dans plusieurs études (Razouls & Kouwenberg 1993, Gaudy et al. 2003). Il est généralement attribué à l'impact des eaux du Rhône qui fertilisent la partie du littoral située à l'Ouest de l'embouchure (Lefevre et al. 1997). Les abondances atteintes pour certaines stations côtières sont très importantes, en particulier dans les parties Ouest et centre du golfe où les valeurs dépassent parfois les 10 000 ind m⁻³ (Tableau A.1&2), et ce pour les deux campagnes. Les zones concernées sont caractérisées par des eaux froides, riches en chl-a et en sels nutritifs. Le gradient Ouest/Est observé par différentes études dans le golfe du Lion (Razouls & Kouwenberg 1993, Gaudy et al. 2003) est présent durant COSTEAU 6, mais pas pour COSTEAU 4. Ce gradient est expliqué d'une part, par les apports du Rhône qui touchent majoritairement la partie Ouest du plateau et d'autre part, par les intrusions fréquentes du courant Liguro-Provençal par le Nord-Est du golfe qui draine des eaux oligotrophes sur cette partie du plateau. Or pour COSTEAU 4, bien que la zone d'influence des eaux du Rhône occupe une bonne partie de l'Ouest du plateau, la chl-a ne se développe plus dans la couche de surface où les sels nutritifs sont épuisés. De plus, aucune intrusion du courant Liguro-Provençal n'a été identifiée durant cette campagne. Ces deux phénomènes couplés expliquent une distribution plutôt homogène sur le plateau et l'absence d'un gradient Ouest/Est pour COSTEAU 4. Si l'influence des eaux riches du panache du Rhône ne se fait pas ressentir de façon localisée, concernant l'abondance intégrée du zooplancton, les profils verticaux de particules (vivant + non vivants, > 100 µm d'ESD) montrent des structures très marquées dans ces zones. Une couche très fine se crée à l'interface des eaux de faible et forte densités,

puis s'épaissit vers la surface à l'approche des maximums de chl-a. Dans des eaux fortement stratifiées, ces zones d'interface sont très productives et tendent à accumuler de la matière organique morte qui peut s'agréger en particules plus ou moins grosses (Gaudy et al. 1996, Diaz et al. 2008). La biomasse accumulée dans ces structures représente potentiellement une source de nourriture importante pour le zooplancton. Une étude menée par Pagano et al. (1993) à 1 km de l'embouchure du Rhône n'avait cependant pas trouvé de différence significative de la concentration en zooplancton en dehors ou dans le panache. Mais le panache, avec une épaisseur très fine (<1 m) si près de l'embouchure, ne présentait pas encore de zone de dilution au sens strict. Les abondances trouvées dans ces couches sont très importantes pour les deux campagnes. Il est cependant difficile de les comparer avec des valeurs historiques puisque à notre connaissance seule l'étude citée précédemment (Pagano et al. 1993) montre des distributions verticales de zooplancton dans le golfe du Lion, et ce pour seulement 3 profondeurs (0, 1 et 15 m) et dans des conditions différentes des nôtres. Il semble toutefois évident que la grande quantité de matière organique concentrée dans la zone d'interface tende à accroître fortement l'abondance et la biomasse mesurée par le LOPC, or puisqu'il n'est pas possible de différencier la part de vivant et de matière organique particulaire, on peut juste supposer que le zooplancton trouve dans ces zones un habitat favorable à son développement.

III.7.5 Habitats et structure de taille

Les vents fréquents, le débit changeant du Rhône, la stratification de la colonne d'eau sont autant de phénomènes induisant une grande variabilité temporelle et spatiale des structures physiques sur le plateau du golfe du Lion. La stratégie d'échantillonnage mise en place visait à fournir une représentation quasi-synoptique des variables étudiées dans le golfe du Lion. Il y

a cependant fort à penser qu'un décalage d'une semaine aurait donné des résultats en partie différents, et que par conséquent ce type de campagne ne saurait être représentatif d'une saison ou même d'un mois. Cette variabilité importante est un frein à notre compréhension des mécanismes qui régissent la production biologique, puisque celle-ci est étroitement liée aux structures physiques. Une des approches possibles pour simplifier l'étude de ces mécanismes est de définir des sous-régions. La définition de ces sous-régions sera permise par l'identification de corrélations fortes qui incluront des paramètres biologiques et physiques. Les paramètres retenus pour caractériser les stations sont décrits dans le paragraphe III.1. Pour des raisons de temps toutes les possibilités n'ont pas pu être expérimentées, mais il aurait pu être intéressant d'utiliser les données issues du ZooScan pour réaliser cette analyse ou bien encore d'y rajouter les sels nutritifs. Les données LOPC ont été privilégiées pour deux raisons, la gamme de taille couverte est plus grande et le nombre de stations est plus important, permettant une définition spatiale des sous-régions plus précise. Les patterns principaux qui expliquent la variance (spatiale) pour nos campagnes sont d'une part une corrélation positive entre l'indice de stratification et l'abondance des grosses particules (> 0.5 mm d'ESD) et d'autre part une corrélation positive entre la concentration en chl-a et l'abondance des petites particules (Tableau III.2&3, Fig. 17&18). Ces patrons sont communs aux deux études statistiques menées pourtant de manière indépendante pour les deux campagnes. La première caractéristique est probablement portée par deux phénomènes : d'une part l'agrégation de matières organiques particulaires à l'interface de couches d'eau de densités différentes (Checkley et al. 2008), et d'autre part l'occurrence plus importante de gros copépodes en zones stratifiées (Williams et al. 1994, Poulet et al. 1996, Sourisseau & Carlotti 2006). La deuxième caractéristique, quant-à-elle, peut s'expliquer avec une "contamination" du spectre par des agrégats phytoplanctoniques dans les petites tailles (Jackson et al. 1997, Checkley et al. 2008). Le « clustering » appliqué à ces sorties ACP a

permis la définition de trois sous-groupes de stations. Leur représentation spatiale a mis en avant la distribution cohérente de trois zones (Fig. III.20 & 21) : une zone dite côtière (1), une zone sous l'influence du panache du Rhône (2) et une zone représentant le reste du plateau continental (3). La zone 1 est définie par des valeurs fortes en chl-a associées à des pentes NBSS marquées, la zone 2, quant à elle, est caractérisée par des eaux stratifiées et des pentes NBSS plus faibles (Tableau III.4). Ces relations mettent en avant les liens étroits qui relient les structures physiques et la structure en taille des communautés zooplanctoniques (Huntley et al. 2000, Riandey et al. 2005). Ces résultats sont toutefois à nuancer, puisque les structures de taille fournies par le ZooScan (sur une gamme de taille plus réduite) dans les 3 zones ne montrent pas de différences évidentes pour COSTEAU 6. Toutefois, pour COSTEAU 4 la légère augmentation du gros mésozooplancton pour la zone 2 corrobore les valeurs plus faibles des pentes NBSS issues du LOPC.

Notre approche en structure de taille des communautés zooplanctoniques est quasi-pionnière dans le golfe du Lion, seule Riandey (2005) présente aussi des valeurs de pentes NBSS mais sur une gamme de taille plus restreinte ($> 250 \mu\text{m}$ d'ESD, OPC), et nous n'avons donc pas de résultats auxquels nous référer. Les valeurs des pentes de spectres de biomasse normalisée (NBSS) tracées pour les zones 1 et 2 attestent d'un fonctionnement trophique différent, avec des structures de taille opposées (Fig. III.22, Zhou 2006). Les pentes, marquées, dans la zone 1 sont significatives d'un réseau trophique court avec un recyclage faible de la biomasse des petites vers les grandes tailles. A l'opposé, les pentes faibles enregistrées dans la zone 2 montrent un recyclage de la matière plus important le long du spectre de taille, dénotant un réseau trophique plus étendu. Il serait très intéressant de mener ce genre d'analyse sur un spectre de taille plus important qui comprendrait notamment le nanoplancton et le microplancton, afin d'avoir une vue d'ensemble du fonctionnement trophique du compartiment planctonique. Un couplage avec le LISST (gamme de taille échantillonnée :

1.25-250 μm) a été testé sur la campagne COSTEAU 6, et même si tous les résultats ne sont pas encore disponibles, il semble fournir une continuité prometteuse du spectre vers les petites tailles.

La comparaison inter-campagne montre une diminution des pentes à l'intérieur des 3 zones entre COSTEAU 6 (Janvier) et COSTEAU 4 (Avril). Cette diminution est consécutive à un déplacement de la biomasse vers les grandes classes de taille. Le développement des communautés zooplanctoniques dans le golfe du Lion est assuré principalement par de la production interne. En effet, les eaux transportées par le courant Liguro-Provençal sont ultra-oligotrophes et isolent le plateau continental de la mer ouverte, or les maximums d'abondance sont trouvés près des côtes durant les deux campagnes. Si cet accroissement de la biomasse dans les grandes tailles n'est pas dû à de l'advection, il est probablement dû à de la croissance. Ces résultats sont cohérents avec ceux trouvés par le ZooScan qui montrent une biomasse plus importante pendant COSTEAU 4 que pendant COSTEAU 6, provoqué par un déplacement de la distribution de l'abondance vers les grandes classes de taille (Fig. III.11). Il semblerait donc que dans le cadre de cette étude, même en intégrant la matière organique particulaire, les caractéristiques des NBSS issues du LOPC fournissent des informations utiles sur l'état du système zooplanctonique et son évolution. La définition d'habitats, appuyée sur ces caractéristiques, est un outil qui reste à développer plus profondément, mais qui fournit des premiers résultats convaincants, pour synthétiser la variation spatiale, horizontale et verticale, de la distribution et de la structure de taille des communautés zooplanctoniques.

CHAPITRE IV

Discussion générale et perspectives

<u>IV.1 BILAN DES DEUX APPAREILS, COMPARAISON ET DEFINITION D'UN CHAMP D'UTILISATION OPTIMALE</u>	127
IV.1.1 ZooSCAN / ZooPROCESS	127
IV.1.2 LOPC	128
IV.1.3 COMPARAISON ET PERSPECTIVES	130
<u>IV.2 SPECIFICITE DES SPECTRES DE BIOMASSE NORMALISEE ET DE LEURS CARACTERISTIQUES AU SEIN DES DEUX ECOSYSTEMES</u>	133
<u>IV.3 HABITATS ET LIEN AVEC LES STRUCTURES PHYSIQUES</u>	136

IV.1 Bilan des deux appareils, comparaison et définition d'un champ d'utilisation optimale

IV.1.1 ZooScan / ZooProcess

Le système ZooScan / Zooprocess crée une image des échantillons filets à partir de laquelle il identifie et mesure les particules. La principale limite technique de l'appareil provient de la résolution de l'image et donc de la taille du pixel, qui ne permettent une reconnaissance des particules qu'au-delà de 300 μm d'ESD ($\sim 500 \mu\text{m}$ de longueur pour un copépode). Cela implique qu'une partie du spectre des communautés zooplanctoniques n'est pas pris en compte, et notamment les nauplii et les premiers stades copépodites des espèces les plus petites e.g. *Oithona* spp., *Paracalanus* spp., etc. , or ces individus sont parfois majoritaires en terme d'abondance (Calbet et al. 2001). Autre point qui a posé problème durant nos études : les gélatineux sont généralement abimés par la pression de l'eau dans le filet et il devient alors difficile pour le Plankton Identifier de les reconnaître et d'estimer correctement leur abondance. Enfin, une dernière limite rencontrée concerne l'estimation de l'abondance dans les grandes classes de taille. En effet, pour arriver à 1500 particules, l'échantillon prélevé au filet doit être fractionné un certain nombre de fois avant d'être scanné (en général entre 4 et 7 fois). Or, ce fractionnement plus ou moins important entraîne une sous-estimation des gros individus dont l'abondance est plus restreinte. La solution pour pallier à cette sous-estimation est de tamiser la totalité de l'échantillon à 1 mm puis de réaliser un second scan dans lequel ne seront comptabilisés que les individus au-dessus d'une certaine taille ($> 2 \text{ mm}$).

Le ZooScan est un bon outil pour déterminer l'abondance et la biomasse de la totalité du zooplancton ou de sous-groupes morphologiquement différents. Les résultats obtenus en termes d'abondance sont précis puisque l'estimation porte sur un nombre d'individus significatif, et la répétabilité de l'ensemble de la procédure est bonne. On peut facilement

envisager de calibrer les données de biovolume avec des manipulations en laboratoire, pour obtenir une relation avec le poids sec par exemple. Ces manipulations peuvent être réalisées pour les différents groupes définis afin d'accroître la précision des estimations. Dans le cas où les valeurs de biomasse ne sont pas calibrées, nous avons vu dans le cadre de notre étude (paragraphe I.4.1.2, Fig. I.7), qu'il était préférable de fixer un ratio longueur/largeur par groupe plutôt que d'utiliser les valeurs axe majeur/axe mineur fournies par le ZooScan. L'utilisation du ZooScan est optimale dans le cadre d'une série temporelle où l'on pourra définir un grand nombre de groupes à identifier, réaliser des calibrations en début de projet, puis établir un protocole pour traiter les échantillons en routine. Le gain de temps effectif par rapport à un traitement traditionnel de l'échantillon à la loupe binoculaire sera alors important, mais il est inenvisageable pour l'instant de descendre au même niveau de précision dans l'identification taxonomique.

IV.1.2 LOPC

Le LOPC (Laser Optical Plankton Counter) fournit des profils verticaux de la totalité de la biomasse présente dans le milieu et des spectres sur une gamme de taille représentative des communautés mésozooplanctoniques ($> 100 \mu\text{m}$ d'ESD). Le faible volume d'eau échantillonné par le LOPC lors d'un profil vertical (1 m^3 pour un profil de 200 m) induit cependant une limite située entre 2 et 5 mm, au-delà de laquelle l'abondance des individus sera moins bien estimée. Durant nos études, son utilisation s'est révélée donc plus appropriée aux eaux tempérées du golfe du Lion, où les gros copépodes mesurent autour de 2-3 mm, qu'aux eaux polaires de l'Antarctique où les gros copépodes mesurent entre 5 mm et 1 cm. Dans le même sens, l'abondance mésozooplanctonique plus importante dans le golfe du Lion

que le long des côtes de la péninsule antarctique, permet une meilleure représentation pour un volume d'eau échantillonné équivalent.

La question récurrente au sujet du LOPC est de savoir ce que l'appareil mesure réellement et finalement de quoi il est représentatif. Si son nom laisse sous-entendre qu'il compte seulement les organismes planctoniques, plusieurs études, et notamment celles effectuées dans le cadre de cette thèse, montrent que sa représentativité des communautés zooplanctoniques sera dépendante de la composition des particules comptées et mesurées (Heath et al. 1999, Checkley et al. 2008, Schultes & Lopes 2009, Jackson & Checkley Jr 2011). L'appareil montre notamment des limites en tant que compteur de plancton, dans les zones où la matière totale en suspension est importante, c'est à dire : (1) en zones côtières où les faibles profondeurs permettent une remise en suspension des sédiments marins et dans lesquelles les apports de particules terrigènes peuvent être importants, (2) à l'interface de deux couches d'eau de densités différentes où de la matière organique particulaire est susceptible de s'accumuler (MacIntyre et al. 1995, Jackson et al. 1997). Une des solutions possibles pour contourner ce « biais » est d'utiliser les données supplémentaires fournies avec les MEPs (uniquement pour les particules $> \sim 1.5$ mm, voir paragraphe I.4.2.1). Ces informations permettent notamment de définir un indice d'opacité, et ainsi d'estimer si la particule mesurée est un agrégat de matière organique particulaire ou un organisme vivant. Quelques publications font états d'un protocole mis en place pour séparer les agrégats du zooplancton sur la base de cet indice d'opacité appelé « Attenuance Index » (Checkley et al. 2008, Jackson & Checkley Jr 2011). D'autres études se concentrent sur une classe de taille précise qui correspond à l'espèce étudiée (Heath et al. 1999, Gaardsted et al. 2010, Gaardsted et al. 2011). Ces approches semblent être une bonne solution pour le monitoring d'espèces clés de grande taille. Plutôt que de tenter de corriger ce « biais », un autre point de vue est de considérer l'intérêt de cette information supplémentaire qui permet au final d'avoir une

estimation globale de la biomasse dans le système. Cela peut notamment être intéressant lorsque l'on s'intéresse au flux de biomasse dans la colonne d'eau.

