

VARIATIONS NYCTHÉMERALES DE L'ABONDANCE DE LA FAUNE DÉMERSALE EN MANCHE



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

Carole VALLET, Souaad ZOUHIRI, Jean-Claude DAUVIN et Zixian WANG

Muséum National d'Histoire Naturelle
Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie
URA CNRS 699
57, rue Cuvier, F-75231 Paris Cedex

16403

Résumé : Plusieurs séries d'échantillonnages planctoniques démersaux, entre 10 et 145 cm au-dessus du fond, effectuées à l'aide d'un traîneau hyperbenthique Macer-GIROQ modifié, sur des sédiments meubles de la Manche permettent de mettre en évidence quatre modèles de migrations verticales de la faune démersale au cours de la journée : (1) espèces présentes le jour au fond puis migrant dès le crépuscule dans la colonne d'eau (euphausiacés et chaetognathes) ; (2) espèces présentes la nuit au fond et migrant dès l'aube vers le pélagos (*Apherusa* spp.) ; (3) espèces présentes dans la colonne d'eau adjacente au fond durant la nuit et migrant dans le sédiment le jour (amphipodes et cumacés) ; et (4) espèces au fond uniquement au crépuscule et à l'aube (larves de Clupéidés). La densité et la biomasse de ces différents groupes d'organismes présentent de fortes variations temporelles et saisonnières tant qualitatives que quantitatives. Les observations effectuées sur ces variations de densité témoignent d'une activité natatoire importante de la faune démersale dans une mer mégatidale comme la Manche. Plusieurs facteurs peuvent intervenir dans ces phénomènes de migration : variation de l'intensité lumineuse, rythme endogène, besoins nutritionnels, état de maturité des individus et essaimages nuptiaux.

Mots clés : faune démersale, hyperbenthos, variations nycthémerales, Manche

DIEL CHANGES OF THE ABUNDANCE OF THE DEMERSAL FAUNA FROM THE ENGLISH CHANNEL

Abstract : Several series of demersal zooplankton samples were taken with a modified Macer-GIROQ sledge from the benthic boundary layer (BBL) in several soft-bottom areas of the English Channel. Four patterns of daily vertical migrations were found in different groups of demersal zooplankters: (1) euphausiids and chaetognaths stayed in the BBL during the day and migrated actively upward to the water column after sunset; (2) some swimming amphipods (*Apherusa* spp.) were present in the BBL during the night before returning to the upper water layer at sunrise; (3) other amphipods and cumaceans migrated from the bottom to the BBL during the dark hours; and (4) nektonic fish larvae clupeids were only present in the BBL around sunrise and sunset. The abundance and biomass of all these zooplankters displayed high temporal and qualitative as quantitative seasonal variations. These observations showed the importance of swimming activities of this demersal zooplanktonic community in a megatidal sea like the English Channel. This daily rhythm was commonly observed in the BBL. The change of light intensity was suggested to be the most important factor determining migratory activities. Other factors like endogenous rhythms, food demand and maturity state would also play a role in seasonal variations of the daily rhythm of the demersal zooplankton.

Key words: Benthic boundary layer macrofauna, hyperbenthos, diel changes, English Channel

INTRODUCTION

De nombreux travaux ont montré l'existence d'un compartiment faunistique particulier dans la couche d'eau immédiatement adjacente au fond. L'échantillonnage est réalisé le plus souvent à l'aide d'un traîneau permettant de collecter ce compartiment faunistique dans les premiers décimètres au-dessus du fond. La faune collectée dans cette couche d'eau correspond à plusieurs catégories d'organismes d'où des différences dans les termes utilisés pour la définir. Certains auteurs parlent de nectobenthos (Pérès, 1966 ; Sorbe, 1972 ; Jones, 1986), d'autres de faune benthique vagile (Pérès & Picard, 1964 ; Ledoyer, 1962, 1968) ou encore de benthoplancton (Macquart-Moulin, 1965), de suprabenthos (Brunel *et al.*, 1978 ; Sorbe, 1984), d'hyperbenthos (Mess, 1994) ou enfin de zooplancton démersal (Alldredge & King, 1985). En fait, la faune démersale collectée près du fond inclut trois catégories d'organismes vivant en association étroite avec le benthos : (1) le mésozooplancton représenté par les formes

planctoniques comme les copépodes et les larves de crustacés, (2) le macrozooplancton comprenant les formes holoplanctoniques telles que les amphipodes *Apherusa* spp. (Macquart-Moulin, 1984), les larves de poissons, les céphalopodes, les euphausiacés et les chaetognathes, et (3) l'hyperbenthos (*sensus* Mees, 1994 = suprabenthos *sensus* Brunel *et al.*, 1978) incluant tous les animaux liés au fond qui effectuent des migrations verticales journalières ou saisonnières pendant des périodes et à des distances variables du fond (Brunel *et al.*, 1978) : amphipodes, cumacés, mysidacés, décapodes, isopodes, leptostracés, pycnogonides et tanaidacés.

