

Biomasses et structures de taille du zooplancton hivernal dans une lagune nord-méditerranéenne.

T. Lam Hoai* & C. Gril**

*Laboratoire d'Hydrobiologie marine-CNRS URA 1355

**Laboratoire de Microscopie électronique.

Université Montpellier II, 34095 Montpellier Cedex 5 (France)

Résumé : Dans des écosystèmes homéostasiques pélagiques marins ou lacustres, les biomasses normalisées selon Platt & Denman (1978), décroissent de façon linéaire en fonction de la taille des organismes (Sprules *et al.*, 1988). Les biomasses du zooplancton hivernal d'une lagune nord méditerranéenne (Étang de Thau), déterminées par analyse d'image, sont très fluctuantes dans chaque classe de taille. Leurs moyennes forment des spectres caractérisés par une phase ascendante, représentant la majorité des effectifs observés, et une phase descendante des organismes peu abondants de grande taille. La structure des tailles diffère d'une zone à l'autre de la lagune suivant un gradient de densité et de composition. De telles structures caractérisent des écosystèmes d'interface où les conditions environnementales sont des variables forçantes.

Abstract : Normalized biomasses as proposed by Platt & Denman (1978), decrease linearly with organism size, in sea or lake pelagic ecosystems at steady state (Sprules *et al.*, 1988). In a northern Mediterranean lagoon (Étang de Thau), winter zooplankton biomasses, estimated by image analysis, shown important fluctuations in every size class. Their averaged size-spectra were characterized by an increasing phase which grouped most of the individuals, and by a decreasing phase linked with less numerous organisms of large size. Size-structure differed from one lagoon area to another, following a gradient of density and of composition. Such structures characterize interface ecosystems where environmental conditions are forcing parameters.

INTRODUCTION

Le "spectre de taille" de Sheldon *et al.* (1972) correspond à la distribution des biomasses en fonction du logarithme de la taille (longueur) des individus, tandis que dans le "spectre des biomasses normalisées" de Platt & Denman (1978), la biomasse pondérée par le poids (masse) des organismes est mise en relation avec cette masse, toutes les deux dans l'échelle logarithmique à base 2. Ces deux types de distribution sont examinés ici en tant que caractéristiques du peuplement hivernal de zooplancton, dans le cadre du programme Écothau (Amanieu *et al.*, 1989) qui propose une étude écologique globale de l'Étang de Thau, une lagune nord-méditerranéenne (Fig. 1). Il s'agit d'approfondir la signification de tels spectres en terme de densité et de biomasse. Une méthode fondée sur la technique d'analyse d'image est utilisée pour déterminer les tailles des organismes.

Le milieu

L'Étang de Thau a une superficie en eau de 70 km² et une profondeur moyenne de 3,70 m. Il communique avec la mer au niveau du cordon littoral par des canaux. L'essentiel des échanges étang-mer se fait par les canaux de Sète, en raison de leurs grandes dimen-