Le LOPC peut être utilisé sur un point fixe, comme cela a été le cas pour nos études, il sera alors monté sur un cadre (Rosette, cage, T-frame, etc.) et sera généralement couplé avec un Data Logger. L'autre possibilité est de tracter l'appareil le long d'une radiale avec un Moving Vessel Profiler (MVP, Herman et al. 2004, Ohman et al. 2012). Le principe de fonctionnement du MVP, différent des poissons qui se déplacent sur la verticale à l'aide de la portance induite par les ailes, permet d'atteindre des profondeurs importantes sans difficulté. En effet, Le MVP équipé d'un LOPC, d'une micro-CTD et éventuellement d'un fluorimètre est lâché en chute libre puis remonté par un treuil équipé d'un câble électroporteur. Un logiciel adapte la trajectoire du poisson sous l'eau, en fonction de la sonde fournie par le bateau, pour échantillonner jusqu'à 10-15 m du fond. Ce type d'utilisation présente l'avantage important de s'affranchir d'une partie de la variabilité spatiale inhérente à tout échantillonnage en station fixe, en réalisant une coupe du milieu où se distingueront les structures physiques et biologiques sur l'ensemble de la colonne d'eau.

IV.1.3 Comparaison et perspectives

La comparaison des résultats issus du ZooScan, et plus largement de l'analyse des échantillons filet, avec les résultats du LOPC est sujette à caution. En effet, on a vu que la convergence des résultats était fortement dépendante du contexte physique ce qui amène des conclusions contrastées entre les différentes études. Des stations réalisées dans des eaux hauturières, pauvres en matière particulaire, peuvent montrer des résultats comparables, ou du moins avec un rapport constant entre les deux types de données intégrées (voir paragraphe III.6.1, ainsi que Herman & Harvey 2006, Labat et al. 2009, Schultes & Lopes 2009). Mais

même dans ce cas là, les filets simples généralement utilisés ne permettent pas de savoir si ce rapport est constant dans la colonne d'eau. Les deux appareils mesurent donc des choses différentes qui suivant le contexte seront susceptibles d'être plus ou moins semblables. Leurs qualités intrinsèques différentes leur confèrent cependant une certaine complémentarité. Le ZooScan en fournissant une estimation précise de l'abondance et de la biomasse zooplanctonique intégrée fournit des valeurs étalons pour les grands groupes zooplanctoniques.

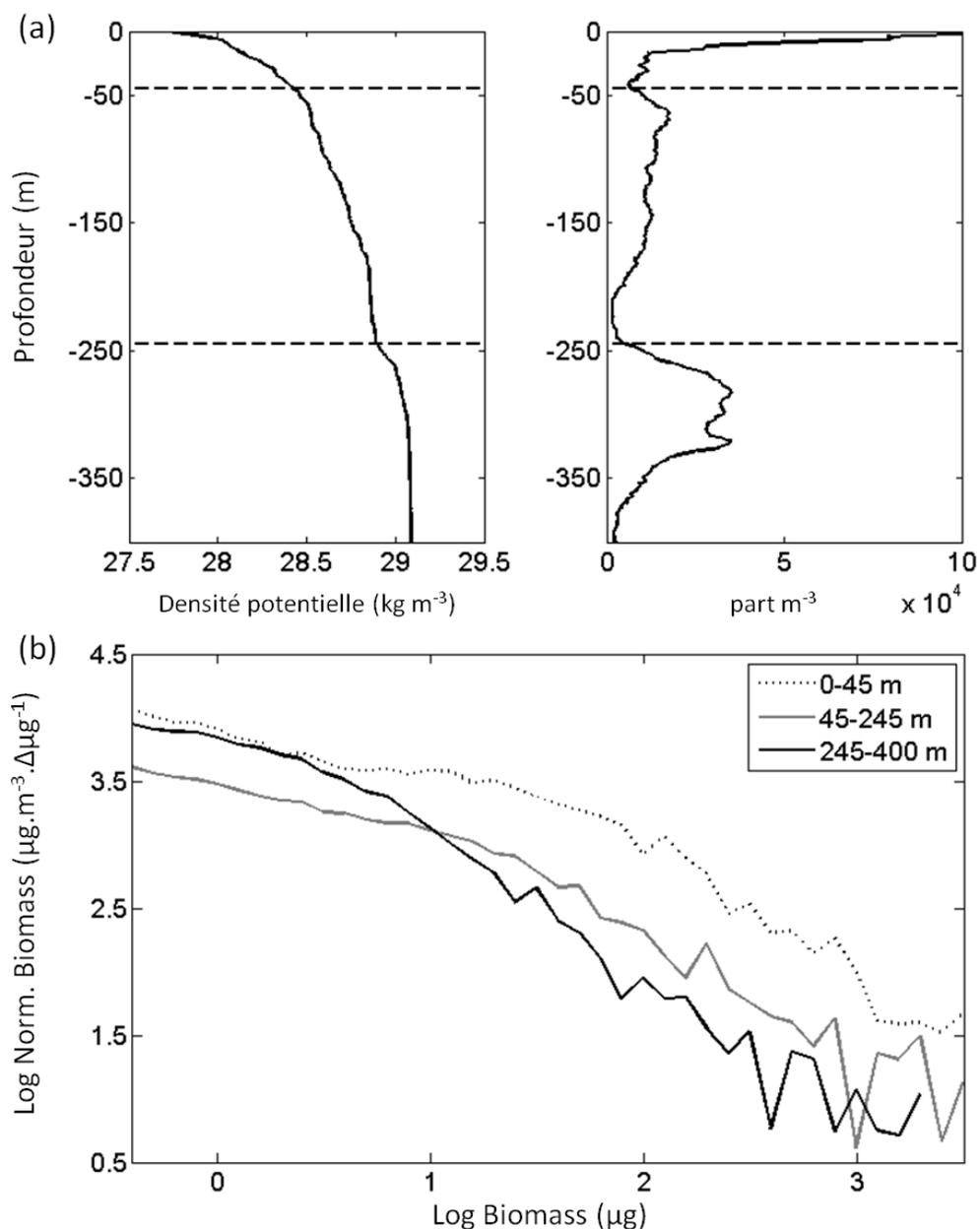


Figure IV.1 (a) Profils verticaux de la densité potentielle et de l'abondance de particules comptées par le LOPC. (b) Spectres de biomasse normalisée (NBSS) pour 3 couches d'eau différentes. Les délimitations des couches d'eau sont indiquées sur les profils verticaux avec des traits en pointillé.

Le LOPC permet de passer d'une cartographie horizontale à une vision en 3D. L'acquisition simultanée de variables environnementales (salinité, température, chl-a) et de l'abondance de particules en font un outil puissant qui nous permet de visualiser les liens potentiels entre la distribution des organismes dans la colonne d'eau et les autres structures. Un exemple est montré avec une station, effectuée au niveau du talus continental durant COSTEAU 4, qui met en évidence une corrélation entre des masses d'eau de densités différentes et des changements de structures de communautés (Fig. IV.1). Les phénomènes de migration nyctémérale notamment pourraient être ainsi mieux renseignés, ou encore le comportement du zooplancton en présence d'un bloom phytoplanctonique. Toutes ces informations participent à créer un cadre plus complet pour mieux appréhender le fonctionnement des communautés zooplanctoniques *in-situ*.

IV.2 Spécificité des spectres de biomasse normalisée et de leurs caractéristiques au sein des deux écosystèmes

Plusieurs niveaux d'approches, décrits par Kerr & Dickie (2001), sont possibles lorsque l'on souhaite décrire une communauté en fonction de la taille des individus qu'elle comporte. Ces échelles font état de gammes de taille plus ou moins grandes, à l'intérieur desquelles les processus qui sont à l'origine des variations du spectre seront différents. Si l'on se place à une échelle globale (dite échelle physiologique), la gamme de taille importante impliquera une grande stabilité de la pente, mais si l'on descend à une échelle intermédiaire ou même à une petite échelle, la forme du spectre sera plus variable et mettra en évidence des processus ciblés. Les spectres de biomasse normalisée, ou NBSS pour Normalized Biomass Size Spectrum (Yurista et al. 2005, Herman & Harvey 2006), sont une des représentations possibles de la structure de taille des communautés zooplanctoniques. La régression linéaire appliquée sur le spectre fournit deux caractéristiques importantes représentatives du NBSS, la pente et l'origine à l'ordonnée (Fig. IV.2).

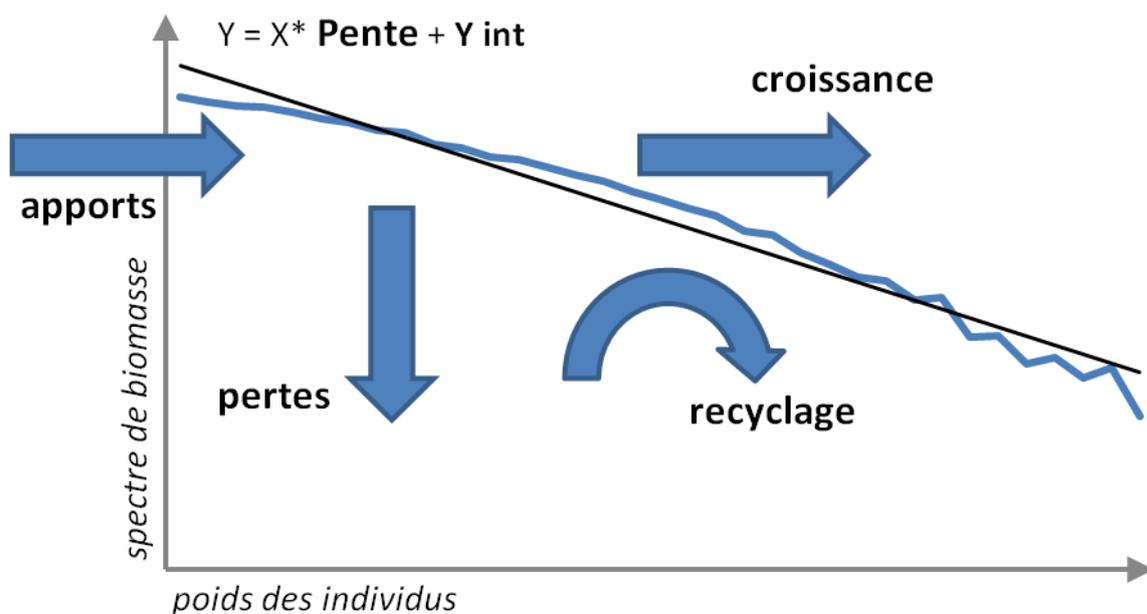


Fig. IV.2 Schéma conceptuel du flux de biomasse à travers le spectre de biomasse. Le flux de biomasse dépend de l'apport de biomasse par les petites tailles, de la perte de biomasse (prédation, ponte, etc.), du recyclage de la biomasse entre les niveaux trophiques et de la croissance des individus. Les caractéristiques du spectre sont aussi représentées avec l'ordonnée à l'origine ($Y \text{ int}$) et la pente de la droite de régression. Modifié de Zhou 2006.

L'ordonnée à l'origine représente l'apport et l'abondance de petites particules dans le système, alors que la pente peut être considérée comme un indicateur de l'efficacité du système à transférer la biomasse le long du spectre (Gaedke 1993, Gilabert 2001). D'après Zhou (2006), plusieurs caractéristiques intrinsèques à la communauté étudiée peuvent être déduites du NBSS, telles que le nombre de fois où la biomasse sera recyclée le long du spectre, le taux de croissance ou le taux de mortalité. Le nombre de recyclage de la biomasse est en fait déduit de la pente du spectre. Ce recyclage plus ou moins important est représentatif de l'étendue des niveaux trophiques dans la gamme de taille échantillonnée. L'estimation de ces caractéristiques est toutefois dépendante de l'échelle à laquelle on se place et de la stabilité du système. La gamme de taille couverte par le LOPC (100 μm à 2-5 mm d'ESD) le situe entre la petite échelle et l'échelle intermédiaire, suivant l'écosystème considéré. Or, dans cette gamme de taille, la variabilité de la pente peut être provoquée par des phénomènes externes. On a notamment mis en avant durant la campagne MISHAP, l'impact que pouvait avoir un effort de prédation important sur la pente des NBSS (voir paragraphe II.6.5). Le krill en se nourrissant essentiellement sur les petites classes de taille, provoque un affaissement du spectre qui induit une pente NBSS moins forte à l'intérieur du banc de krill qu'à l'extérieur. Cependant les conditions dans la baie étaient exceptionnelles, et le système était instable avec des changements importants de la biomasse à tous les niveaux trophiques. Dans ce type de situation, la pente n'est donc pas uniquement représentative d'un mode de fonctionnement intrinsèque à la communauté. Durant cette campagne menée dans une région géographique restreinte, les changements importants du spectre étaient dus à un effort de prédation différent appliqué sur des communautés zooplanctoniques semblables. En opposition, dans le golfe du Lion, les changements de pente étaient liés à des communautés différentes, avec des petits organismes zooplanctoniques à la côte et des individus plus grands dans la zone d'influence

du panache. Les variations du spectre étaient donc en relation avec des structures physiques bien identifiées.

Il est toutefois possible de réaliser une comparaison des pentes entre les 2 écosystèmes, en moyennant les spectres dans les zones où les conditions étaient les plus stables. La pente moyenne du NBSS hors du banc de krill est de -1.2 pour le leg 3 durant la campagne MISHAP, alors qu'elle évolue autour de -0.8 sur le plateau continental du golfe du Lion. En considérant cette pente moyenne et en utilisant « the biomass spectrum theories » développées par Zhou (2006), on trouve que la biomasse a été recyclée théoriquement 1 et 2 fois lors de son transfert le long du spectre, respectivement pour l'Antarctique et le golfe du lion. Cet écart significatif corrobore l'idée d'un réseau trophique plus dense dans le golfe du Lion que dans la baie de la côte Ouest de la péninsule antarctique. Ce résultat est cohérent avec d'autres études menées dans des écosystèmes similaires (Nowaczyk 2011). En élargissant la gamme de taille échantillonnée (par ex. avec un LISST, 1.25-250 μm), on peut imaginer déduire à partir des pentes NBSS, des caractéristiques du fonctionnement de l'ensemble du réseau trophique planctonique. L'utilisation *in-situ* de ces appareils permettrait, de plus, d'estimer ces caractéristiques pour différentes couches d'eau.

IV.3 Habitats et lien avec les structures physiques

La définition de sous-régions s'est révélée être un bon outil pour identifier les habitats potentiels du zooplancton dans le golfe du Lion. Les sous-régions ont été définies avec des corrélations significatives entre des paramètres physiques et biologiques, et les paramètres choisis ont permis d'intégrer une information tridimensionnelle dans une représentation cartographique en 2D. La prochaine étape serait de changer la position de ces habitats à partir de l'évolution temporelle des paramètres environnementaux prépondérants. Interviennent alors des problèmes liés au manque de données issues de l'observation. Les paramètres clés identifiés durant notre étude sont une faible salinité de surface et une stratification importante représentative de la zone d'influence du panache du Rhône, et une forte concentration en chl-a intégrée, trouvée en zone côtière. Des processus sous-jacents influent sur l'évolution de ces paramètres dont la force et la direction du vent ainsi que le débit du Rhône. En attendant le déploiement de satellites permettant l'estimation de la salinité de surface avec une résolution adaptée à notre problématique, les sorties des modèles physiques restent la meilleure solution pour estimer l'étendue du panache. Des problèmes se posent également pour l'estimation de la chl-a intégrée. Les valeurs de la chl-a de surface estimées par nos observations correspondaient globalement à celles obtenues par les satellites durant les campagnes COSTEAU (Fig. IV.3). Mais la stratification plus ou moins importante de la colonne d'eau influe indirectement sur la distribution verticale de la chl-a et crée des maxima profonds qui ne seront pas détectés par les capteurs satellitaires. Si l'utilisation de données issues des moyens d'observations serait préférable, il semble donc qu'il soit difficile pour l'instant de s'affranchir de la modélisation pour estimer les paramètres.