Les compositions qualitative et quantitative des différentes catégories d'organismes de la faune démersale ont été étudiées à l'échelle de la Manche, mer mégatidale, en plusieurs stations. Les objectifs de ce travail sont de présenter les différents modèles de migrations nycthémerales observés au cours d'une journée, de fournir des estimations de biomasses de ce compartiment, et enfin de quantifier les transferts de matière vivante à partir de l'étude de ces migrations nycthémerales.

Sites d'études

Les prélèvements ont été réalisés sur plusieurs sites en Manche (Figure 1) : six stations retenues dans le cadre du Programme National d'Océanographie Côtière (PNOC) chantier Manche ont été échantillonnées en mai-juin au cours de la mission CPB Manche 1 et une station choisie en Baie de Seine dans le cadre du Programme National du Déterminisme du Recrutement (PNDR, Wang & Dauvin, 1994 ; Wang *et al.*, 1994) (Tableau I).

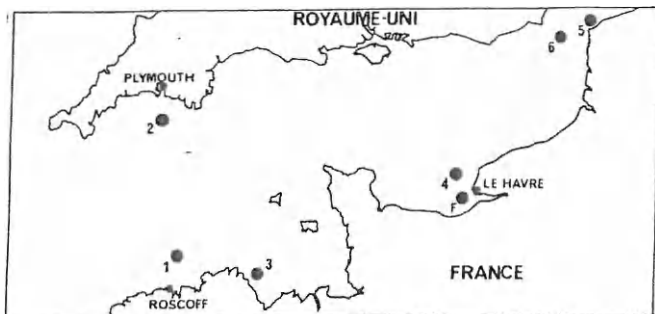


Figure 1 : Localisation des stations d'échantillonnage en Manche.
Figure 1: Location of the sampling stations in the English Channel.

Trois stations se situent en Manche Ouest : la station 1 nommée "Trezen Vraz" au large de Roscoff où dès 1988, les premières observations sur l'hyperbenthos ont été effectuées par Dauvin *et al.* (1994) et ont été poursuivies en 1989 et 1990 ; station 2 au large de Plymouth et station 3 dans le golfe Normanno-Breton (Tableau I). Les quatre autres sites se situent en Manche Est : deux en Baie de Seine (station 4 et station F), et deux stations dans le détroit du Pas-de-Calais, station 5 et station 6 (Tableau I).

Tableau I. Caractéristiques des différentes stations d'échantillonnage et des prélèvements.

Table I. Characteristics of the stations and of the sampling.

	Station 1 Trezen Vraz	Station 2 Plymouth	Station 3 Golfe normanno-breton
Localisation	48°51.20' N 3°53.2' W	49°53.75' N 4°13.00' W	48°50.20' N 2°42.50' W
Profondeur en m	75	75	33
Type de sédiment	Sable grossier	Sable moyen	Sable grossier et cailloutis
Dates d'échantillonnage	14-15 novembre 1988 17-18 juillet 1990 5-6 juin 1993	10-13 juin 1993	3-4 juin 1993
Nombres de traits	9 (1988) 11 (1990) 5 (1993)	5	5

	Station 4 Baie de Seine	Station F Baie de Seine	Station 5 Pas-de-Calais	Station 6 Pas-de-Calais
Localisation	49°37.60' N 0°12.57' W	49°26.60' N 0°01.30' E	50°54.50' N 1°34.00' E	50°48.00' N 1°19.50' E
Profondeur en m	29	5	25	29
Type de sédiment	Sable moyen et grossier	Sable fin envasé	Cailloutis	Sable moyen
Dates d'échantillonnage	28 mai 1993	1-2 juin 1992	24-26 mai 1993	20-22-23 mai 1993
Nombres de traits	5	25	5	5