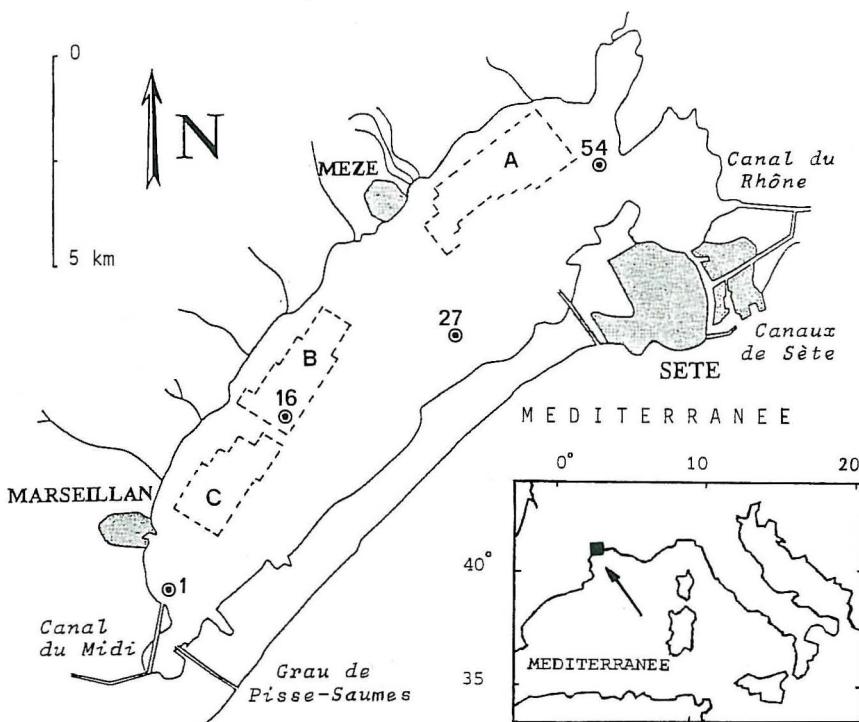


Fig. 1 : L'Étang de Thau et les stations d'échantillonnage (1, 16, 27 et 54). Les installations conchyliques sont regroupées en trois zones : A, B et C.

sions, soit sous l'action d'une marée biquotidienne de faible amplitude (1-5 cm), soit dans les conditions de vents forts et prolongés masquant l'effet de la marée (Audouin, 1962). Les apports d'eau douce par le bassin versant ($281,6 \text{ km}^2$) sont faibles en raison de la nature du réseau hydrographique et du climat.

La campagne de prélèvement d'hiver 1989 s'est déroulée dans des conditions climatiques perturbées (Fig. 2). Des mesures hydrologiques ont été enregistrées à $-0,5 \text{ m}$ de la surface, au moment du prélèvement de plancton : la température de l'eau entre 8 et 12°C , la salinité entre $34,8$ et 37 ‰ et le taux de saturation d'oxygène dissous dans l'eau dépassant 100 % .

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Quatre stations ont été échantillonnées quotidiennement entre le 21 février et le 8 mars (Fig. 1) : 1 dans une zone au-dessus des herbiers peu profonds (2,5 m), 16 dans la zone C des parcs conchyliques (4,5 m de profondeur), 27 dans la partie centrale profonde (6,5 m) et 54 à proximité des canaux de Sète (7 m de profondeur). Le plancton est prélevé par trac-

tion manuelle verticale dans toute la colonne d'eau de chaque station, avec un filet de 0,4 m de diamètre et de 150 µm de vide de maille. Les organismes ont été comptés et mesurés par analyse d'image selon le principe résumé ci-après.

Par les moyens de la micro-informatique et grâce à la partition de l'écran vidéo en pixels (unités élémentaires d'information), l'image d'un organisme objet projeté sur le plan écran, inscrite dans un rectangle (ferret vertical), peut être mesurée quant à son périmètre (P) et sa surface (S). Il en est de même pour les dimensions du rectangle.

a) La plus grande dimension de l'objet est considérée comme équivalente à la valeur moyenne entre l'hypoténuse et la longueur du rectangle, afin de tenir compte à la fois de la position de l'objet dans la cuve de numération et de la forme de sa projection.

b) Le volume de tout organisme allongé est assimilé à celui d'un cylindre. Sa projection virtuelle sur un plan est un rectangle devant conserver le facteur de forme (F), déterminé par les mesures P et S (Coster & Chermant, 1985). Le facteur d'allongement (A) de ce rectangle s'exprime comme le rapport entre la hauteur (h) et le diamètre (d) du cylindre. Il est donc possible d'expliciter ces considérations morphométriques et leurs relations d'équivalence :