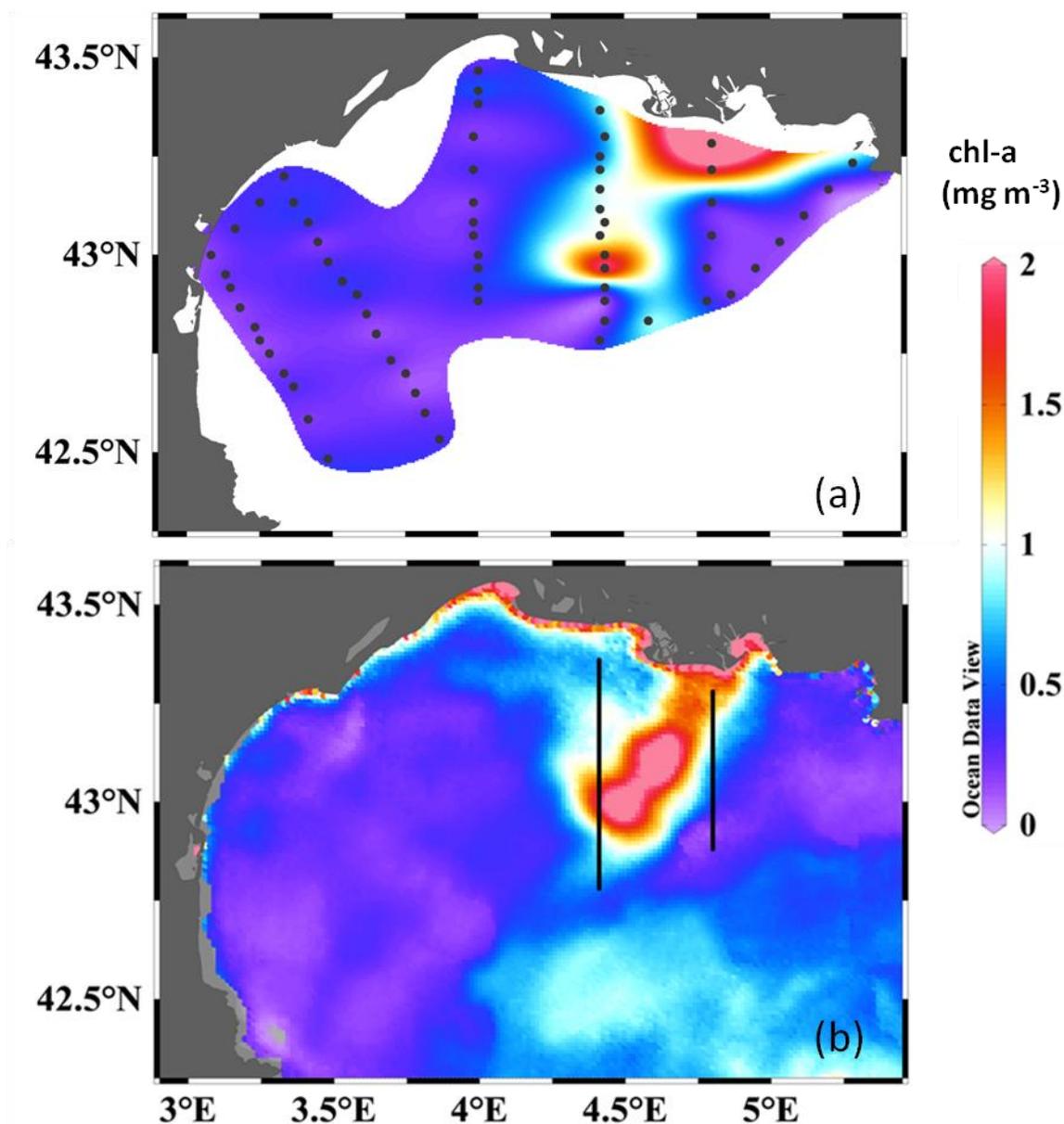


Figure IV.3 Distributions spatiales de la chl-a de surface à partir (a) d'observations *in-situ* et (b) de données satellites (Saulquin et al. 2011) pendant COSTEAU 4 (30 Avril 2010). Les points noirs indiquent la position des stations dans (a) et les traits noirs reportent la position des radiales E et F réalisées le 30 Avril et le 1^{er} Mai dans (b).

Une fois les valeurs de ces paramètres clés obtenues, il serait alors possible de suivre l'évolution des distributions spatiales des zones au cours de l'année. Cela permettrait d'estimer la biomasse et la structure de taille du zooplancton pour différentes régions du golfe du Lion. Ce type d'information est particulièrement intéressant dans le cadre d'une approche écosystémique, par exemple pour améliorer notre compréhension des interactions

zooplancton/petits pélagiques (Hall & Mainprize 2004, Jennings 2005). Actuellement, plusieurs études font état de liens entre les conditions environnementales et les zones de pontes des petits pélagiques ou encore la distribution des stades juvéniles (Planque et al. 2007, Giannoulaki et al. 2011), mais la composante zooplanctonique n'est pas prise en compte du fait d'un manque de mesures disponibles. Synthétiser l'information au travers de zones représentatives de structures communautaires différentes serait donc une avancée pour intégrer la composante zooplanctonique dans l'étude des niveaux trophiques supérieurs.

REFERENCES

- Alcaraz M, Calbet A, Estrada M, Marrasé C, Saiz E, Trepas I (2007) Physical control of zooplankton communities in the Catalan Sea. *Progress in Oceanography* 74:294-312
- Aminot A, K erouel R (2004) Hydrologie des  cosyst mes marins. Param tres et analyses.
- Andersen V, Gubanova A, Nival P, Ruellet T (2001a) Zooplankton community during the transition from spring bloom to oligotrophy in the open NW Mediterranean and effects of wind events. 2. Vertical distributions and migrations. *Journal of Plankton Research* 23:243-261
- Andersen V, Nival P, Caparroy P, Gubanova A (2001b) Zooplankton community during the transition from spring bloom to oligotrophy in the open NW Mediterranean and effects of wind events. 1. Abundance and specific composition. *Journal of Plankton Research* 23:227-242
- Ashjian CJ, Rosenwaks GA, Wiebe PH, Davis CS, Gallager SM, Copley NJ, Lawson GL, Alatalo P (2004) Distribution of zooplankton on the continental shelf off Marguerite Bay, Antarctic Peninsula, during Austral Fall and Winter, 2001. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51:2073-2098
- Atkinson A (1998) Life cycle strategies of epipelagic copepods in the Southern Ocean. *Journal of Marine Systems* 15:289-311
- Atkinson A, Meyer B, Stubing D, Hagen W, Bathmann UV (2002) Feeding and energy budgets of Antarctic krill *Euphausia superba* at the onset of winter. II. Juveniles and adults. *Limnol Oceanogr* 47:953-966
- Atkinson A, Siegel V, Pakhomov EA, Rothery P, Loeb V, Ross RM, Quetin LB, Schmidt K, Fretwell P, Murphy EJ, Tarling GA, Fleming AH (2008) Oceanic circumpolar habitats of Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series* 362:1-23
- Atkinson A, Sn yder R (1997) Krill-copepod interactions at South Georgia, Antarctica, I. Omnivory by *Euphausia superba*. *Marine Ecology Progress Series* 160:63-76
- Banse K (1995) Zooplankton: Pivotal role in the control of ocean production. *ICES Journal of Marine Science* 52:265-277
- Beardsley RC, Limeburner R, Brechner Owens W (2004) Drifter measurements of surface currents near Marguerite Bay on the western Antarctic Peninsula shelf during austral summer and fall, 2001 and 2002. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51:1947-1964
- Beaugrand G, Brander KM, Alistair Lindley J, Souissi S, Reid PC (2003) Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature* 426:661-664
- Benfield MC, Grosjean Pi, Culverhouse PF, Irigoien X, Sieracki ME, Lopez-Urrutia A, Dam HG, Hu Q, Davis CS, Hansen A, Pilskaln CH, Riseman EM, Schultz H, Utgoff PE, Gorsky G (2007) Research on automated plankton identification. *Oceanography* 20:172-187
- Bergeron J-P (2009) Nutritional condition of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in connection with mesozooplankton feeding catabolism in the southern Bay of Biscay, NE Atlantic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 377:76-83
- Bigot JL (2009) Stock assessment form of *Sardina pilchardus* in the Gulf of Lions (GSA07). In: General fisheries commission for the Mediterranean scientific advisory committee, Sub-Committee for Stock Assessment, Working Group on Small Pelagic Species, Acona
- Bodiguel X, Maury O, Mellon-Duval C, Roupsard F, Le Guellec A-M, Loizeau V (2009) A dynamic and mechanistic model of PCB bioaccumulation in the European hake (*Merluccius merluccius*). *Journal of Sea Research* 62:124-134

- Bonnet D, Richardson A, Harris R, Hirst A, Beaugrand G, Edwards M, Ceballos S, Diekman R, López-Urrutia A, Valdes L, Carlotti F, Molinero JC, Weikert H, Greve W, Lucic D, Albaina A, Yahia ND, Umani SF, Miranda A, Santos Ad, Cook K, Robinson S, Fernandez de Puelles ML (2005) An overview of *Calanus helgolandicus* ecology in European waters. *Progress In Oceanography* 65:1-53
- Breiman L (2001) Random forests. *Mach Learn* 45:5-32
- Broche P, Devenon J-L, Forget P, de Maistre J-C, Naudin J-J, Cauwet G (1998) Experimental study of the Rhone plume. Part I: physics and dynamics. *Oceanologica Acta* 21:725-738
- Calbet A, Garrido S, Saiz E, Alcaraz M, Duarte CM (2001) Annual zooplankton succession in coastal NW Mediterranean waters: the importance of the smaller size fractions. *Journal of Plankton Research* 23:319-331
- Checkley DM, Jr., Davis RE, Herman AW, Jackson GA, Beanlands B, Regier LA (2008) Assessing plankton and other particles in situ with the SOLOPC. *Limnology and Oceanography* 53:2123-2136
- Chu D, Foote KG, Stanton TK (1993) Further analysis of target strength measurements of Antarctic krill at 38 and 120 kHz: Comparison with deformed cylinder model and inference of orientation distribution. *The Journal of the Acoustical Society of America* 93:2985-2988
- Chu D, Wiebe PH (2005) Measurements of sound-speed and density contrasts of zooplankton in Antarctic waters. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 62:818-831
- Conan P, Pujo-Pay M, Raimbault P, Leveau M (1998) Variabilité hydrologique et biologique du golfe du Lion. I. Transports en azote et productivité potentielle. *Oceanologica Acta* 21:751-765
- Conway HL, Whitley TE (1979) Distribution, fluxes and biological utilization of inorganic nitrogen during a spring bloom in the New York Bight. *Journal of Marine Research* 37:657-668
- Costalago D, Tecchio S, Palomera I, Álvarez-Calleja I, Ospina-Álvarez A, Raicevich S (2011) Ecological understanding for fishery management: Condition and growth of anchovy late larvae during different seasons in the Northwestern Mediterranean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 93:350-358
- Coste B (1977) Rôle des apports nutritifs rhodaniens sur la production organique des eaux du golfe du Lion et ses abords. *Annales de l'Institut Océanographique* 53:189-202
- Culverhouse PF, Williams R, Benfield M, Flood PR, Sell AF, Mazzocchi MG, Buttino I, Sieracki M (2006) Automatic image analysis of plankton: future perspectives. *Marine Ecology Progress Series* 312:297-309
- Cury P, Shannon L, Shin YJ (2001) The functioning of marine ecosystems, Reykjavik Conference on Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem, 1-4 October, Reykjavik, Iceland.
- Daly KL, Macauley MC (1988) Abundance and distribution of krill in the ice edge zone of the Weddell Sea, austral spring 1983. *Deep-Sea Research* 35:21-41
- Davies DL, Bouldin DW (1979) A Cluster Separation Measure Pattern Analysis and Machine Intelligence:224-227
- Davis CS, Gallager SM, Berman MS, Haury LR, Strickler JR (1992) The Video Plankton Recorder (VPR): Design and initial results. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 36:67-81
- Demer DA, Hewitt RP (1995) Bias in acoustic biomass estimates of *Euphausia superba* due to diel vertical migration. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42:455-475

- Demer DA, Martin LV (1995) Zooplankton target strength: Volumetric or areal dependence? *The Journal of the Acoustical Society of America* 98:1111-1118
- Diaz F, Naudin J-J, Courties C, Rimmelin P, Oriol L (2008) Biogeochemical and ecological functioning of the low-salinity water lenses in the region of the Rhone River freshwater influence, NW Mediterranean Sea. *Continental Shelf Research* 28:1511-1526
- Diaz F, Raimbault P, Conan P (2000) Small-scale study of primary productivity during spring in a Mediterranean coastal area (Gulf of Lions). *Continental Shelf Research* 20:975-996
- Ducklow HW, Baker K, Martinson DG, Quetin LB, Ross RM, Smith RC, Stammerjohn SE, Vernet M, Fraser W (2007) Marine pelagic ecosystems: the West Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362:67-94
- Durrieu de Madron X, Guieu C, Sempéré R, Conan P, Cossa D, D'Ortenzio F, Estournel C, Gazeau F, Rabouille C, Stemmann L, Bonnet S, Diaz F, Koubbi P, Radakovitch O, Babin M, Baklouti M, Bancon-Montigny C, Belviso S, Bensoussan N, Bonsang B, Bouloubassi I, Brunet C, Cadiou JF, Carlotti F, Chami M, Charmasson S, Charrière B, Dachs J, Doxaran D, Dutay JC, Elbaz-Poulichet F, Eléaume M, Eyrolles F, Fernandez C, Fowler S, Francour P, Gaertner JC, Galzin R, Gasparini S, Ghigliione JF, Gonzalez JL, Goyet C, Guidi L, Guizien K, Heimbürger LE, Jacquet SHM, Jeffrey WH, Joux F, Le Hir P, Leblanc K, Lefèvre D, Lejeusne C, Lemé R, Loÿe-Pilot MD, Mallet M, Méjanelle L, Mélin F, Mellon C, Mérigot B, Merle PL, Migon C, Miller WL, Mortier L, Mostajir B, Mousseau L, Moutin T, Para J, Pérez T, Petrenko A, Poggiale JC, Prieur L, Pujo-Pay M, Pulido V, Raimbault P, Rees AP, Ridame C, Rontani JF, Ruiz Pino D, Sicre MA, Taillandier V, Tamburini C, Tanaka T, Taupier-Letage I, Tedetti M, Testor P, Thébaud H, Thouvenin B, Touratier F, Tronczynski J, Ulses C, Van Wambeke F, Vantrepotte V, Vaz S, Verney R (2011) Marine ecosystems' responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography* 91:97-166
- El-Sayed SZ (1996) Historical perspective of research in the Antarctic Peninsula region. In: Ross, R.M., Hofmann, E.E., Quetin, L.B. (Eds.), *Foundations for Ecological Research west of the Antarctic Peninsula*, Antarctic Research Series, vol. 70. American Geophysical Union, Washington, DC,;1-13
- Espinasse B, Zhou M, Zhu Y, Hazen E, Friedlaender A, Nowacek D, Chu D, Carlotti F (2012) Austral fall-winter transition of mesozooplankton assemblages and krill aggregations in an embayment west of the Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series* 452:63-80
- Estournel C, Durrieu de Madron X, Marsaleix P, Auclair F, Julliand C, Vehil R (2003) Observation and modeling of the winter coastal oceanic circulation in the Gulf of Lion under wind conditions influenced by the continental orography (FETCH experiment). *J Geophys Res* 108:8059
- Everson I (2000) Distribution and standing stock—the Southern Ocean. In: Everson I (ed) *Krill biology, ecology and fisheries*. Blackwell, Cambridge:63-79
- Fernández de Puellas ML, Alemany F, Jansá J (2007) Zooplankton time-series in the Balearic Sea (Western Mediterranean): Variability during the decade 1994–2003. *Progress in Oceanography* 74:329-354
- Friedlaender AS, Halpin PN, Qian SS, Lawson G, Wiebe P, Thiele D, Read AJ (2006) Whale distribution in relation to prey abundance and oceanographic processes in shelf waters of the Western Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series* 317:297-310