L'échantillonnage de la faune démersale a été réalisé avec la nouvelle version du traîneau hyperbenthique Macer-GIROQ élaborée à la Station Biologique de Roscoff (Dauvin & L'orgeré, 1989) à partir du modèle utilisé au Québec (Brunel *et al.*, 1978) et modifié par Wildish *et al.* (1992). Ses dimensions sont : longueur 4,2 m ; largeur 1,14 m et hauteur 1,51 m. Il peut être dissocié en deux parties. La partie antérieure porte quatre boîtes superposées où sont fixés les quatre filets WP2 (F1, F2, F3, F4) de 500 µm de vide de maille. Les boîtes (0,18 m² de surface d'ouverture) et les filets servent au filtrage simultané de quatre couches d'eau : 0,10 à 0,40 m (F1) ; 0,45 à 0,75 m (F2) ; 0,80 à 1,10 m (F3) et 1,15 à 1,45 m (F4) au-dessus du fond. En leur centre, des débimètres de type "TSK" donnent, après conversion, le volume d'eau filtrée. La partie postérieure sert de support aux filets et aux collecteurs.

Sur chaque site, plusieurs prélèvements de jour et de nuit ont été effectués ainsi qu'au-moins un prélèvement au crépuscule. De cinq à 25 traits sont disponibles selon les stations (tableau I).

Les organismes recueillis dans les collecteurs ont été fixés au formol neutre à 10 % ; les filets ont été traités séparément. Les volumes d'eau filtrée à chaque niveau ont été notés permettant l'estimation des densités (moyenne du cumul des abondances des quatre filets) exprimées en 100 m⁻³.

L'ensemble des échantillons (80 traits, soit 320 filets) a été analysé afin de connaître la composition qualitative et quantitative de la faune démersale en Manche. Tous les individus ont été déterminés, si possible jusqu'à l'espèce puis comptés à l'exception des copépodes, des larves de crustacés, des chaetognathes, des euphausiacés et des amphipodes du genre *Apherusa* dont l'abondance a été estimée à partir de leur biovolume.

Pour mesurer leur biomasse, les individus sont regroupés par taxon, séchés sur papier Joseph avant d'être mis à l'étuve à 80 °C pendant 48 heures, puis pesés à 0,01 mg près (poids sec). Les échantillons sont ensuite calcinés dans un four à 550 °C pendant deux heures, puis pesés à 0,01 mg près (poids de cendre). Le poids sec libre de cendre (PSLC) est alors calculé par différence entre le poids sec et le poids de cendre. Les biomasses sont exprimées en mg 100 m⁻³.

Pour estimer les transferts de biomasse entre d'une part, le benthos et hyperbenthos et d'autre part, le hyperbenthos et le pélagos, une méthode dérivée de la méthode de Allen (1950) a été utilisée. Les valeurs positives correspondent au transfert du benthos et du pélagos vers la couche d'eau adjacente au fond, et les valeurs négatives au transfert de la couche adjacente au fond vers le pélagos et/ou le benthos.

RÉSULTATS

Composition faunistique

La figure 2 illustre l'abondance des différentes catégories d'organismes de la faune démersale dans les stations 1 à 6 au cours de la mission CPB Manche 1 (cinq traits à chaque station, dont deux de jour, un au crépuscule et deux de nuit).