$$F = P^2 / (4\pi S) \quad (1)$$

$$A = h/d \text{ avec } h > d \quad (2)$$

$$S = h \times d = A \times d^2 \quad (3)$$

$$P = 2(h + d) = 2d(A + 1) \quad (4)$$

$$F = P^2 / (4\pi S) = (A + 1)^2 / (\pi A) \quad (5)$$

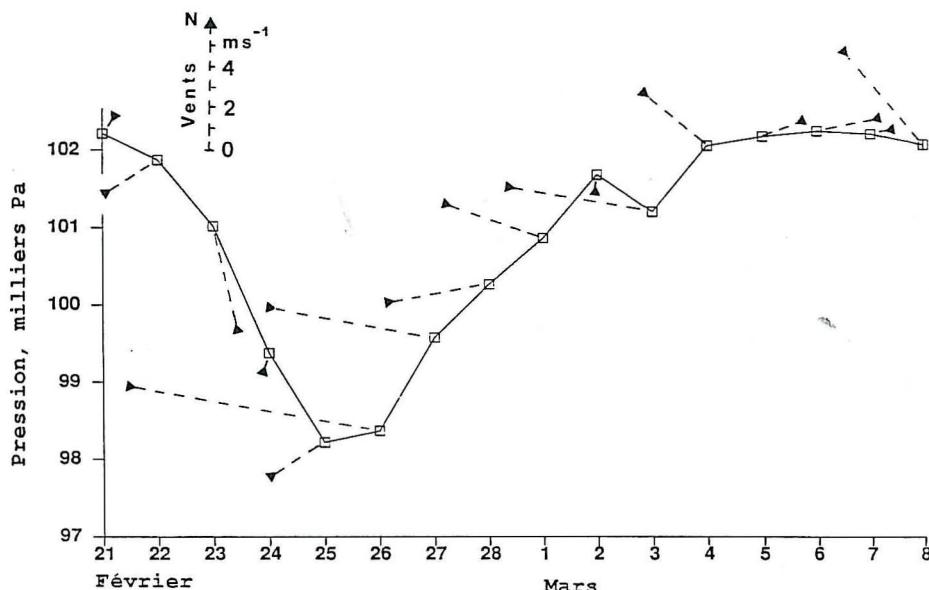


Fig. 2 : Données climatiques (pression barométrique, vents) d'après les relevés de la Station météorologique de Montpellier-Fréjorques. La direction moyenne des vents est représentée par des traits discontinus, dont la longueur est proportionnelle à la moyenne de leur vitesse.

Il découle de la relation (5) une équation du second degré en A : $(A + 1)^2 - \pi A F = 0$, dont le discriminant est positif pour toute valeur de F supérieure à $4/\pi$. La plus grande des racines de l'équation permet, avec S, de déduire d par la relation (3), puis h par la relation (2). Le volume du cylindre est maintenant accessible.

Ces approximations de la taille de l'individu sont plus proches de la réalité que celles d'une sphère de volume équivalent à celui de l'organisme (référence de taille habituellement utilisée dans la littérature). Les abondances du zooplancton s'expriment donc en ind.m^{-3} d'une part et d'autre part en $\mu\text{g.m}^{-3}$, puisqu'il est généralement admis l'équivalence du mm^3 au mg (Mullin, 1966). Pour obtenir les deux types de spectre de biomasse envisagés, les tailles mesurées pour chacune des stations du suivi sont réparties suivant deux critères : (i) en classes de longueur de 50 μm chacune, et (ii) en octaves (échelle logarithmique à base 2) des masses.

Composition et abondance du zooplancton

Des 74 taxons identifiés dans les quatre stations, 21 comptent chacun plus de 0,1 % du nombre total des organismes récoltés et cumulent 98,9 % des individus (Fig. 3). Les