- Gaardsted F, Tande KS, Basedow SL (2010) Measuring copepod abundance in deep-water winter habitats in the NE Norwegian Sea: intercomparison of results from laser optical plankton counter and multinet. *Fisheries Oceanography* 19:480-492
- Gaardsted F, Tande KS, Pedersen O-P (2011) Vertical distribution of overwintering *Calanus finmarchicus* in the NE Norwegian Sea in relation to hydrography. *Journal of Plankton Research* 33:1477-1486
- Gaedke U (1993) Ecosystem analysis based on biomass size distributions: A case study of a plankton community in a large lake. *Limnology and Oceanography* 38:112-127
- García-Comas C, Stemmann L, Ibanez F, Berline L, Mazzocchi MG, Gasparini S, Picheral M, Gorsky G (2011) Zooplankton long-term changes in the NW Mediterranean Sea: Decadal periodicity forced by winter hydrographic conditions related to large-scale atmospheric changes? *Journal of Marine Systems* 87:216-226
- Garibotti IA, Vernet M, Ferrario ME, Smith RC, Ross RM, Quetin LB (2003) Phytoplankton spatial distribution patterns along the western Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Marine Ecology Progress Series* 261:21-39
- Gasparini S (2007) PLANKTON IDENTIFIER: a software for automatic recognition of planktonic organisms., http://www.obs-vlfr.fr/~gaspari/Plankton_Identifier/index.php.
- Gaudy R, Bianchi M, Pagano M, Soto Y (1996) Cross frontal variability in hydrological and biological structures observed in a river plume area (Rhône mouth, NW Mediterranean Sea). *Hydrobiologia* 324:131-140
- Gaudy R, Youssara F, Diaz F, Raimbault P (2003) Biomass, metabolism and nutrition of zooplankton in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oceanologica Acta* 26:357-372
- Giannoulaki M, Pyrounaki MM, Liorzou B, Leonori I, Valavanis VD, Tsagarakis K, Bigot JL, Roos D, De Felice A, Campanella F, Somarakis S, Arneri E, Machias A (2011) Habitat suitability modelling for sardine juveniles (*Sardina pilchardus*) in the Mediterranean Sea. *Fisheries Oceanography* 20:367-382
- Gilabert J (2001) Short-term variability of the planktonic size structure in a Mediterranean coastal lagoon. *Journal of Plankton Research* 23:219-226
- González-Quirós R, Checkley DM, Jr. (2006) Occurrence of fragile particles inferred from optical plankton counters used in situ and to analyze net samples collected simultaneously. *J Geophys Res* 111:C05S06
- Gorsky G, Ohman MD, Picheral M, Gasparini S, Stemmann L, Romagnan J-B, Cawood A, Pesant S, García-Comas C, Prejger F (2010) Digital zooplankton image analysis using the ZooScan integrated system. *Journal of Plankton Research* 32:285-303
- Grosjean P, Picheral M, Warembourg C, Gorsky G (2004a) Enumeration, measurement and identification of net zooplankton samples using the ZOOSCAN digital imaging system. *ICES Journal of Marine Science* 61:518-525
- Hagen W, Van Vleet ES, Kattner G (1996) Seasonal lipid storage as overwintering strategy of Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series* 134:85-89
- Hall SJ, Mainprize B (2004) Towards ecosystem-based fisheries management. *Fish and Fisheries* 5:1-20
- Harris RP, Wiebe PH, Lenz J, Skjoldal HR, Huntley ME (2000) ICES Zooplankton methodology manual. Academic Press, London
- Heath MR, Dunn J, Fraser JG, Hay SJ, Madden H (1999) Field calibration of the Optical Plankton Counter with respect to *Calanus finmarchicus*. *Fisheries Oceanography* 8:13-24
- Helaouët P, Beaugrand G (2007) Macroecology of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* in the North Atlantic Ocean and adjacent seas. *Marine Ecology Progress Series* 345:147-165

- Herman AW, Beanlands B, Phillips EF (2004b) The next generation of Optical Plankton Counter: the Laser-OPC. *Journal of Plankton Research* 26:1135-1145
- Herman AW, Harvey M (2006) Application of normalized biomass size spectra to laser optical plankton counter net intercomparisons of zooplankton distributions. *Journal of Geophysical Research* 111:1-9
- Hofmann EE, Klinck JM, Costa DP, Daly KL, Torres JJ, Fraser W (2002) US Southern Ocean Global Ocean Ecosystems Dynamics Program. *Oceanography* 15:64-74
- Hofmann EE, Klinck JM, Lascara CM, Smith DA (1996) Water mass distribution and circulation west of the Antarctic Peninsula and including Bransfield strait. In: Ross, R.M., Hofmann, E.E., Quetin, L.B. (Eds.), *Foundations for Ecological Research West of the Antarctic Peninsula*, Antarctic Research Series, vol. 70. . American Geophysical Union, Washington, DC:61-80
- Hofmann EE, Klinck JM, Loscarnini RA, Fach BA, Murphy EJ (1988) Krill transport in the Scotia Sea and environs. *Antarctic Science* 10:210-231
- Hopkins TL (1985) The zooplankton community of Croker Passage, Antarctic Peninsula. *Polar Biology* 4:161-170
- Hopkins TL, Lancraft TM, Torres JJ, Donnelly J (1993) Community structure and trophic ecology of zooplankton in the scotia sea marginal ice zone in winter (1988). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 40:81-105
- Hu ZY, Petrenko AA, Doglioli AM, Dekeyser I (2011) Study of a mesoscale anticyclonic eddy in the western part of the Gulf of Lion. *Journal of Marine Systems* 88:3-11
- Huntley ME, González A, Zhu Y, Zhou M, Irigoien X (2000) Zooplankton dynamics in a mesoscale eddy-jet system off California. *Marine Ecology Progress Series* 201:165-178
- Huntley ME, Nordhausen W, Lopez MDG (1994) Elemental composition, metabolic activity and growth of Antarctic krill *Euphausia superba* during winter. . *Mar Ecol Prog Ser* 107:23-40
- Ikeda T, Dixon P (1982) Body shrinkage as a possible overwintering mechanism of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana. . *J Exp Mar Biol Ecol* 62:143-151
- Jackson GA, Checkley Jr DM (2011) Particle size distributions in the upper 100 μm water column and their implications for animal feeding in the plankton. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 58:283-297
- Jackson GA, Maffione R, Costello DK, Alldredge AL, Logan BE, Dam HG (1997) Particle size spectra between 1 μm and 1 cm at Monterey Bay determined using multiple instruments. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 44:1739-1767
- Jennings S (2005) Indicators to support an ecosystem approach to fisheries. *Fish and Fisheries* 6:212-232
- Kerr SR, Dickie LM (2001) *The biomass theory: a predator-prey theory of aquatic production.*, Vol. Columbia University Press.
- Klinck JM, Hofmann EE, Beardsley RC, Salihoglu B, Howard S (2004) Water-mass properties and circulation on the west Antarctic Peninsula Continental Shelf in Austral Fall and Winter 2001. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51:1925-1946
- Labat J-P, Gasparini S, Mousseau L, Prieur L, Boutoute M, Mayzaud P (2009) Mesoscale distribution of zooplankton biomass in the northeast Atlantic Ocean determined with an Optical Plankton Counter: Relationships with environmental structures. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 56:1742-1756
- Lascara CM, Hofmann EE, Ross RM, Quetin LB (1999) Seasonal variability in the distribution of Antarctic krill, *Euphausia superba*, west of the Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 46:951-984

- Laws R (1985) The ecology of the Southern Ocean. *Ocean Am Sci* 73:26-40
- Lawson GL, Wiebe PH, Ashjian CJ, Chu D, Stanton TK (2006) Improved parametrization of Antarctic krill target strength models. *The Journal of the Acoustical Society of America* 119:232-242
- Lawson GL, Wiebe PH, Ashjian CJ, Gallager SM, Davis CS, Warren JD (2004) Acoustically-inferred zooplankton distribution in relation to hydrography west of the Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51:2041-2072
- Lefevre D, Minas HJ, Minas M, Robinson C, Le B. Williams PJ, Woodward EMS (1997) Review of gross community production, primary production, net community production and dark community respiration in the Gulf of Lions. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 44:801-832
- Licandro P, Icardi P (2009) Basin scale distribution of zooplankton in the Ligurian Sea (north-western Mediterranean) in late autumn. *Hydrobiologia* 617:17-40
- Loeb V, Siegel V, Holm-Hansen O, Hewitt R, Fraser W, Trivelpiece W, Trivelpiece S (1997) Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* 387:897-900
- Lopez MDG, Huntley ME (1995) Feeding and diel vertical migration cycles of *Metridia gerlachei* (Giesbrecht) in coastal waters of the Antarctic Peninsula. *Polar Biology* 15:21-30
- Lorthiois T, Doxaran D, Chami M (2012) Daily and seasonal dynamics of suspended particles in the Rhône River plume based on remote sensing and field optical measurements. *Geo-Marine Letters* 32:89-101
- Ludwig W, Dumont E, Meybeck M, Heussner S (2009) River discharges of water and nutrients to the Mediterranean and Black Sea: Major drivers for ecosystem changes during past and future decades? *Progress In Oceanography* 80:199-217
- MacIntyre S, Alldredge AL, Gotschalk CC (1995) Accumulation of Marine Snow at Density Discontinuities in the Water Column. *Limnology and Oceanography* 40:449-468
- Marin VH, Schnack-Schiel SB (1993) The occurrence of *Rhincalanus gigas*, *Calanoides acutus*, and *Calanus propinquus* (Copepoda: Calanoida) in late May in the area of the Antarctic Peninsula. *Polar Biology* 13:35-40
- Marr J (1962) The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). . 'Discovery' Rep 32:33-464
- Marschall H-P (1988) The overwintering strategy of Antarctic krill under the pack-ice of the Weddell Sea. *Polar Biology* 9:129-135
- Ménard F, Dallot S, Thomas G, Braconnot JC (1994) Temporal fluctuations of two Mediterranean salp populations from 1967 to 1990. Analysis of the influence of environmental variables using a Markov chain model *Marine Ecology Progress Series* 104:139-152
- Meyer B, Auerswald L, Siegel V, Spahi, Pape C, Fach BA, Teschke M, Lopata AL, Fuentes V (2010) Seasonal variation in body composition, metabolic activity, feeding, and growth of adult krill *Euphausia superba* in the Lazarev Sea. *Marine Ecology Progress Series* 398:1-18
- Mikkelsen O, Pejrup M (2001) The use of a LISST-100 laser particle sizer for in-situ estimates of floc size, density and settling velocity. *Geo-Marine Letters* 20:187-195
- Millot C (1990) The Gulf of Lions' hydrodynamics. *Continental Shelf Research* 10:885-894
- Millot C (1999) Circulation in the Western Mediterranean Sea. *Journal of marine systems* 20:423-442
- Millot C, Taupier-Letage I (2005) Circulation in the Mediterranean Sea, Eds. Saliot, A., *The Handbook of Environmental Chemistry*, Heidelberg, Springer-Verlag, 5 (K), 29-66.

- Millot C, Wald L (1980) The effects of Mistral wind on the Ligurian Current near Provence. *Oceanologica Acta* 4:399-402
- Molinero JC, Ibanez F, Nival P, Buecher E, Souissi S (2005) North Atlantic climate and northwestern Mediterranean plankton variability. *limnol oceanograph* 50:1213-1220
- Molinero JC, Ibanez F, Souissi S, Buecher E, Dallot S, Nival P (2008) Climate control on the long-term anomalous changes of zooplankton communities in the Northwestern Mediterranean. *Global Change Biology* 14:11-26
- Moloney CL, Field JG (1989) General allometric equations for rates of nutrient uptake, ingestion, and respiration in plankton organisms. *Limnol Oceanogr* 34:1290-1299
- Naudin J-J, Cauwet G, Fajon C, Oriol L, Terzić S, Devenon J-L, Broche P (2001) Effect of mixing on microbial communities in the Rhone River plume. *Journal of Marine Systems* 28:203-227
- Nicol S (2003) Living krill, zooplankton and experimental investigations: a discourse on the role of krill and their experimental study in marine ecology. *Marine & Freshwater Behaviour & Physiology* 36:191-205
- Nicolle A, Garreau P, Liorzou B (2009) Modelling for anchovy recruitment studies in the Gulf of Lions (Western Mediterranean Sea). *Ocean Dynamics* 59:953-968
- Niiler PP, Amos AF, Hu J-H (1991) Water masses and 200m relative geostrophic circulation in the western Bransfield Strait region. *Deep-Sea Research II* 38:943-959S
- Nowacek DP, Friedlaender AS, Halpin PN, Hazen EL, Johnston DW, Read AJ, Espinasse B, Zhou M, Zhu Y (2011) Super-Aggregations of Krill and Humpback Whales in Wilhelmina Bay, Antarctic Peninsula. *PLoS One* 6:e19173
- Nowaczyk A (2011) Communautés métazooplanctoniques de la zone épipélagique de deux environnements contrastés, le plateau des Kerguelen et la mer Méditerranée : caractérisation, distribution spatiale et rôle dans l'écosystème. Université de la méditerranée, Marseille
- Nowaczyk A, Carlotti F, Thibault-Botha D, Pagano M (2011) Distribution of epipelagic metazooplankton across the Mediterranean Sea during the summer BOUM cruise. *Biogeosciences* 8:2159-2177
- Ohman MD, Powell JR, Picheral M, Jensen DW (2012) Mesozooplankton and particulate matter responses to a deep-water frontal system in the southern California Current System. *Journal of Plankton Research*
- Oresland V (1995) Winter population structure and feeding of the chaetognath *Eukrohnia hamata* and the copepod *Euchaeta antarctica* in Gerlache Strait, Antarctic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series* 119:77-86
- Pagano M, Gaudy R, Thibault D, Locht F (1993) Vertical migrations and feeding rhythms of mesozooplanktonic organisms in the Rhône River Plume area (North-west Mediterranean Sea). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 37:251-269
- Palomera I, Olivar MP, Salat J, Sabatés A, Coll M, García A, Morales-Nin B (2007) Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: An ecological review. *Progress In Oceanography* 74:377-396
- Perissinotto R, Pakhomov EA, McQuaid CD, Froneman PW (1997) In situ grazing rates and daily ration of Antarctic krill *Euphausia superba* feeding on phytoplankton at the Antarctic Polar Front and the Marginal Ice Zone. *Marine Ecology Progress Series* 160:77-91
- Petrenko A, Dufau C, Estournel C (2008) Barotropic eastward currents in the western Gulf of Lion, north-western Mediterranean Sea, during stratified conditions. *Journal of Marine Systems* 74:406-428