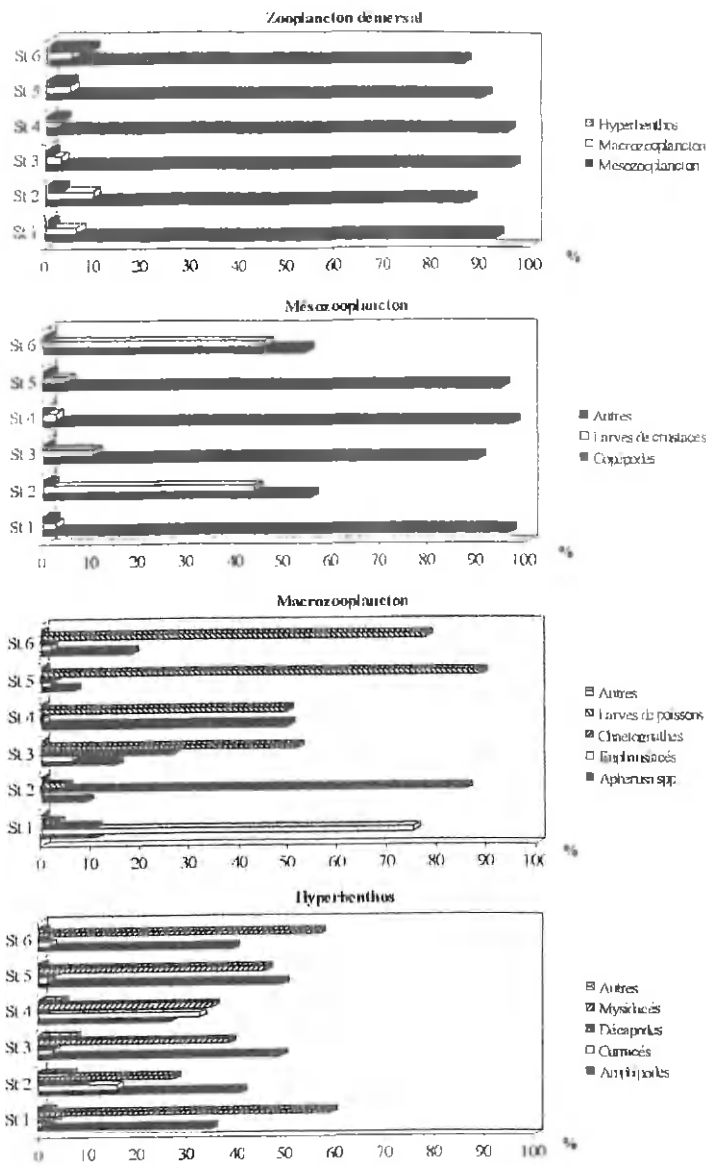


Figure 2 : Fréquence (%) des différents groupes d'organismes de la faune démersale dans les six stations de la Manche échantillonnées au cours de la campagne CPBManche 1.

Figure 2: Frequency of different demersal zooplankton organisms collected in six stations of the English Channel during CPBManche 1 cruise.

Le mésozooplankton est dominant avec des valeurs variant de 86 à 96 % de la faune totale collectée. Dans toutes les stations, le pourcentage des copépodes est toujours largement supérieur à celui des larves de crustacés sauf aux stations 2 et 6 où leurs abondances sont similaires.

Le macrozooplankton représente entre 2 et 10 % de la faune totale collectée : les amphipodes du genre *Apherusa* sont présents dans toutes les stations et représentent environ 50 % du macrozooplankton à la station 4 ; les euphausiacés (*Nyctiphanes couchi*, 80 % et *Meganctiphanes norvegica* 20 %) sont très abondants seulement à la station 1 (75 % du macrozooplankton). Les chaetognathes sont présents en abondance surtout à la station 2 (85 % du macrozooplankton) et les larves de poissons sont dominantes en Manche Est (stations 4, 5 et 6 avec jusqu'à 89 % de la faune macrozooplanktonique) et à la station 3 dans le golfe normanno-breton (52 % du macrozooplankton).

L'hyperbenthos ne représente que de 1 à 9 % de la faune totale collectée : les amphipodes et les mysidacés dominent dans toutes les stations sauf aux stations 2 et 4, caractérisées par des sables moyens, où l'abondance des cumacés est forte (16 et 32,5 %, respectivement). Quant aux décapodes, ils ne sont réellement abondants qu'au large de Plymouth (station 2).

La densité totale de la faune démersale présente de fortes variations d'une station à l'autre. En effet, les effectifs varient entre 3500 ind. 100 m⁻³ aux stations 5 et 6 à plus de 16000 et 20000 ind. 100 m⁻³ aux stations 4 et 1, respectivement.

Migrations nycthémérales

Les euphausiacés

Ces organismes sont présents dans la couche d'eau près du fond le jour et ceci quelle que soit la station échantillonnée en Manche (Figure 3). Dès le crépuscule, ces individus disparaissent de la couche d'eau échantillonnée par le traîneau suprabenthique et y reviennent à l'aube. Il faut remarquer que d'une saison à l'autre ou d'une station à l'autre, l'abondance de ces organismes varie beaucoup : ainsi la densité passe de 800 ind. 100 m⁻³ en automne à la station 1 à 2300 ind. 100 m⁻³ au printemps (Figure 3) et de 10 ind. 100 m⁻³ dans le détroit du Pas-de-Calais à 2300 ind. 100 m⁻³ à Trezen Vraz.