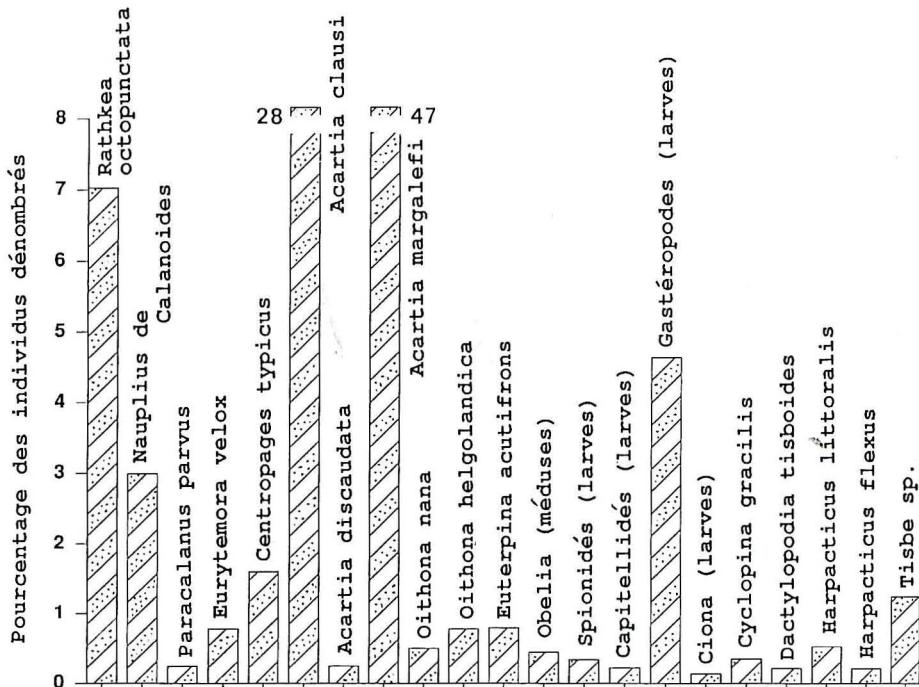


Fig. 3 : Composition taxonomique exprimée en pourcentage du total des individus dénombrés, toutes stations confondues. Seules les 21 catégories taxonomiques, chacune représentant plus de 0,1 % des individus, sont reportées sur la figure.

Copépodes *Acartia*, *Centropages*, *Eurytemora*, *Oithona*, *Euterpina* et les Anthoméduses *Rathkeia* sont les composantes prédominantes du zooplancton. Bien que peu nombreux, les Siphonophores *Muggiaeae kochi*, les Copépodes *Calanus helgolandicus*, *Paracalanus parvus*, *Acartia discaudata*, *Oithona helgolandica*, et les Chaetognathes *Sagitta minima*, sont présentes dans les zones proches des communications avec la mer, et indiquent la pénétration des masses d'eau marine. Les formes meroplanctoniques (hydroméduses d'*Obelia*, larves de Décapodes, de Gastéropodes...) et nectobenthiques (*Cyclopina*, *Dactylopodia*, *Harpacticus*, *Tisbe*...) caractérisent davantage des zones d'herbiers ou des secteurs plus confinés et peu profonds.

Quel que soit le niveau d'abondance, les fluctuations journalières des densités et des biomasses sont similaires d'une station à l'autre. Ceci indique des peuplements locaux, bien que différents en composition, dépendant des mêmes facteurs externes. La densité moyenne hivernale, inférieure à $1\ 600\ \text{ind.m}^{-3}$, est relativement faible par rapport à des valeurs connues en d'autres saisons ($5\ 000$ - $10\ 000\ \text{ind.m}^{-3}$, Lam Hoai, 1985). Une légère augmentation de densité (Fig. 4 a), de la zone plus confinée par rapport à la mer (stations 1 et 16) à la zone moins confinée (stations 27 et 54), marque vraisemblablement un gradient de peuplement. Des écarts de biomasse entre les stations sont importants (Fig. 4 b) : les concentrations moyennes dans la lagune décuplent du sud-ouest (station 1) au nord-est (station 54). L'apport par les canaux de Sète des populations denses de *Rathkeia* (R, Fig. 4 b), d'origine marine, explique ce gradient de biomasse.