- Petrenko AA (2003) Variability of circulation features in the Gulf of Lion NW Mediterranean Sea. Importance of inertial currents. *Oceanologica Acta* 26:323-338
- Picheral M, Guidi L, Stemmann L, Karl DM, Iddaoud G, Gorsky G (2010) The Underwater Vision Profiler 5: An advanced instrument for high spatial resolution studies of particle size spectra and zooplankton. *LIMNOLOGY and OCEANOGRAPHY: METHODS* 8:462-473
- Planque B, Bellier E, Lazure P (2007) Modelling potential spawning habitat of sardine (*Sardina pilchardus*) and anchovy (*Engraulis encrasicolus*) in the Bay of Biscay. *Fisheries Oceanography* 16:16-30
- Planque B, Lazure P, Jégou A-M (2004) Detecting hydrological landscapes over the Bay of Biscay continental shelf in spring. *Climate Research* 28:41-52
- Platt T, Denman K (1977) Organisation in the pelagic ecosystem. *Helgolander Wiss Meeresunters* 30:575-581
- Platt T, Denman K (1978) The structure of pelagic marine ecosystem. *Rapp Pv Reun Cons Int Explor Mer* 173:60-65
- Plounevez S, Champalbert G (2000) Diet, feeding behaviour and trophic activity of the anchovy (*Engraulis encrasicolus* L.) in the Gulf of Lions (Mediterranean Sea). *Oceanologica Acta* 23:175-192
- Poulet SA, Laabir M, Chaudron Y (1996) Characteristic features of zooplankton in the Bay of Biscay. *Scientia Marina* 60(Suppl. 2):79-95
- Price HJ, Boyd KR, Boyd CM (1988) Omnivorous feeding behavior of the Antarctic krill *Euphausia superba*. *Marine Biology* 97:67-77
- Pujo-Pay M, Conan P, Joux F, Oriol L, Naudin JJ, Cauwet G (2006) Impact of phytoplankton and bacterial production on nutrient and DOM uptake in the Rhône River plume (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 315:43-54
- Quetin LB, Ross RM (1991) Behavioural and physiological characteristics of the Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Am Zool* 31:49-63
- Quetin LB, Ross RM, Clarke A (1994) Krill energetics: seasonal and environmental aspects of the physiology of *Euphausia superba*. In: El-Sayed, S.Z. (Ed.), *Southern Ocean Ecology: the BIOMASS perspective*. Cambridge University Press, Cambridge:165-184
- R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing., Vol. R Foundation for Statistical Computing, Vienne, Austria
- Rakotomalala R (2005) TANAGRA : une plate-forme d'expérimentation pour la fouille de données. *Modulad* 32:71-85
- Rasband WS (2005) ImageJ, U. S. National Institutes of Health. Bethesda, MD, USA. <http://rsbinfo.nih.gov/ij/>
- Raybaud V, Nival P, Mousseau L, Gubanova A, Altukhov D, Khvorov S, Ibañez F, Andersen V (2008) Short term changes in zooplankton community during the summer-autumn transition in the open NW Mediterranean Sea: species composition, abundance and diversity. *Biogeosciences* 5:1765-1782
- Razouls C, Kouwenberg JHM (1993) Spatial distribution and seasonal variation of mesozooplankton biomass in the Gulf of Lions (northwestern Mediterranean) *Oceanologica acta* 16:393-401
- Reynolds CS (2008) A Changing Paradigm of Pelagic Food Webs. *International Review of Hydrobiology* 93:517-531
- Riandey V (2005) Etude de la structure de taille des populations zooplanctoniques dans différents écosystèmes marins. Apports des nouveaux appareils automatisés d'observation, Thèse de doctorat, Université de la Méditerranée, Marseille

- Riandey V, Champalbert G, Carlotti F, Taupier-Letage I, Thibault-Botha D (2005) Zooplankton distribution related to the hydrodynamic features in the Algerian Basin (western Mediterranean Sea) in summer 1997. *Deep Sea Research I* 52:2029-2048
- Robinson C, Steinberg DK, Anderson TR, Arístegui J, Carlson CA, Frost JR, Ghiglione JF, Hernández-León S, Jackson GA, Koppelman R, Quéguiner B, Ragueneau O, Rassoulzadegan F, Robison BH, Tamburini C, Tanaka T, Wishner KF, Zhang J (2010) Mesopelagic zone ecology and biogeochemistry - a synthesis. *Deep Sea Research II* 57:1504-1508
- Rodriguez J, Jiménez-Gómez F, Blanco JM, Figueroa FL (2002) Physical gradients and spatial variability of the size structure and composition of phytoplankton in the Gerlache Strait (Antarctica). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49:693-706
- Ross RM, Quetin LB (2000) Reproduction in Euphausiids. In: Everson, I. (Ed.), *Krill: Biology, Ecology, and Fisheries*. Blackwell Science Ltd, Oxford:150-181
- Sabatés A, Olivar MP, Salat J, Palomera I, Alemany F (2007) Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. *Progress in Oceanography* 74:355-376
- Saulquin B, Gohin F, Garrello R (2011) Regional Objective Analysis for Merging High-Resolution MERIS, MODIS/Aqua, and SeaWiFS Chlorophyll-a Data From 1998 to 2008 on the European Atlantic Shelf. *Ieee Transactions On Geoscience And Remote Sensing* 49:143-154
- Schnack-Schiel SB, Hagen W (1994) Life cycle strategies and seasonal variations in distribution and population structure of four dominant calanoid copepod species in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *Journal of Plankton Research* 16:1543-1566
- Schultes S, Lopes RM (2009) Laser Optical Plankton Counter and Zooscan intercomparison in tropical and subtropical marine ecosystems. *Limnology and Oceanography: Methods* 7:771-784
- Sieburth JM, Smetacek V, Lenz J (1978) Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography* 23:1256-1263
- Siegel V (2005) Distribution and population dynamics of *Euphausia superba*: summary of recent findings. *Polar Biology* 29:1-22
- Sieracki CK, Sieracki ME, Yentsch CS (1998) An imaging-in-flow system for automated analysis of marine microplankton. *Marine Ecology Progress Series* 168:285-296
- Simpson JH (1997) Physical processes in the ROFI regime. *Journal of Marine Systems* 12:3-15
- Siokou-Frangou I, Christaki U, Mazzocchi MG, Montresor M, Ribera d'Alcala M, Vaqué D, Zingone A (2010) Plankton in the open Mediterranean Sea: a review. *Biogeosciences* 7:1543-1586
- Slagstad D, Downing K, Carlotti F, Hirche H-J (1999) Modelling the carbon export and air-sea flux of CO₂ in the Greenland Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 46:1511-1530
- Smith DA, Hofmann EE, Klinck JM, Lascara CM (1999) Hydrography and circulation of the West Antarctic Peninsula Continental Shelf. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 46:925-949
- Sommer U, Stibor H (2002) Copepoda - Cladocera - Tunicata: The role of three major mesozooplankton groups in pelagic food webs. *Ecological Research* 17:161-174
- Sommer U, Stibor H, Katechakis A, Sommer F, Hansen T (2002) Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: primary production. *Hydrobiologia* 484:11-20

- Sourisseau M, Carlotti F (2006) Spatial distribution of zooplankton size spectra on the French continental shelf of the Bay of Biscay during spring 2000 and 2001. *Journal of Geophysical Research* 111:C05S09
- Sundquist ET (1993) The global carbon dioxide budget. *Science* 259:934-941
- Thiele D, Chester ET, Moore SE, Sirovic A, Hildebrand JA, Friedlaender AS (2004) Seasonal variability in whale encounters in the Western Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51:2311-2325
- Torres JJ, Donnelly J, Hopkins TL, Lancraft TM, Aarset AV, Ainley DG (1994) Proximate composition and overwintering strategies of Antarctic micronektonic Crustacea. *Mar Ecol Prog Ser* 113:221-232
- Vandromme P (2010) Évolution décennale du zooplancton de la Mer Ligure en relation avec les fluctuations environnementales. De l'imagerie à la modélisation basée en taille., Université Paris VI,
- Wiebe P, Ashjian C, Gallagher S, Davis C, Lawson G, Copley N (2004) Using a high-powered strobe light to increase the catch of Antarctic krill. *Marine Biology* 144:493-502
- Wiebe P, Boyd S, Cox J (1975) Relationships between zooplankton displacement volume, wet weight, dry weight, and carbon. *Fishery Bulletin* 73:777-786
- Wiebe P, Burt KH, Boyd SH, Morton AW (1976) A multiple opening/closing net and environmental sensing system for sampling zooplankton. *Journal of Marine Research* 34:341-354
- Wiebe PH, Benfield MC (2003) From the Hensen net toward four-dimensional biological oceanography. *Progress In Oceanography* 56:7-136
- Wiebe PH, Morton AW, Bradley AM, Backus RH, Craddock JE, Barber V, Cowles TJ, Flierl GR (1985) New development in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. *Marine Biology* 87:313-323
- Williams R, Conway DVP, Hunt HG (1994) The role of copepods in the planktonic ecosystems of mixed and stratified waters of the European shelf seas. *Hydrobiologia* 292-293:521-530
- Yurista P, Kelly JR, Miller S (2005) Evaluation of optically acquired zooplankton size-spectrum data as a potential tool for assessment of condition in Great Lakes. *Environment management* 35:34-44
- Zhang X, Dam HG (1997) Downward export of carbon by diel migrant mesozooplankton in the central equatorial Pacific. *Deep Sea Research II* 44:2191-2202
- Zhou M (2006) What determines the slope of a plankton biomass spectrum? *Journal of Plankton Research* 28:437-448
- Zhou M, Dorland RD (2004) Aggregation and vertical migration behavior of *Euphausia superba*. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51:2119-2137
- Zhou M, Huntley ME (1997) Population dynamics theory of plankton based on biomass spectra. *Marine Ecology Progress Series* 159:61-73
- Zhou M, Niiler PP, Hu J-H (2002) Surface currents in the Bransfield and Gerlache Straits, Antarctica. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 49:267-280
- Zhou M, Niiler PP, Zhu Y, Dorland RD (2006) The western boundary current in the Bransfield Strait, Antarctica. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 53:1244-1252
- Zhou M, Nordhausen W, Huntley M (1994) ADCP measurements of the distribution and abundance of euphausiids near the Antarctic Peninsula in winter. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 41:1425-1445
- Zhou M, Zhu Y, Peterson JO (2004) In situ growth and mortality of mesozooplankton during the austral fall and winter in Marguerite Bay and its vicinity. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 51:2099-2118

- Zhu Y, Tande KS, Zhou M (2009) Mesoscale physical processes and zooplankton transport-retention in the northern Norwegian shelf region. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56:1922-1933
- Zmijewska MI, Yen J (1993) Seasonal and diel changes in the abundance and vertical distribution of the Antarctic copepod species *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, *Rhincalanus gigas*, *Metridia gerlachei* and *Euchaeta antarctica* (Calanoida) in Croker Passage (Antarctic Peninsula). *Oceanologia* 35:101-127

ANNEXES

**ANNEXE I : DETAILS DES CARACTERISTIQUES DES STATIONS POUR LES
CAMPAGNES COSTEAU 2, 4 ET 6** **153**

**ANNEXE II : DISTRIBUTIONS VERTICALES DE LA TEMPERATURE, DE LA
SALINITE, DE LA CHL-A ET DE LA CONCENTRATION EN PARTICULES LE
LONG DES RADIALES B, C et F POUR LES CAMPAGNES COSTEAU 2, 4 ET 6** **156**

ANNEXE III : PUBLICATION **161**

Tableau A.1 Détails des caractéristiques des stations pour COSTEAU 6 (Janvier). Les abondances et les biomasses zooplanctoniques sont issues de l'analyse des échantillons prélevés au filet, par le ZooScan (> 300 µm d'ESD).

Station	Date	Heure	Latitude	Longitude	Prof.	Abondance		Biomasse humide	
						ind m ⁻³	ind m ⁻²	mg m ⁻³	mg m ⁻²
A1	23/01/2011	06:36	43.001	3.100	25	4536	109548	180	4494
A2	23/01/2011	07:39	42.916	3.167	35	4960	165040	273	9544
A3	23/01/2011	08:45	42.833	3.234	60	6423	385270	594	35622
A4	23/01/2011	09:46	42.749	3.300	80	3956	330040	328	26263
A5	23/01/2011	11:40	42.667	3.367	90	1813	164498	92	8294
A6	23/01/2011	12:48	42.584	3.433	100	1789	175877	77	7725
A7	23/01/2011	14:22	42.500	3.500	170	2232	379335	71	12112
B1	24/01/2011	16:34	43.200	3.332	20	26650	463320	677	13545
B2	24/01/2011	14:54	43.100	3.421	45	2305	101396	82	3707
B3	24/01/2011	13:44	43.000	3.500	80	4134	318166	171	13655
B4	24/01/2011	12:10	42.902	3.584	90	2118	190816	95	8573
C1	25/01/2011	08:31	43.467	4.000	20	4433	85901	154	3079
C2	25/01/2011	09:15	43.383	4.000	45	8215	357167	267	12030
C3	25/01/2011	10:13	43.300	3.983	75	1520	113846	83	6224
C4	25/01/2011	11:10	43.217	3.983	80	3134	237219	101	8058
C5	25/01/2011	12:07	43.133	3.983	85	3392	285980	100	8500
C6	25/01/2011	13:05	43.050	3.983	90	1888	164315	69	6237
C7	25/01/2011	14:01	42.967	4.000	90	1173	108109	77	6958
C8	25/01/2011	15:14	42.883	4.000	130	2584	327064	104	13582
D1	26/01/2011	15:41	43.367	4.417	17	7850	134655	230	3909
D2	26/01/2011	14:34	43.300	4.433	40	3289	124912	78	3139
D3	26/01/2011	13:41	43.217	4.417	65	2461	151169	74	4781
D4	26/01/2011	12:48	43.117	4.417	75	2385	172202	57	4268
D5	26/01/2011	11:50	43.050	4.417	90	3948	341117	121	10846
D6	26/01/2011	10:06	42.967	4.433	110	1414	154795	63	6899
D7	26/01/2011	08:30	42.883	4.433	270	933	248763	34	9273
D8	26/01/2011	06:39	42.783	4.417	200	275	54883	14	2752
E1	27/01/2011	06:02	43.283	4.800	50	1784	84436	51	2567
E2	27/01/2011	06:52	43.217	4.800	85	1164	96766	35	2994
E3	27/01/2011	08:09	43.133	4.800	95	1979	184001	53	4998
E4	27/01/2011	09:09	43.050	4.800	100	1798	176316	73	7267
E5	27/01/2011	10:06	42.967	4.783	300	724	212985	29	8790
F1	27/01/2011	16:55	43.233	5.283	55	6071	318450	202	11124
F2	27/01/2011	15:38	43.175	5.200	80	1946	151770	73	5808
F3	27/01/2011	14:38	43.101	5.129	100	968	94616	27	2697
F4	27/01/2011	13:55	43.071	5.077	130	1449	180857	53	6930

Tableau A.2 Détails des caractéristiques des stations pour COSTEAU 4 (Avril). Les abondances et les biomasses zooplanctoniques sont issues de l'analyse des échantillons prélevés au filet, par le ZooScan (> 300 μm d'ESD).