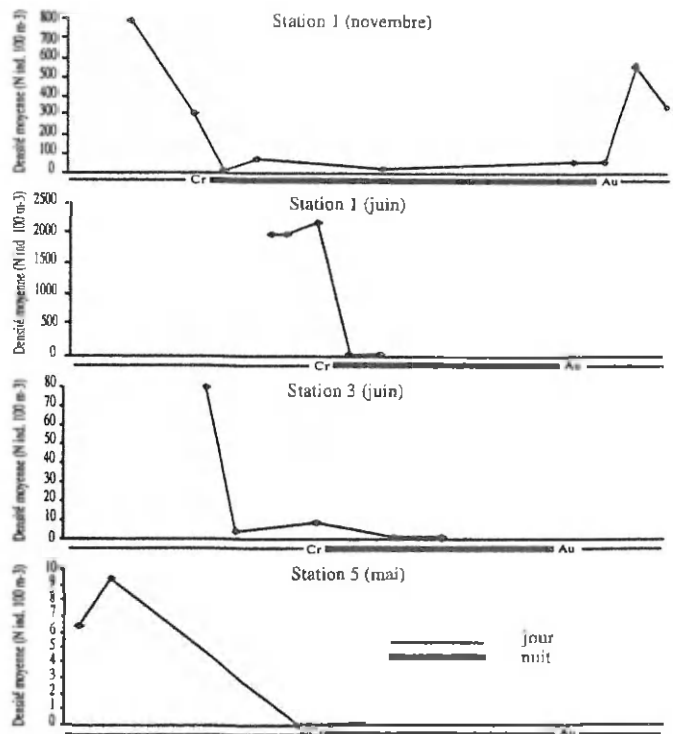


Figure 3 : Evolution journalière de la densité des euphausiacés dans les différentes stations de la Manche (Cr, Crépuscule ; Au, Aube) (densité moyenne. 100 m⁻³ dans la couche d'eau 10-145 cm).

Figure 3: Daily change of the density of euphausiids in different stations of the English Channel.

Les amphipodes du genre *Apherusa*

A l'inverse des euphausiacés, les *Apherusa* spp. sont des espèces nocturnes au fond, leur densité de nuit est 3 à 5 fois supérieure à celle du jour. En effet, dès le crépuscule, ces amphipodes holoplanctoniques (Macquart-Moulin, 1984) sont présents en forte abondance dans la couche d'eau immédiatement adjacente au fond et se dispersent dans toute la colonne d'eau le jour dès l'aube (Figure 4).

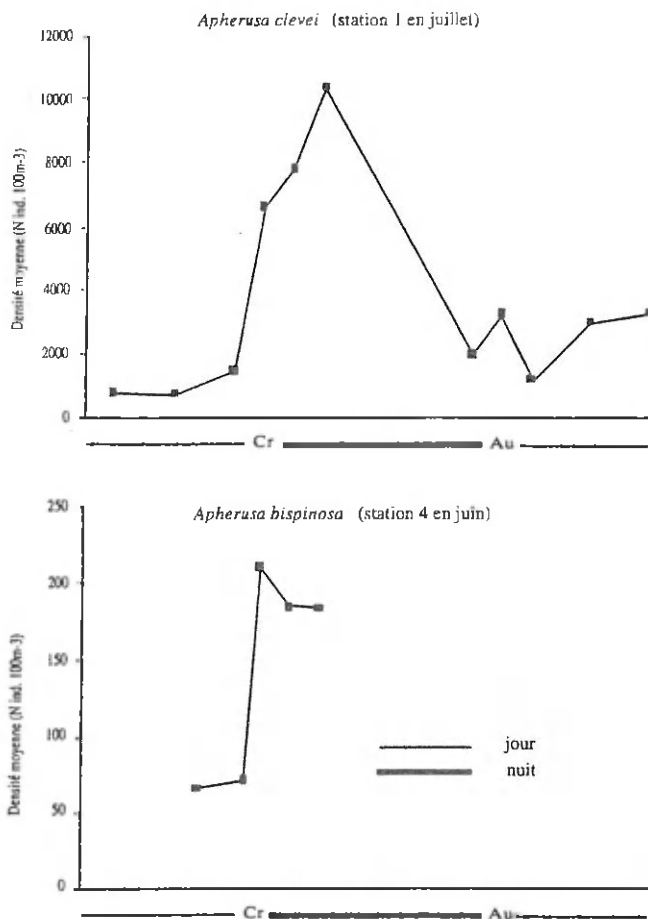


Figure 4 : Evolution journalière de la densité des *Apherusa* spp. à la station Trezen Vraz (station 1) et en Baie de Seine (station 4) (Cr, Crépuscule ; Au, Aube) (densité moyenne. 100 m⁻³ dans la couche d'eau 10-145 cm).

Figure 4 : Daily change of the density of *Apherusa* spp. at Trezen Vraz (station 1) and the Bay of Seine (station 4).