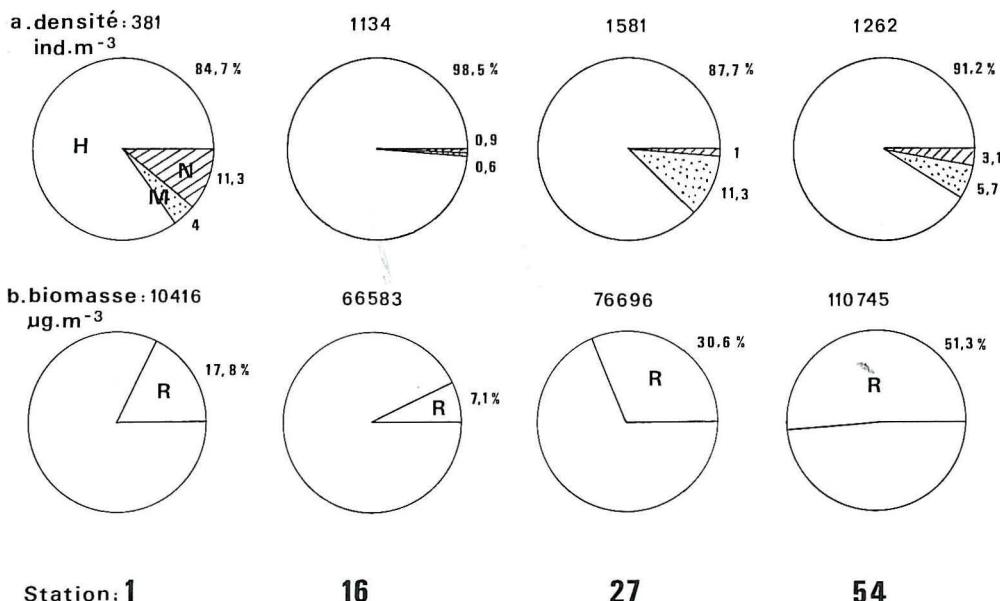


Fig. 4 : a) Densité moyenne du zooplankton (ind.m^{-3}) et sa composition globale exprimée en pourcentage du total des individus dénombrés (H : holoplancton, M : meroplancton, N : nectobenthos). b) Différence de biomasse ($\mu\text{g.m}^{-3}$) entre les quatre stations due aux apports de *Rathkeia octopunctata* (R), une des composantes d'origine marine du plancton.

Structures de taille

Les "spectres de Sheldon" montrent, entre les octaves 7,5 (classe de longueur 150 µm) et 10,5 (classe de longueur 1 400 µm), l'existence d'une organisation de la biomasse globale et de la taille des individus (Fig. 5). Les distributions des biomasses dans ces stations diffèrent par le niveau de biomasse d'une part et par le nombre et la disposition de leurs classes modales d'autre part. La station 16 située dans une zone conchylicole peut être mise à part, en raison de son spectre des biomasses à un seul pic. Les stations 1, 27 et 54 possèdent deux sommets très rapprochés. Le premier sommet dans les tailles 9-9,5 (500-700 µm), est constitué essentiellement par *Acartia margalefi*, et le second se situe, comme pour la station 16, dans les tailles 10-10,5 (1 000-1 400 µm), dominées par *Acartia clausi*. Au-delà de l'octave des tailles 10,5 aucune de telles structures n'est discernable : les biomasses élevées ne concernent qu'une faible quantité d'organismes : *Muggiaeae kochi*, *Sagitta minima*, *Calanus helgolandicus*, *Mesopodopsis slabberi*, *Phialidium sp.*, et larves de Décapodes (*Carcinus*, *Leander*), où elles représentent des populations denses de *Rathkeea octopunctata*.

Les "spectres des biomasses normalisées" montrent, à l'intérieur de chaque catégorie de taille, des fluctuations non négligeables (Fig. 6) : c'est une des caractéristiques d'un écosystème physiquement contrôlé et d'évolution rapide. Il est possible de distinguer, dans ces distributions de tendance curviligne, deux groupes de taille :