Station	Date	Heure	Latitude	Longitude	Prof.	Abondance		Biomasse humide	
						ind m ⁻³	ind m ⁻²	mg m ⁻³	mg m ⁻²
A1	27/04/2010	12:48	43.000	3.083	25	10575	255780	552	13805
A2	27/04/2010	11:30	42.917	3.150	36	7834	289699	734	26419
A3	27/04/2010	10:19	42.817	3.233	55	3325	183652	180	9879
A4	27/04/2010	09:10	42.750	3.283	80	1429	116227	94	7542
A5	27/04/2010	07:58	42.667	3.367	80	1652	135730	174	13943
A6	27/04/2010	06:38	42.583	3.417	100	1607	158819	105	10548
A7	27/04/2010	05:11	42.483	3.483	145	301	43870	25	3649
B1	28/04/2010	05:10	43.200	3.333	20	5591	110601	257	5148
B2	28/04/2010	06:35	43.083	3.417	50	2685	140496	321	16053
B3	28/04/2010	08:15	42.983	3.483	80	1972	161982	173	13829
B4	28/04/2010	09:40	42.900	3.583	90	1730	156998	162	14550
B5	28/04/2010	11:10	42.800	3.650	150	475	74350	56	8398
B6	28/04/2010	13:15	42.700	3.750	200	1892	366163	109	21755
B7	28/04/2010	15:00	42.600	3.817	265	1567	400995	93	24763
B8	28/04/2010	16:20	42.533	3.867	200	1519	295857	90	18033
C1	29/04/2010	13:55	43.467	4.000	20	13808	266986	1138	22765
C2	29/04/2010	12:30	43.383	4.000	45	1665	73791	122	5493
C3	29/04/2010	11:20	43.300	3.983	75	2176	164719	194	14571
C4	29/04/2010	10:08	43.217	3.983	90	2475	217468	201	18045
C5	29/04/2010	08:45	43.133	3.983	90	2568	229458	160	14435
C6	29/04/2010	07:45	43.050	3.983	90	3375	298628	222	19991
C7	29/04/2010	06:20	42.967	4.000	85	1465	124870	112	9536
C8	29/04/2010	05:10	42.883	4.000	140	1051	146810	82	11539
D1	30/04/2010	05:45	43.367	4.417	15	4369	65892	233	3493
D2	30/04/2010	06:45	43.300	4.433	40	3508	139423	265	10616
D3	30/04/2010	08:05	43.217	4.417	65	2497	164649	193	12571
D4	30/04/2010	09:12	43.117	4.417	75	1995	149259	162	12136
D5	30/04/2010	10:25	43.050	4.417	95	2826	270139	234	22258
D6	30/04/2010	11:40	42.967	4.433	115	949	111283	89	10188
D7	30/04/2010	13:20	42.883	4.433	200	685	136158	42	8482
D8	30/04/2010	15:10	42.783	4.417	200	719	140469	49	9733
E1	01/05/2010	10:30	43.283	4.800	50	4513	229448	323	16161
E2	01/05/2010	09:25	43.217	4.800	90	3939	357491	285	25622
E3	01/05/2010	08:40	43.133	4.800	95	2335	221737	206	19554
E4	01/05/2010	07:50	43.050	4.800	100	1603	155238	94	9425
E5	01/05/2010	06:20	42.967	4.783	200	959	188252	60	12041
E6	01/05/2010	05:08	42.883	4.783	200	3246	622864	150	30009
F1	02/05/2010	07:30	43.233	5.267	60	5666	329493	378	22674
F2	02/05/2010	08:35	43.150	5.200	80	2563	200943	162	12935
F3	02/05/2010	10:00	43.083	5.117	100	819	82175	70	7009
F4	02/05/2010	11:10	43.017	5.033	200	1616	319065	93	18588
F5	02/05/2010	12:25	42.967	4.933	200	1444	281034	87	17428
F6	02/05/2010	13:55	42.900	4.850	200	2266	438140	132	26376

Tableau A.3 Détails des caractéristiques des stations pour COSTEAU 2 (Octobre). Les abondances et les biomasses zooplanctoniques sont issues de l'analyse des échantillons prélevé au filet, par le ZooScan (> 300 μm d'ESD).

Station	Date	Heure	Latitude	Longitude	Prof.	Abondance		Biomasse humide	
						ind m ⁻³	ind m ⁻²	mg m ⁻³	mg m ⁻²
D1	03/10/2009	09:22	43.250	5.300	42	2234	93824	181	7592
D2	03/10/2009	12:53	43.150	5.167	95	1520	144414	92	8719
D3	03/10/2009	15:40	43.050	5.033	300	848	254422	51	15361
B1	04/10/2009	04:41	43.133	5.383	85	1318	112045	111	9411
B2	04/10/2009	06:20	43.050	5.267	300	530	159127	45	13372
B3	04/10/2009	08:08	43.000	5.200	300	536	160937	32	9653
E3	04/10/2009	11:20	43.100	5.000	95	1708	162296	99	9447
E2	04/10/2009	13:54	43.200	5.133	90	2767	248989	219	19684
E1	04/10/2009	15:43	43.300	5.267	65	2647	172029	194	12579
F1	05/10/2009	05:31	43.267	5.000	75	2831	212320	147	11045
F2	05/10/2009	08:03	43.133	5.000	100	1575	157542	124	12416
F3	05/10/2009	09:52	43.000	5.000	170	662	112498	45	7650
G3	05/10/2009	11:07	43.000	4.900	115	1348	155052	102	11744
G2	05/10/2009	13:25	43.133	4.900	95	2349	223185	157	14941
G1	05/10/2009	15:55	43.267	4.900	75	4479	335909	259	19412
H1	06/10/2009	05:17	43.267	4.800	65	3413	221827	202	13128
H3	06/10/2009	07:16	43.000	4.800	100	2662	266192	173	17324
I3	06/10/2009	08:40	43.000	4.700	100	1449	144866	110	11002
I2	06/10/2009	10:57	43.133	4.700	75	1935	145093	113	8487
I1	06/10/2009	13:02	43.267	4.700	50	3767	188326	247	12366
H2	06/10/2009	14:48	43.133	4.800	85	1664	141471	95	8099
J1	07/10/2009	05:25	43.267	4.600	40	2015	80582	96	3841
J2	07/10/2009	07:16	43.133	4.600	75	2037	152789	120	9002
J3	07/10/2009	09:05	43.000	4.600	100	1279	127890	100	10010

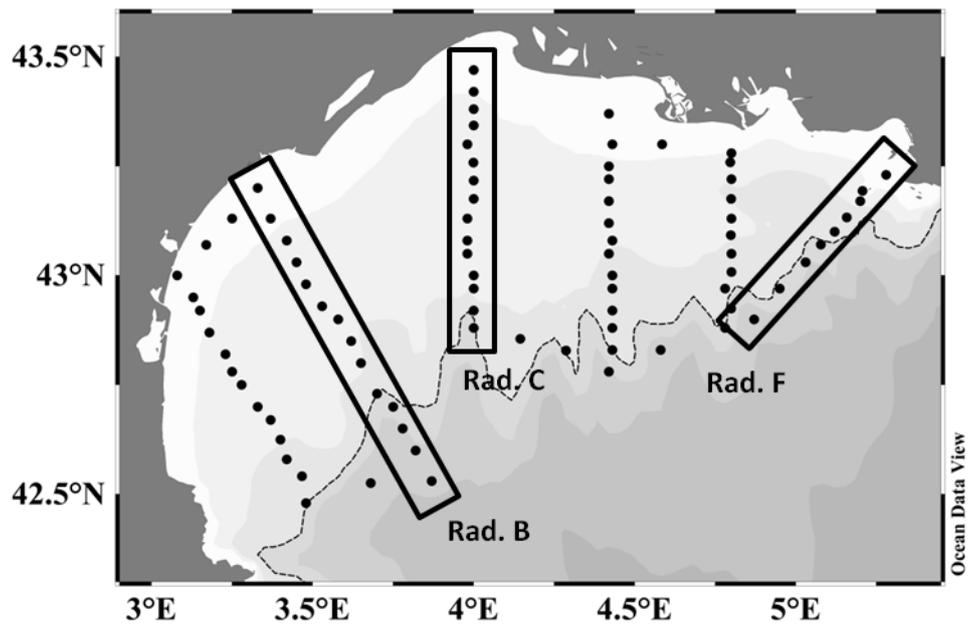


Figure A.1 Positions des stations durant COSTEAU 6. Les radiales B, C et D sont encadrées en noir.

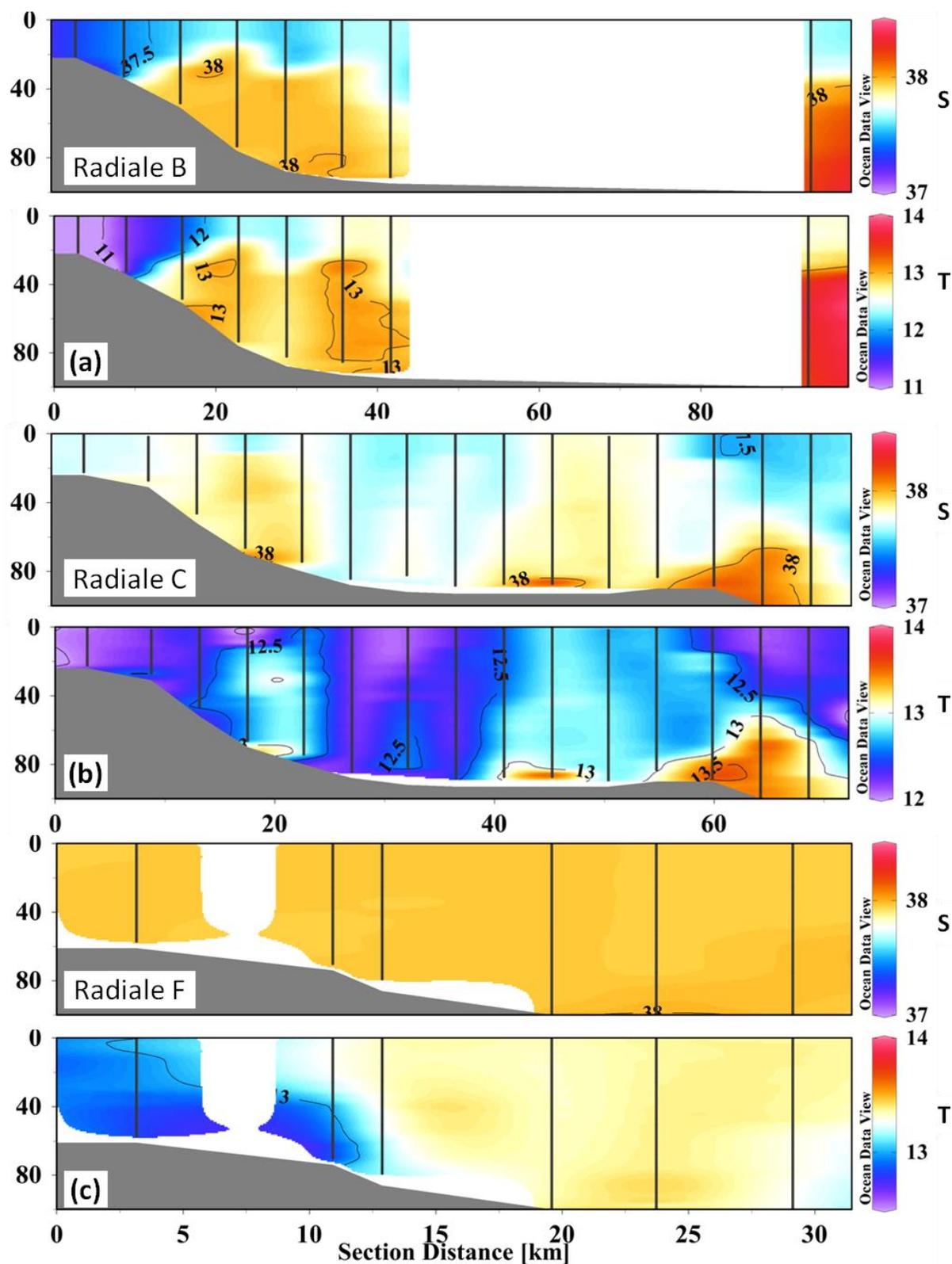


Figure A.2 Distributions verticales de la salinité (S) et de la température (T) le long des radiales (a) B, (b) C et (c) F, durant COSTEAU 6 (Janvier). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée dans la Fig. A.1.

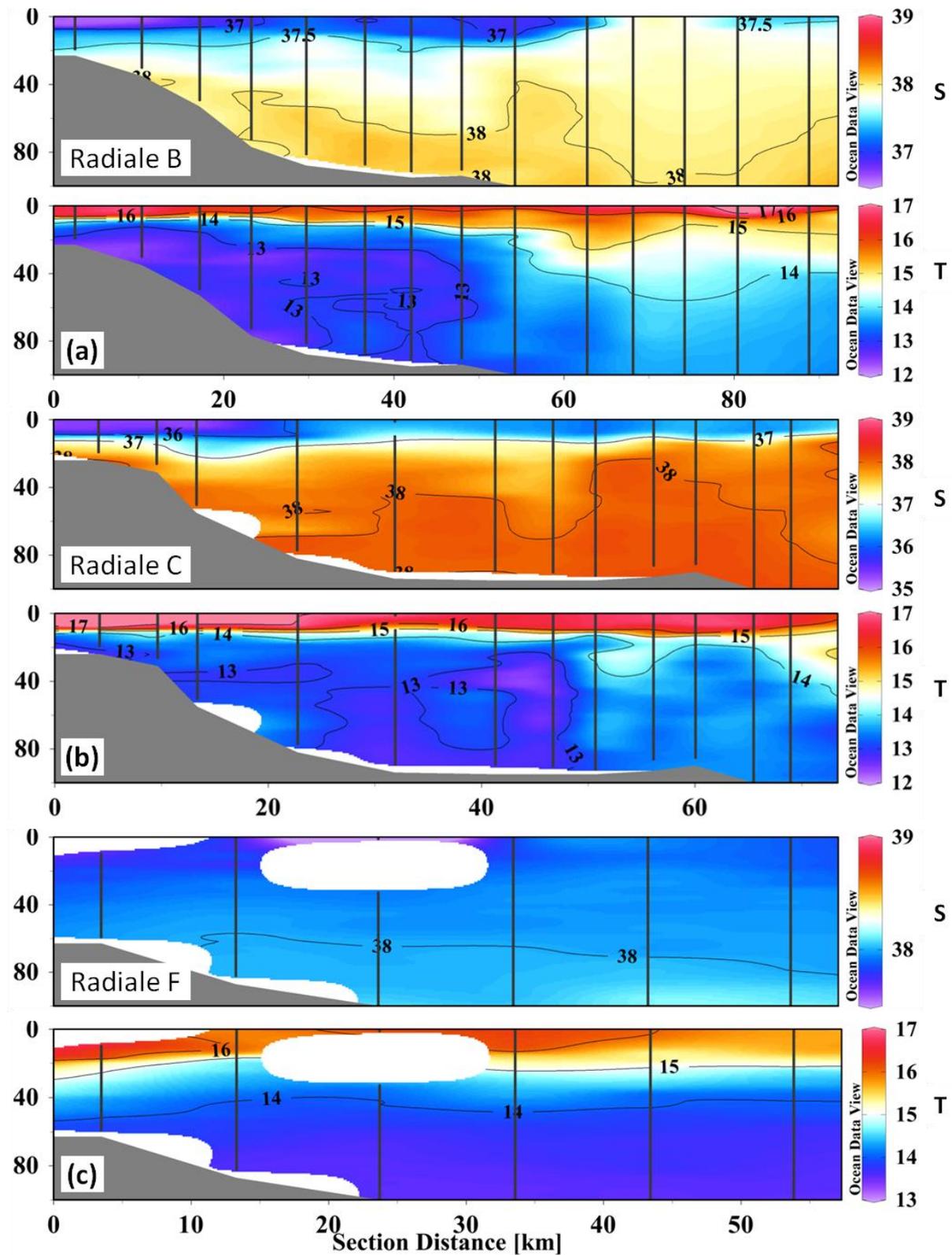


Figure A.3 Distributions verticales de la salinité (S) et de la température (T) le long des radiales (a) B, (b) C (b) et (c) F, durant COSTEAU 4 (Avril). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée dans la Fig. A.1.