Le cumacé *Pseudocuma longicornis*

La figure 5 illustre les migrations nyctémérales de ce cumacé, au cours d'un cycle de 24 heures à la station F. *Pseudocuma longicornis* est absente ou rare pendant le jour dans la couche d'eau proche du fond. Dès le crépuscule, on note une arrivée massive de ces individus dans cette couche d'eau avec de fortes densités observées jusqu'à 2 heures du matin ; puis leur activité natatoire se ralentit ensuite au cours de la nuit. Un second pic d'abondance est observé dès l'aube, moins important que celui observé juste après le crépuscule : la densité est plus forte pendant cette période qu'au cours des dernières heures de la nuit. L'abondance diminue fortement dès les premières heures du jour.

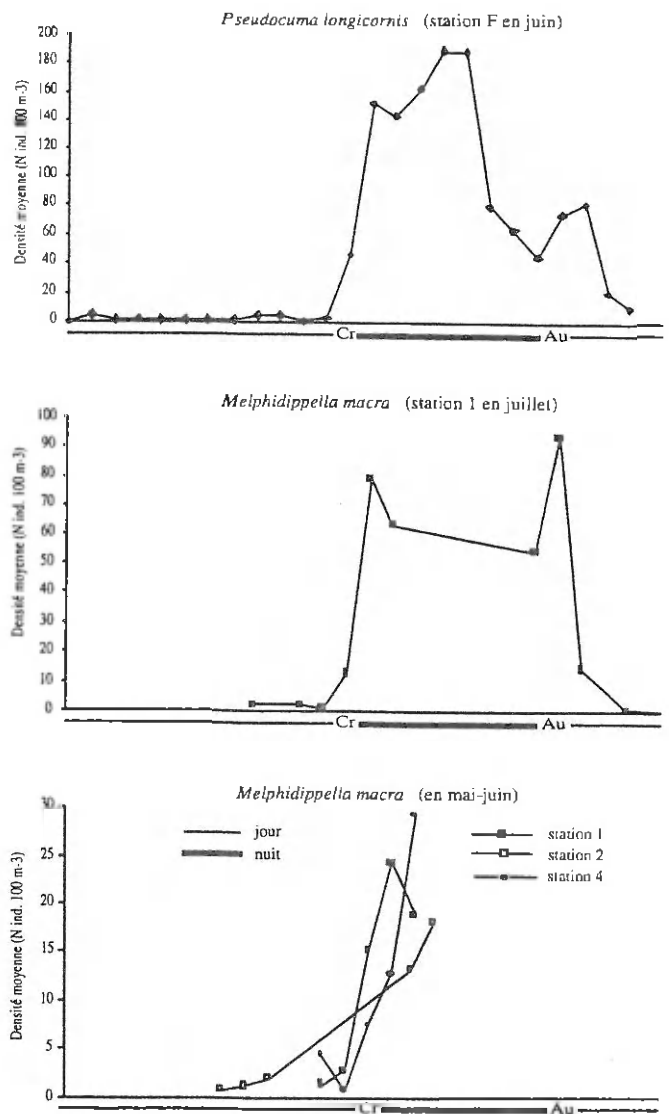


Figure 5 : Evolution journalière de la densité de *Pseudocuma longicornis* en Baie de Seine (station F) et de *Melphidippella macra* dans différentes stations de la Manche (Cr, Crépuscule ; Au, Aube) (densité moyenne 100 m⁻³ dans la couche d'eau 10-145 cm).

Figure 5 : Daily change of the density of *Pseudocuma longicornis* at the Bay of Seine (station F) and that of *Melphidippella macra* at different stations of the English Channel.

L'amphipode *Melphidippella macra*

Comme pour *P. longicornis*, *M. macra* est absent ou rare le jour dans la couche d'eau échantillonnée par le traîneau hyperbenthique.

La figure 5 montre l'existence de deux pics d'abondance, le premier au crépuscule et le second à l'aube, témoignant d'une forte activité natatoire à ces deux moments privilégiés. Cette activité diminue légèrement au cours de la nuit. Ce phénomène est observé aussi bien en automne qu'en été et au printemps à la station 1 et dans les stations 2 et 4 au printemps. Cependant, la densité est deux à trois fois plus élevée en automne qu'au printemps.

Les larves de Clupéidés

Les larves de Clupéidés sont présentes dans les échantillons en abondance uniquement au crépuscule et à l'aube, aussi bien à la station F qu'à la station 1 (Figure 6) où les quantités collectées sont très importantes ; le reste du temps, ces larves sont pratiquement absentes de la couche d'eau immédiatement adjacente au fond. Les densités sont plus fortes en Baie de Seine en juin (maximum à 22 h avec environ 1300 ind. 100 m⁻³) qu'à Trezen Vraz en juillet (maximum à 22 h avec environ 550 ind. 100 m⁻³).