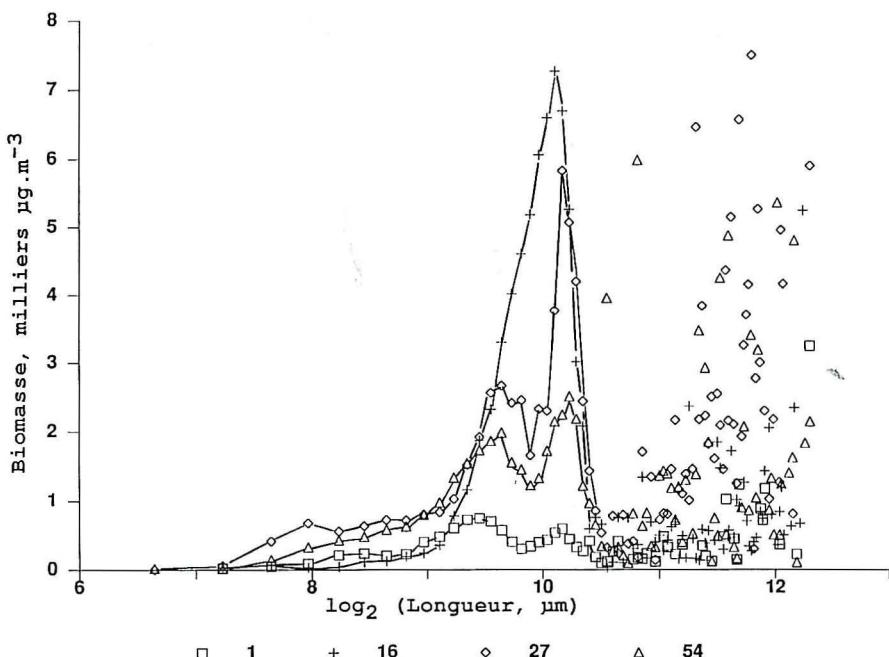
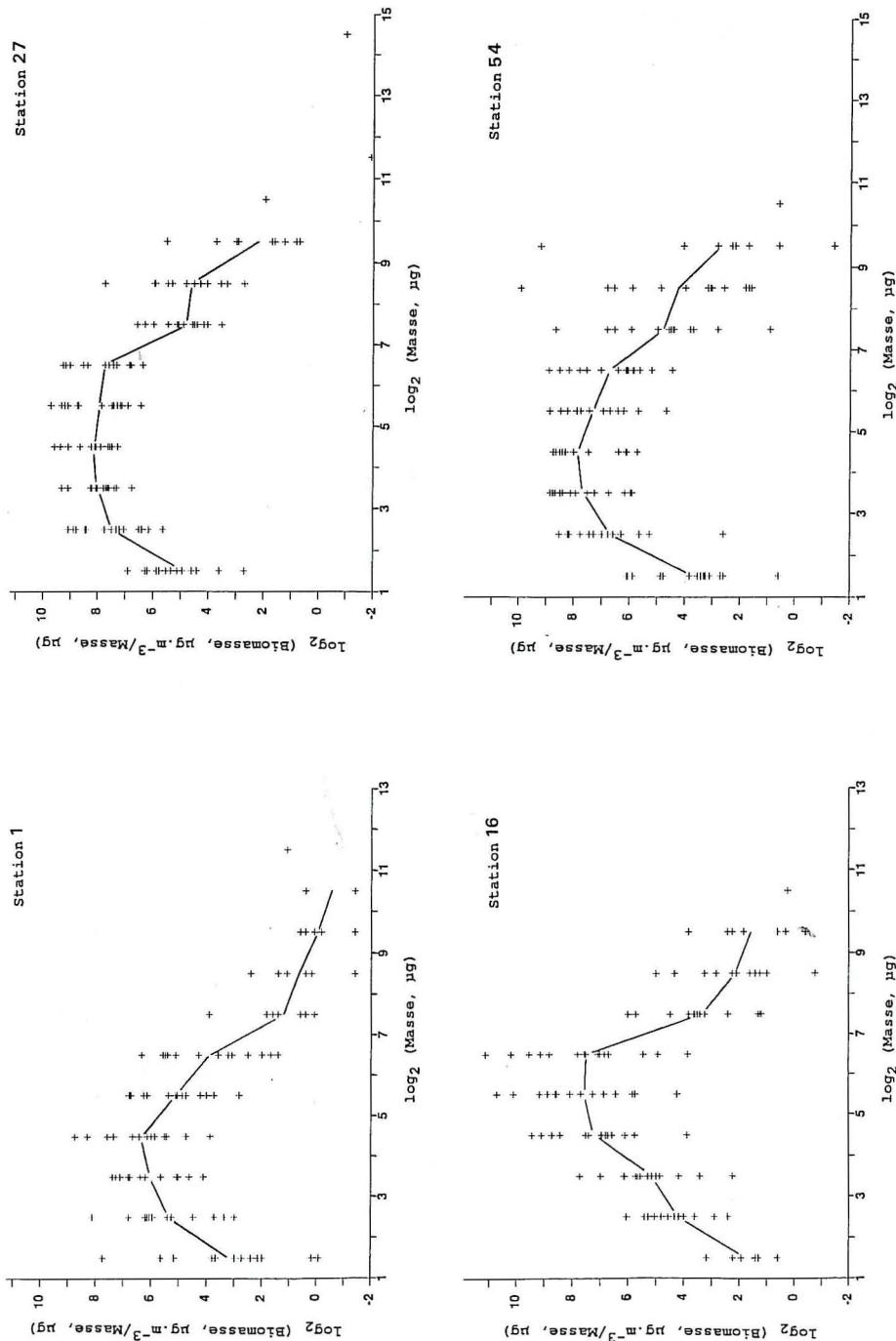