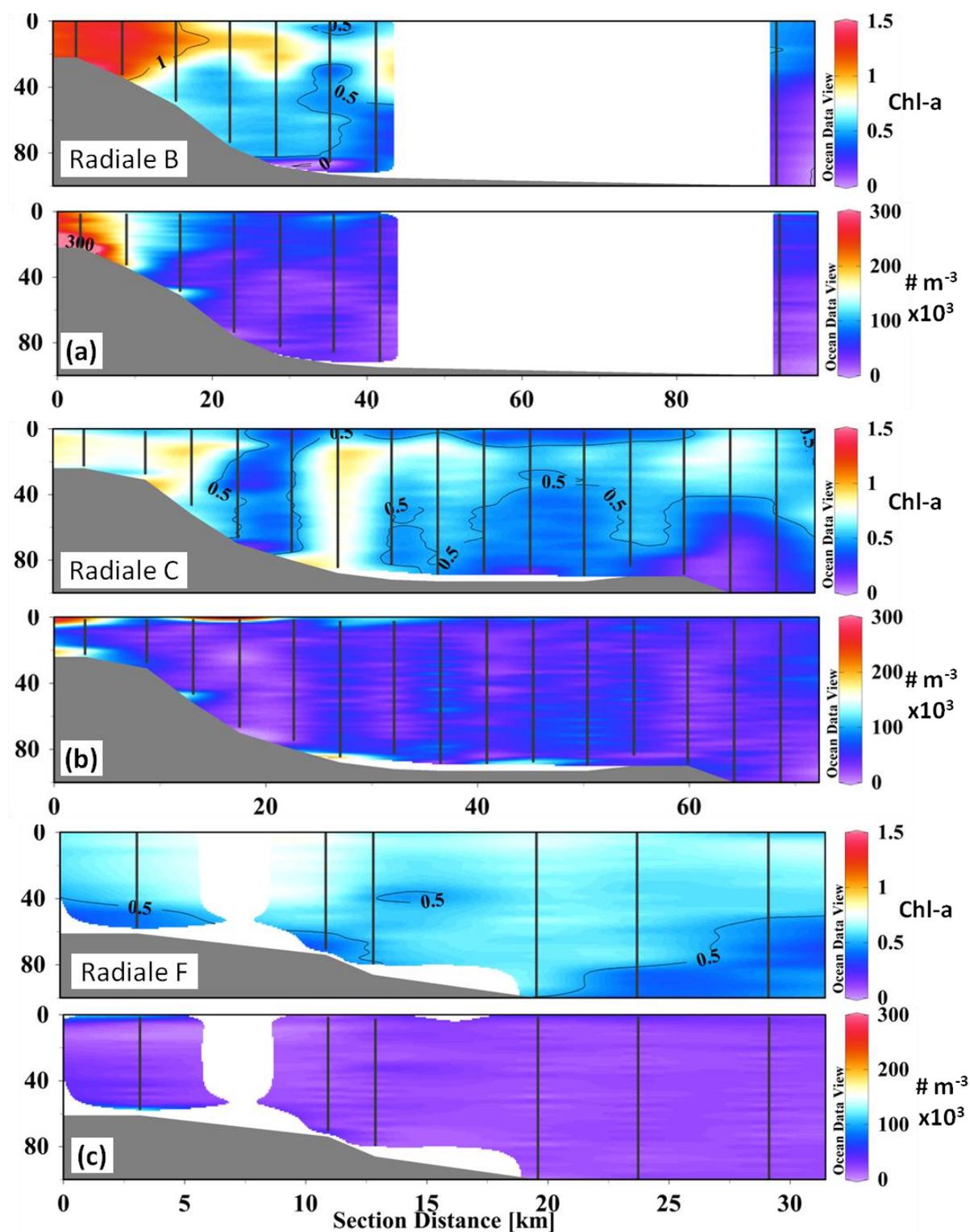


Figure A.4 Distributions verticales de la chl-a (mg m^{-3} , en haut) et des particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC, en bas) le long des radiales (a) B, (b) C et (c) F, durant COSTEAU 6 (Janvier). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée dans la Fig. A.1.

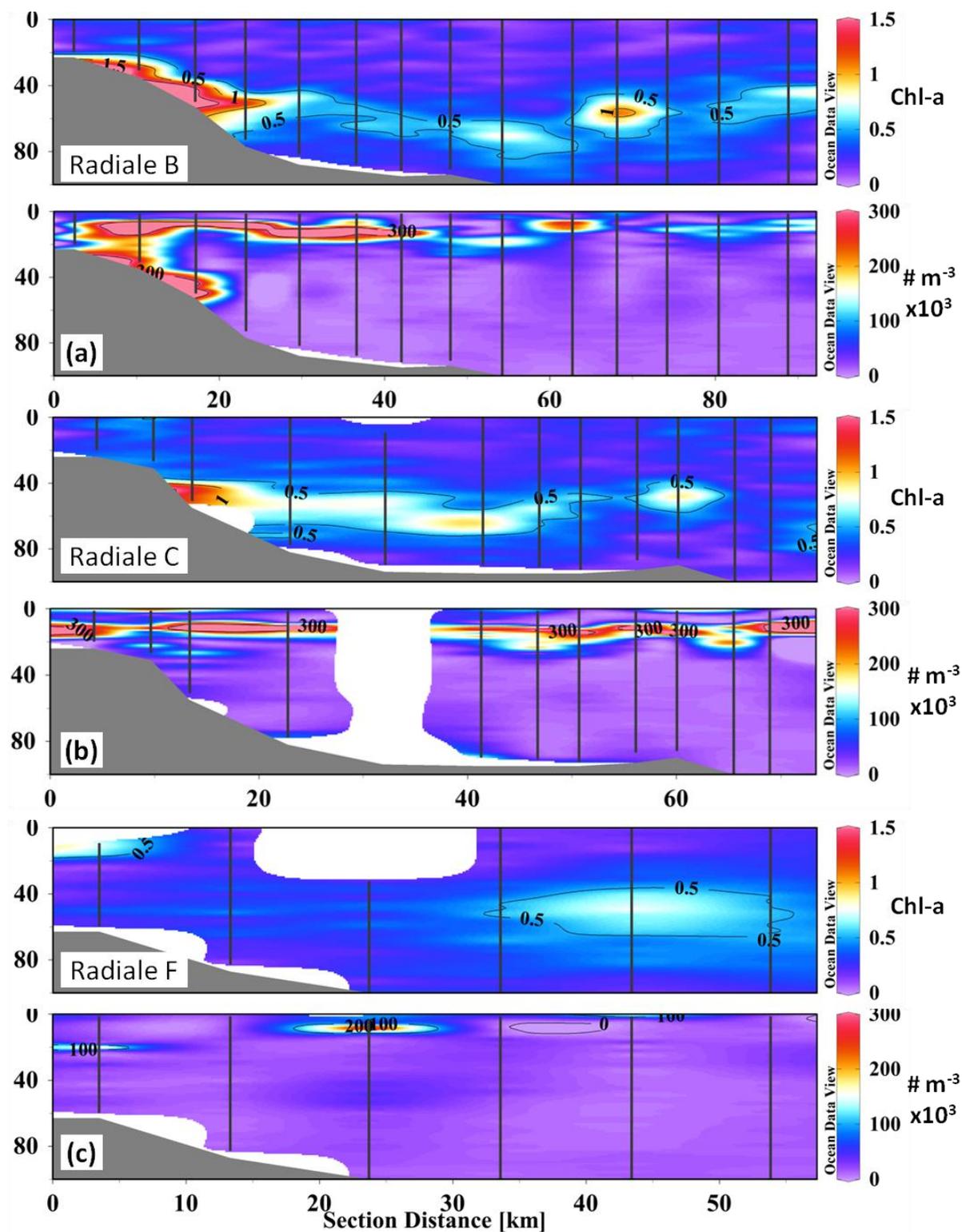


Figure A.5 Distributions verticales de la chl-a (mg m^{-3} , en haut) et des particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC, en bas) le long des radiales (a) B, (b) C et (c) F, durant COSTEAU 4 (Avril). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée dans la Fig. A.1.

This authors' personal copy may not be publicly or systematically copied or distributed, or posted on the Open Web, except with written permission of the copyright holder(s). It may be distributed to interested individuals on request.

Vol. 452: 63–80, 2012
doi: 10.3354/meps09626

MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES
Mar Ecol Prog Ser

Published April 25

Austral fall–winter transition of mesozooplankton assemblages and krill aggregations in an embayment west of the Antarctic Peninsula

Boris Espinasse¹, Meng Zhou^{2,*}, Yiwu Zhu², Elliott L. Hazen³, Ari S. Friedlaender³, Douglas P. Nowacek³, Dezhang Chu⁴, Francois Carloti¹

¹Laboratoire d'Océanographie Physique et Biogéochimique, Centre Océanologique de Marseille, CNRS, Université de la Méditerranée, Campus de Luminy, Case 901, 13288, Marseille Cedex 09, France

²Department of Environmental, Earth and Ocean Sciences, University of Massachusetts Boston, 100 Morrissey Boulevard, Boston, Massachusetts 02125, USA

³Nicholas School of the Environment and Pratt School of Engineering, Duke University Marine Laboratory, 135 Duke Marine Lab Road, Beaufort, North Carolina 28516, USA

⁴National Oceanic and Atmospheric Administration Fisheries, 2725 Montlake Boulevard E, Seattle, Washington 98112, USA

ABSTRACT: To assess krill aggregations and humpback whale *Megaptera novaeangliae* foraging behavior, spatial and temporal relationships between Antarctic krill *Euphausia superba* and zooplankton taxonomic groups were studied during an interdisciplinary cruise conducted in May and June 2009 within Wilhelmina Bay on the western side of the Antarctic Peninsula. A vessel-mounted acoustic Doppler current profiler (ADCP) and a calibrated EK-60 echo sounder were used to assess circulation patterns and krill distributions in the bay, and a multiple opening and closing net (with 333 μm mesh) and environmental sensing system (MOCNESS) was used to collect live samples of mesozooplankton and krill for taxonomic composition analysis. The results from this field study complement a previous one that examined an anticyclonic bay-scale circulation of Antarctic krill. This super-aggregation of krill covered $\sim 100 \text{ km}^2$, had a concentration of 1000s of individuals m^{-3} and was associated with more than 306 humpback whales present in Wilhelmina Bay. Our results from the mesozooplankton study revealed that krill continuously conducted diel vertical migrations and formed aggregations in the inner bay, while the chlorophyll concentration at the surface decreased from 2.2 to 0.6 g C m^{-3} due to the decrease of daylight, and zooplankton concentrations increased from 0.5 to 1.5 g C m^{-3} probably from advective influx. Most zooplankton were distributed below 200 m while krill fed in the upper 150 m. The spatial and temporal correlations between krill and small- to medium-sized mesozooplankton imply that krill may become omnivorous when there is a lack of phytoplankton in the late austral fall. Though both phytoplankton and zooplankton biomasses contributed only small fractions of the daily ration needed for krill metabolism in Wilhelmina Bay, it is not clear what caused krill to aggregate on such a large scale, as this led to high mortality as a result of starvation and predation by whales and other top predators.

KEY WORDS: Antarctic Peninsula · Chlorophyll · Zooplankton · Krill · Food web · Austral fall

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

INTRODUCTION

Antarctic krill *Euphausia superba* plays a pivotal role in the Antarctic ecosystem linking primary producers to higher trophic level predators, such as pen-

guins, seals and whales, and has been studied for more than 80 yr (Marr 1962, Laws 1985). Previous studies have significantly improved our understandings of their growth, seasonal behavior and life history (Quetin & Ross 1991, Huntley et al. 1994, El-Sayed

*Corresponding author. Email: meng.zhou@umb.edu

© Inter-Research 2012 · www.int-res.com

Figure A.6 Première page de l'article publié.

Liste des Figures

Fig. i.1 Représentation schématique des flux de matière au sein de l'écosystème pélagique marin (Source: JGOFS).

Fig. i.2 Représentation schématique de la distribution des différents groupes de taille du zooplancton en fonction de leurs abondances, et mise en évidence de leurs rôles charnières au sein du réseau trophique avec la représentation en vert du phytoplancton et en bleu du necton.

Fig. I.1 Système de prélèvements Rosette équipé de 12 bouteilles Niskin d'une contenance de 10L, d'un LOPC, d'un LISST et d'une CTD avec pompe.

Fig. I.2 Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System (MOCNESS) équipé de 9 filets présentant une ouverture de 1 m².

Fig. I.3 Filets montés sur un cadre Bongo.

Fig. I.4 Système d'analyse d'image composé d'un scanner adapté, le ZooScan, couplé avec un PC équipé du logiciel ZooProcess.

Fig. I.5 Exemple d'image fournie par le système ZooScan / ZooProcess pour un échantillon prélevé dans les eaux d'Antarctique.

Fig. I.6 Sélection de vignettes d'organismes zooplanctoniques numérisés par le ZooScan. Les lignes noires délimitent l'aire retenue par le logiciel ZooProcess. (a) Appendiculaire, (b) Salpe, (c) Chaetognathe, (d) *Neocalanus tenuicornis*, (e) *Pleuromamma* sp., (f) *Centropages typicus*.

Fig. I.7 Illustration de deux possibilités différentes pour le calcul du biovolume à partir de la reconstitution d'un ellipsoïde.

Fig. I.8 LOPC monté sur une Rosette, il est couplé avec un Data Logger qui stocke les données et fournit l'énergie, et une micro-CTD.

Fig. I.9 Représentations schématiques du fonctionnement du LOPC tirées de Herman 2004. (a) Vue d'ensemble de l'appareil. (b) Parcours du faisceau laser.

Fig. I.10 Principe de détection des SEPs et des MEPs. (a) Les petites particules passent devant 1 ou 2 cellules, elles seront considérées comme des SEPs. (b) Les particules de taille moyenne seront considérées comme des SEPs si elles ne passent que devant 2 cellules (à gauche) et comme des MEPs si elles franchissent au moins 3 cellules (à droite).

Fig. I.11 Exemple de données LOPC brutes au format ASCII : L1-4 vecteur contenant le nombre de SEPs par classe de taille, L5 numéro de l'échantillon et données techniques, C

données CTD, M caractéristiques des MEPs. Ces données sont représentatives d'un échantillonnage d'une durée de 0.5 s.

Fig. I.12 Capture d'écran du logiciel de représentation des données LOPC. Les 3 graphiques à gauche représentent l'évolution temporelle de la profondeur, de la salinité et de la concentration en particules. En haut à droite est tracé l'évolution du spectre de taille au fur et à mesure que de nouvelles particules sont comptées. Au milieu à droite, est affichée la reconstitution de la forme estimée des MEPs.

Fig. I.13 Exemple de NBSS. Le trait vert représente le résultat d'une régression linéaire.

Fig. II.1 Représentation schématique de la circulation dans l'Ouest de la péninsule antarctique réalisée avec une compilation de données historiques. Figure reprise de Hofmann et al. (1996).

Fig. II.2 Bathymétrie dans Wilhelmina Bay et ses alentours. L'échelle de gris représente la bathymétrie, les points noirs les stations CTD/LOPC, les lignes noires le suivi ADCP, et le trait blanc la radiale effectuée lors du 3^{ème} leg.

Fig. II.3 Distribution de la biomasse de krill intégrée sur la colonne d'eau, inférée des données ADCP enregistrées entre le 1^{er} et le 3 Mai. Les deux carrés noirs indiquent la position des stations MOCNESS.

Fig. II.4 Volume acoustique rétrodiffusé en dB (ADCP) durant la nuit du 1er Mai (en haut), et la journée du 3 Mai (en bas), à la station B.

Fig. II.5 Spectre de taille fourni par le ZooScan / ZooProcess pour un échantillon prélevé par filet (Leg 3, Stn. B, couche 350-500 m). Les traits noirs verticaux représentent les délimitations des classes de taille.

Fig. II.6 Profils verticaux de la température en °C (trait épais noir), de la salinité (trait fin noir) et de la Chl-a en mg m^{-3} (trait pointillé noir) aux stations A et B pour les 3 legs.