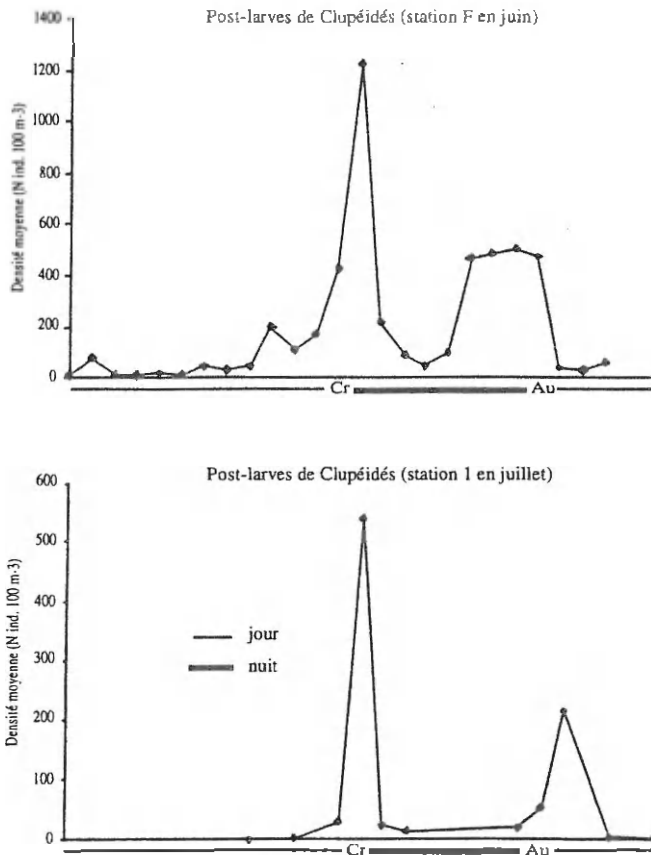


Figure 6 : Evolution journalière de la densité des post-larves de clupéidés en Baie de Seine (station F) et à Trezen Vraz (station 1) (Cr, Crépuscule ; Au, Aube) (densité moyenne, 100 m⁻³ dans la couche d'eau 10-145 cm).

Figure 6: Daily change of the density of clupeidae postlarvae at the Bay of Seine (station F) and at the station Trezen Vraz (station 1).

Biomasse totale

Quelle que soit la saison et quelle que soit la station, le macrozooplancton domine pondéralement. Par exemple, à la station 1, en novembre (Figure 7a), les plus fortes biomasses sont observées pendant le jour avec deux maximum : le premier pic, vers 16 heures, correspondant à l'arrivée massive d'euphausiacés tandis que le second pic de 6 heures à 9 heures correspond surtout à une forte abondance de larves de crustacés. En été (Figure 7b), les plus fortes biomasses sont observées au crépuscule et à l'aube : à 22 heures, les fortes biomasses macrozooplanctonique et hyperbenthique sont essentiellement dues à une grande quantité de larves de Clupéidés, d'amphipodes et de décapodes ; à l'aube, l'augmentation de la biomasse hyperbenthique est essentiellement déterminée par l'arrivée massive de mysidacés depuis la colonne d'eau.