Fig. 5 : Pour les organismes de taille inférieure à l'octave 10,5 (1 400 μm), les biomasses du zooplancton ($\mu\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$) se répartissent en spectres caractéristiques.

Fig. 6 : Biomasses ($\mu\text{g.m}^{-3}$) du zooplancton, pondérées par la masse des organismes (μg) et réparties en fonction de cette masse (échelles logarithmiques à base 2). Leur distribution moyenne (ligne brisée) permet d'observer un groupe de biomasse croissante avec la taille des individus, suivi d'un groupe des biomasse décroissantes avec la taille.



- Un groupe des biomasses croissant avec la taille, jusqu'à l'octave de masse 4,5 (20-25 µg), est constitué d'individus inférieurs à 600-650 µm, il est suivi, sauf pour la station 1, jusqu'à l'octave 6,5 (90-100 µg ou 1 300-1 350 µm) d'un sommet d'autant plus étalé que les contraintes en milieu lagunaire sont moins rigoureuses (opposition S.O.-N.E.). Ces deux ensembles forment la majorité des individus récoltés (78 à 95 %), appartenant au type filtreur herbivore/détritivore.

- A partir des octaves 6,5-7 (90-130 µg), un groupe hétérogène des biomasses décroissant avec la taille, comprend des organismes (en majorité de prédateurs) rares ou occasionnels, pouvant atteindre 5 000 µm de long (Siphonophores, Chaetognathes, Mysidacés, larves de Décapodes, alevins de poissons, etc.) et associés ou non à des populations denses d'Anthoméduses.

DISCUSSION

L'approche du plancton hivernal de l'Étang de Thau permet d'obtenir des précisions sur le plan méthodologique aussi bien que des informations sur le compartiment biologique concerné.

Par rapport aux méthodes traditionnelles (pesée directe, estimation du volume décanté ou déplacé, micrométrie sous matériel optique courant), de nouvelles techniques permettent des manipulations automatiques ou semi-automatiques plus rapides, et d'obtenir plus de précision. Le compteur de particules détecte l'individu traversant un champ électrique et permet d'évaluer son volume, l'individu étant assimilé à un objet sphérique (Mackas *et al.*, 1981). L'imagerie numérique, plus récente, distingue le contour des objets, effectue des mesures sur leur projection en plan et estime leur volume grâce aux critères de morphométrie mathématique (Rolle & Lenz 1984, Coster & Chermant 1985). Lam Hoai & Gril (1989) ont montré la cohérence de la méthode pour dénombrer le zooplancton aussi bien que pour suivre l'évolution de ses structures.

La biomasse moyenne du zooplancton s'accroît à mesure qu'on se rapproche des communications avec la mer. Cette progression en gradient traduit l'apport des populations d'origine marine. A l'échelle du zooplancton, le facteur hydrodynamique, qui régit les échanges lagune-mer, se comporte en variable forçante. En deçà d'une limite de taille des organismes (1 300-1 400 µm ou 90-130 µg), les spectres des biomasses sont des expressions cohérentes de la structure de peuplement dans la lagune. Cette limite marque également la séparation entre un stock fondamental d'herbivores/détritivores et un niveau de pré-dation fluctuant. Ces remarques méritent d'être explorées ultérieurement de façon plus approfondies.