Fig. II.7 Représentation de la température (en haut) et de la salinité (en bas) le long d'une radiale qui va du détroit de Gerlache jusqu'à la pointe sud de Wilhelmina Bay (voir Fig. II.2). Les traits noirs verticaux représentent les stations CTD/LOPC.

Fig. II.8 Champ de courants à 22 m inféré des mesures ADCP. Le trait rouge correspond à la radiale effectuée pendant le leg 3, les points rouges aux stations CTD/LOPC.

Fig. II.9 Histogramme taille-biomasse du krill en g WW m^{-2} pour les 3 legs. La largeur de l'intervalle est de 2 mm.

Fig. II.10 Profils verticaux de la biomasse de krill en g WW m^{-3} aux stations A et B pour les 3 legs.

Fig. II.11 Profils verticaux de la biomasse de zooplancton par classes de taille en g WW m^{-3} aux stations A et B.

Fig. II.12 Profils verticaux de l'abondance du zooplancton en ind. m^{-3} par classes de taille aux stations A et B. Volume acoustique rétrodiffusé en dB (ADCP) à la station B durant le trait de filet (à droite). La ligne noire représente la trajectoire ascendante du MOCNESS dans la colonne d'eau.

Fig. II.13 Cercle de corrélation tracé dans le plan formé par les axes 1 et 2 de l'ACP (KR: krill, CH: chaetognathes, SC: Petits copépodes, MC: Moyens copépodes, MG: Grands copépodes, LC: Très grands copépodes).

Fig. II.14 Concentration en particules m^{-3} comptées par le LOPC ($> 100 \mu m$ d'ESD, vivant plus non vivant) le long d'une radiale qui va du détroit de Gerlache jusqu'à la pointe sud de Wilhelmina Bay. Les traits noirs verticaux situent les stations CTD/LOPC.

Fig. II.15 Spectres de biomasse normalisée (NBSS) pour les stations à l'intérieur du banc de krill (carrés rouges) et à l'extérieur (ronds bleus). Une régression linéaire moyenne est tracée pour ces 2 types de stations, la fonction de la droite est affichée dans un cadre de couleur correspondante.

Fig. III.1 Circulation des masses d'eau de surface en mer Méditerranée et en mer Noire (issu de Durrieu de Madron et al. 2011, modifié de Millot & Taupier-Letage 2005)

Fig. III.2 (a) Représentation schématique du courant Liguro-Provençal (Northern current) et de ses possibles intrusions sur le plateau (issu de Petrenko et al. 2008). (b) Représentation schématique des phénomènes induits par les vents (Mi: Mistral, Tr: Tramontane) : 6 zones d'upwelling, les courants de surface et les courants profonds (repris de Millot 1990). Les stations les plus côtières de chaque radiale pour COSTEAU 4 et 6 sont indiquées par un point rouge.

Fig. III.3 (a) Localisation du golfe du Lion dans la mer Méditerranée occidentale. Stations d'échantillonnage pour COSTEAU (b) 2, (c) 4 et (d) 6. Les gros points rouges représentent les stations pleines, les petits points noirs, les stations intermédiaires (voir dans le texte).

Fig. III.4 Courbes de calibration des données de fluorométrie avec les valeurs mesurées en laboratoire pour COSTEAU 2 (a), 4 (b) et 6 (c).

Fig. III.5 Schéma conceptuel du patron qui sert de base pour déterminer l'intensité de la stratification dans la colonne d'eau.

Fig. III.6 Distributions spatiales de (a) la température, (b) la salinité et (c) la concentration en chl-a ($mg m^{-3}$), en surface, durant la campagne COSTEAU 6 (Janvier). Les points noirs représentent les stations d'échantillonnage. Les cadres rouges indiquent les radiales qui sont détaillées dans la Fig. III.5.

Fig. III.7 Distributions verticales de la salinité (S) et de la température (T) le long des radiales (a) A, (b) D et (c) E, durant COSTEAU 6 (Janvier). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée sur une des cartes de la Fig. III.6.

Fig. III.8 Distributions spatiales de (a) la température et (b) la salinité et (c) la concentration en chl-a (mg m^{-3}), en surface, durant la campagne COSTEAU 4 (Avril). Les points noirs représentent les stations d'échantillonnage. Les cadres rouges indiquent les radiales qui sont détaillées dans la Fig. III.9.

Fig. III.9 Distributions verticales de la salinité (S) et de la température (T) le long des radiales (a) A, (b) D et (c) E, durant COSTEAU 4 (Avril). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée sur une des cartes de la Fig. III.8.

Fig. III.10 Distributions spatiales de (a) la température, (b) la salinité et (c) la concentration en chl-a (mg m^{-3}), en surface, durant la campagne COSTEAU 2 (Octobre). Les points noirs représentent les stations d'échantillonnage. (d) Profils verticaux de température et salinité pour la radiale indiquée par le cadre rouge.

Fig. III.11 Moyennes des abondances et des biomasses zooplanctoniques (organismes $> 300 \mu\text{m}$ d'ESD traités au ZooScan / ZooProcess) intégrées sur la colonne d'eau pour 3 groupes de taille, durant COSTEAU 6, 4 et 2. Les écarts types sont représentés. Les valeurs pour COSTEAU 2 sont à prendre avec précaution car elles ne sont pas représentatives de la même zone géographique que COSTEAU 4 et 6 (voir Fig. III.3).

Fig. III.12 Distributions spatiales de (a) l'abondance de particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC) et (b) l'abondance d'organismes ($> 300 \mu\text{m}$, ZooScan / ZooProcess) intégrées sur la colonne d'eau, ainsi que de (c) la concentration en chl-a (mg m^{-3}) intégrée de 100 m ou du fond à la surface, durant la campagne COSTEAU 6 (Janvier). Les points noirs représentent les stations d'échantillonnage. Les cadres rouges indiquent les radiales qui sont détaillées dans la Fig. III.13.

Fig. III.13 Distributions verticales de la chl-a (mg m^{-3} , en haut) et des particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC, en bas) le long des radiales (a) A, (b) D et (c) E, durant COSTEAU 6 (Janvier). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée sur une des cartes de la Fig. III.12.

Fig. III.14 Distributions spatiales de (a) l'abondance de particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC) et (b) l'abondance d'organismes ($> 300 \mu\text{m}$, ZooScan / ZooProcess) (b) intégrées sur la colonne d'eau, ainsi que de (c) la concentration en chl-a (mg m^{-3}) intégrée de 100 m ou du fond à la surface, durant la campagne COSTEAU 4 (Avril). Les points noirs représentent les stations d'échantillonnage. Les cadres rouges indiquent les radiales qui sont détaillées dans la Fig. III.15.

Fig. III.15 Distributions verticales de la chl-a (mg m^{-3} , en haut) et des particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC, en bas) le long des radiales (a) A, (b) D et (c) E, durant COSTEAU 4 (Avril). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée sur une des cartes de la Fig. III.14.

Fig. III.16 Distributions spatiales de (a) l'abondance de particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC) et (b) l'abondance d'organismes ($> 300 \mu\text{m}$, ZooScan / ZooProcess) intégrées sur la colonne d'eau, ainsi que de (c) la concentration en chl-a (mg m^{-3}) intégrée de 100 m ou du fond à la surface, durant la campagne COSTEAU 2 (Octobre). Les points noirs représentent les stations d'échantillonnage. (d) Profils verticaux de particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC) et chl-a pour la radiale indiquée par le cadre rouge.

Fig. III.17 Cercle de corrélation tracé dans le plan formé par les composantes 1 et 2 pendant COSTEAU 6, la définition des sigles est donnée dans la légende du Tableau III.2.

Fig. III.18 Cercle de corrélation tracé dans le plan formé par les composantes 1 et 2 pendant COSTEAU 4, la définition des sigles est donnée dans la légende du Tableau III.3.

Fig. III.19 Evolution de l'indice de Davies-Bouldin en fonction du nombre de groupes défini par le clustering. Le cadre noir entoure la valeur retenue.

Fig. III.20 Représentation spatiale des 3 sous-groupes définis par le « clustering » pour COSTEAU 6 (Janvier). La zone 1 est délimitée en vert, la zone 2 en rouge et la zone 3 en bleu.

Fig. III.21 Représentation spatiale des 3 sous-groupes définis par le « clustering » pour COSTEAU 4 (Avril). La zone 1 est délimitée en vert, la zone 2 en rouge et la zone 3 en bleu.

Fig. III.22 Spectres de biomasse normalisée (NBSS, données LOPC) à l'intérieur de chaque zone définie par le clustering pour les campagnes COSTEAU 6 et 4. Les carrés représentent la valeur moyenne et les barres d'erreur l'écart type. Le nombre de stations concernées, appelé n , est précisé pour chaque zone. La pente moyenne et l'écart type associé sont indiqués.

Fig. III.23 Pourcentage de l'abondance totale pour 3 groupes de taille, à partir des données issues des échantillons prélevés au filet et analysés par le ZooScan. Les données sont moyennées dans les zones définies précédemment pour (a) COSTEAU 6 (Fig. III.20) et (b) COSTEAU 4 (Fig. III.21).

Fig. III.24 Profils verticaux de la densité potentielle, de la fréquence de Brunt-Väisälä (N^2) et de la concentration en particules à la station B4, durant COSTEAU 4. La définition des pics (traits pointillés verticaux) est assumée de la façon suivante: pour N^2 , si le profil franchit un seuil fixé à 10^{-3} s^{-2} ; pour la concentration en particules, si le profil franchit sa valeur moyenne, sur les 100 premiers mètres, + 50%.

Fig. III.25 Représentation graphique des abondances de particule issues du LOPC en fonction de celles issues du ZooScan / ZooProcess, pour les stations présentant (a) une colonne d'eau stratifiée et (b) une colonne d'eau homogène. La droite continue noire est une régression linéaire. Les pointillés représentent un intervalle de confiance de 95 %. Les stations qui étaient hors de cet intervalle lors du premier tracé ont été supprimées, 5 pour (a) et 3 pour (b).

Fig. III.26 (a) Carte d'altimétrie et des courants à 50 m modélisés par Symphonie pour un régime de vents homogène Nord-Ouest. Issu de Petrenko et al. 2008. (b) Rose des vents durant COSTEAU 6, le 23 Janvier.

Fig. IV.1 (a) Profils verticaux de la densité potentielle et de l'abondance de particules comptées par le LOPC. (b) Spectres de biomasse normalisée (NBSS) pour 3 couches d'eau différentes. Les délimitations des couches d'eau sont indiquées sur les profils verticaux avec des traits en pointillé.

Fig. IV.2 Schéma conceptuel du flux de biomasse à travers le spectre de biomasse. Le flux de biomasse dépend de l'apport de biomasse par les petites tailles, de la perte de biomasse (prédation, ponte, etc.), du recyclage de la biomasse entre les niveaux trophiques et de la croissance des individus. Les caractéristiques du spectre sont aussi représentées avec l'ordonnée à l'origine (Y_{int}) et la pente de la droite de régression. Modifié de Zhou 2006.

Fig. IV.3 Distributions spatiales de la chl-a de surface à partir (a) d'observations *in-situ* et (b) de données satellites (Saulquin et al. 2011) pendant COSTEAU 4 (30 Avril 2010). Les points noirs indiquent la position des stations dans (a) et les traits noirs reportent la position des radiales E et F réalisées le 30 Avril et le 1^{er} Mai dans (b).

Fig. A.1 Positions des stations durant COSTEAU 6. Les radiales B, C et D sont encadrées en noir.

Fig. A.2 Distributions verticales de la salinité (S) et de la température (T) le long des radiales (a) B, (b) C et (c) F, durant COSTEAU 6 (Janvier). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée dans la Fig. A.1.

Fig. A.3 Distributions verticales de la salinité (S) et de la température (T) le long des radiales (a) B, (b) C (b) et (c) F, durant COSTEAU 4 (Avril). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée dans la Fig. A.1.

Fig. A.4 Distributions verticales de la chl-a (mg m^{-3} , en haut) et des particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC, en bas) le long des radiales (a) B, (b) C et (c) F, durant COSTEAU 6 (Janvier). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée dans la Fig. A.1.

Fig. A.5 Distributions verticales de la chl-a (mg m^{-3} , en haut) et des particules ($> 100 \mu\text{m}$, LOPC, en bas) le long des radiales (a) B, (b) C et (c) F, durant COSTEAU 4 (Avril). Les traits noirs verticaux correspondent aux stations CTD/LOPC. La distance en abscisse est calculée par rapport à la côte. La localisation de ces radiales est indiquée dans la Fig. A.1.

Figure A.6 Première page de l'article publié.

Liste des Tableaux

Tableau II.1 Descriptif des stations.

Tableau II.2 Informations concernant les différents groupes reconnus par le Plankton Identifier. La colonne 'Ratio' correspond au rapport longueur/largeur des individus.

Tableau II.3 Biomasses en poids humide et carbone des groupes taxonomiques, à partir des échantillons collectés par le MOCNESS.

Tableau II.4 Pourcentage moyen de l'abondance et de la biomasse par catégories de taille, à partir des échantillons collectés par le MOCNESS sur l'ensemble des 3 legs.

Tableau II.6 Ratio des biomasses en carbone des copépodes et du phytoplancton en fonction de la biomasse du krill, provenant des échantillons collectés par le MOCNESS à la station B.

Tableau III.1 Informations sur les stations, le chiffre entre parenthèses correspond aux stations intermédiaires, trans. signifie station effectuée entre 2 radiales. Le détail de toutes les stations est donné en annexe (Tableau A.1, 2 et 3).

Tableau II.5 Coordonnées des variables sur les axes 1 et 2. Le pourcentage de la variance expliquée par chaque composante est précisé entre parenthèses.

Tableau III.2 Coordonnées des variables sur les axes 1 et 2 pendant COSTEAU 6. Les valeurs en italique sont les plus significatives. Le pourcentage de la variance expliquée par chaque composante est précisé entre parenthèses (*Z_ML* : profondeur de la couche de mélange, *Rho_grad* : indice de stratification, *t_0* : température de surface, *Sal_0* : salinité de surface, *rho_b* : densité potentielle à 100 m, *chl_a_int* : chl-a intégrée, *X0.1_0.3mm* : abondance des particules entre 0.1 et 0.3 mm, *Slope NBSS* : pente du spectre de biomasse normalisée).

Tableau III.3 Coordonnées des variables sur les axes 1 et 2 pendant COSTEAU 6. Les valeurs en italique sont les plus significatives. Le pourcentage de la variance expliquée par chaque composante est précisé entre parenthèses (*Z_ML* : profondeur de la couche de mélange, *Rho_grad* : indice de stratification, *t_0* : température de surface, *Sal_0* : salinité de surface, *rho_b* : densité potentielle à 100 m, *chl_a_int* : chl-a intégrée, *X0.1_0.3mm* : abondance des particules entre 0.1 et 0.3 mm, *Slope NBSS* : pente du spectre de biomasse normalisée).

Tableau III.4 Moyenne des différents paramètres à l'intérieur des zones définies par le clustering pour COSTEAU 6 et 4. Le détail des sigles est donné dans la légende du Tableau III.2&3. Le nombre de stations considérées, appelé *n*, est précisé en fin de ligne pour chaque zone.

Tableau A.1 Détails des caractéristiques des stations pour COSTEAU 6 (Janvier). Les abondances et les biomasses zooplanctoniques sont issues de l'analyse des échantillons prélevés au filet, par le ZooScan (> 300 µm d'ESD).

Tableau A.2 Détails des caractéristiques des stations pour COSTEAU 4 (Avril). Les abondances et les biomasses zooplanctoniques sont issues de l'analyse des échantillons prélevés au filet, par le ZooScan ($> 300 \mu\text{m}$ d'ESD).

Tableau A.3 Détails des caractéristiques des stations pour COSTEAU 2 (Octobre). Les abondances et les biomasses zooplanctoniques sont issues de l'analyse des échantillons prélevé au filet, par le ZooScan ($> 300 \mu\text{m}$ d'ESD).