Dans des écosystèmes en situation équilibrée (Schwinghamer 1981, Sprules *et al.*, 1988...), les biomasses normalisées par la taille des organismes sont liées à cette même taille par des relations linéaires à pente négative. L'usage de telles relations d'approximation dans les modèles de production ne semble pas convenir pour l'Étang de Thau, et ce

pour deux raisons : (i) les fluctuations des biomasses pondérées sont importantes dans chaque octave de taille ; (ii) leur distribution curviligne suggère des relations complexes avec la taille. Les spectres observés décrivent des communautés d'évolution rapide, bien caractéristiques des écosystèmes d'interface physiquement contrôlés (Lam Hoai & Amanieu, 1989). La différence de spectre de biomasse avec d'autres écosystèmes peut être également engendrée par l'effet fractal (Mandelbrot, 1983), selon lequel les distributions sont d'autant plus irrégulières à des échelles plus fines.

REMERCIEMENTS

Cette contribution N° 16 a été réalisée dans le cadre du programme Écothau, qui a bénéficié du soutien financier tripartite du CNRS (PIREN), du ministère de l'Environnement (SRETIE) et de l'IFREMER (DERO). M. B. Bibent (CNRS URA 1335) a très aimablement mis à notre disposition des données hydrologiques. Nous remercions également le Pr E. Bourget (Université Laval, Ste Foy, Canada) pour ses suggestions très constructives.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AMANIEU, M., P. LEGENDRE, M. TROUSSELLIER & G.F. FRISONI, 1989. Le programme Écothau : Théorie écologique et base de la modélisation. *Océanol. Acta* 12 : 189-199.
- AUDOUIN, J., 1962. Hydrologie de l'Étang de Thau. Thèse Doc. Sci., Univ. Montpellier : 127 p.
- COSTER, M. & J.L. CHERMANT, 1985. Précis d'analyse d'images. Édition C.N.R.S. Paris : 521 p.
- LAM HOAI, T., 1985. Évolution saisonnière du zooplankton dans trois sites peu profonds de Thau, une lagune littorale nord-méditerranéenne. *Hydrobiologia* 128 : 161-174.
- LAM HOAI, T. & M. AMANIEU, 1989. Structures spatiales et évolution saisonnière du zooplankton superficiel dans deux écosystèmes lagunaires nord-méditerranéens. *Océanol. Acta* 12 : 65-77.
- LAM HOAI, T. & C. GRIL, 1989. Analyse d'image support au dénombrement de zooplankton dans le cadre du programme Écothau. *Acta Oecologica, Oecol. Appl.* 10 : 379-391.
- MACKAS, D.L., T.A. CURRAN & D. SLOAN, 1981. An electronic zooplankton counting and sizing system. *Oceans* : 783-786.
- MANDELBROT, B.B., 1983. The fractal geometry of nature. Freeman, New York.
- MULLIN, M.M., 1969. Production of zooplankton in the ocean : the present status and problems. *Océanogr. Mar. biol. Ann. Rev.*, 7 : 293-314.
- PLATT, T. & K. DENMAN, 1978. The structure of pelagic marine ecosystems. *Rapp. P.-V. Reun. Cons. int. Explor. Mer*, 173 : 60-65.
- ROLKE, M. & J. LENZ, 1984. Size structure analysis of zooplankton samples by means of an automated image analyzing system. *J. Plankton Res.* 6 : 637-645.
- SCHWINGHAMER, P. 1981. Characteristic size distributions of integral Benthic communities. *Can. J. Fish. Aquat.*, 38 : 1255-1263.
- SHELDON, R.W., A. PRAKASK & W.H. SUTCLIFFE Jr., 1972. The size distribution of particles in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 327-340.
- SPRULES, W.G., M. MUNAWAR & E.H. JIN, 1988. Plankton community structure and size spectra in the Georgian Bay and North Channel ecosystems. *Hydrobiologia*, 163 : 135-140.