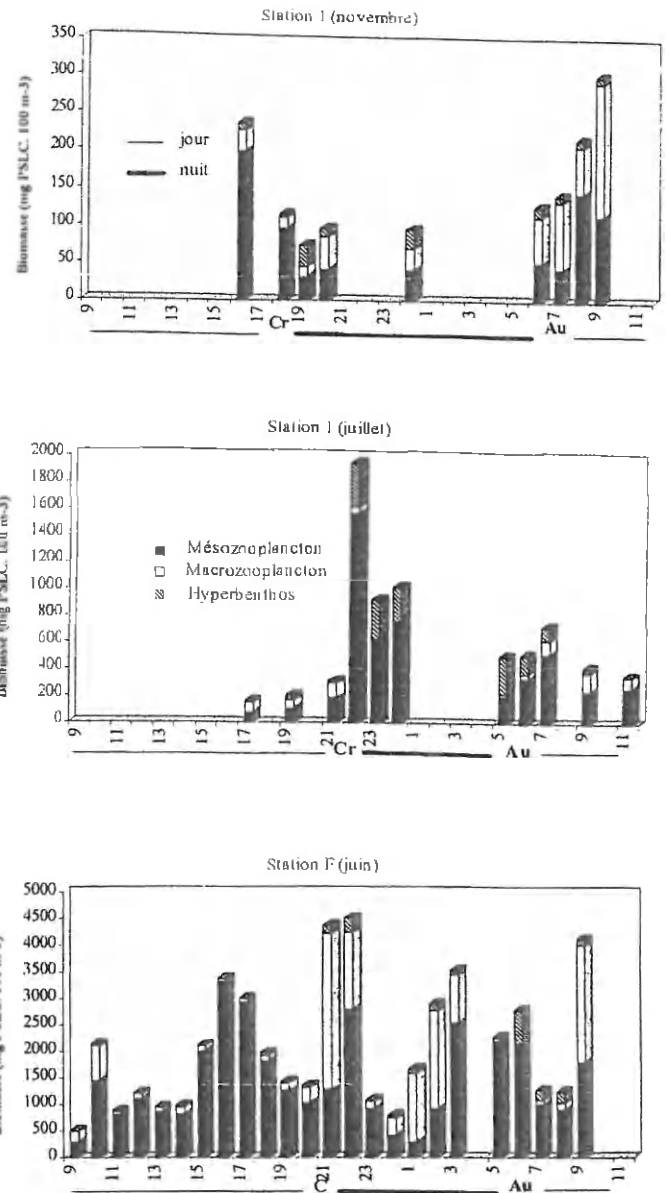


Figure 7 : Evolution journalière de la biomasse du zooplancton démersal en Baie de Seine (station F) et à Trezen Vraz (station 1) (Cr, Crépuscule ; Au, Aube) (densité moyenne, 100 m⁻³ dans la couche d'eau 10-145 cm).

Figure 7: Daily change of the demersal zooplankton biomass at the Bay of Seine (station F) and the station Trezen Vraz (station 1).

À la station F (Figure 7c), le macrozooplancton domine sauf pendant les maximums de flot (21 h) où le mésozooplancton présente une forte biomasse due à une grande abondance de copépodes marins entraînés par l'advection des eaux marines en cette station située au débouché de la Seine.

En effet, à cette station située à proximité même de l'estuaire de la Seine en zone très côtière, deux phénomènes se superposent : le cycle tidal et le cycle jour/nuit.

Transfert vertical

Le calcul du transfert vertical de biomasse n'a pu être effectué pour le moment qu'à une seule station, Trezen Vraz, mais à deux périodes différentes, en été et en automne (Figure 8). Ces transferts sont plus importants au crépuscule et à l'aube que pendant le jour et la nuit.

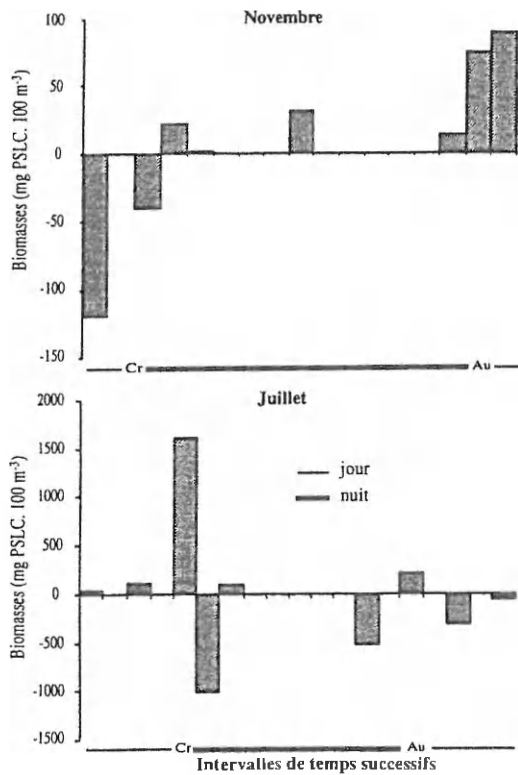


Figure 8 : Transfert entre le pélagos, la couche adjacente au fond et le benthos (biomasses exprimées en poids sec libre de cendre) : partie positive : transfert du benthos et du pélagos vers la couche d'eau adjacente au fond ; partie négative : transfert de la couche d'eau adjacente au fond vers le benthos et le pélagos.

Figure 8: Pelagos, hyperbenthos and benthos transfert (AFDW. 100 m⁻³): positive part: benthos and pelagos transfert to hyperbenthos; negative part: hyperbenthos transfert to benthos and pelagos.

En cette station, la biomasse moyenne pour 100 m³ du zooplancton démersal s'élève à 154 mg. 100 m⁻³ PSLC) en automne, et à plus de 638 mg. 100 m⁻³ (PSLC) en été (Tableau II).

Tableau II. Biomasse moyenne (poids sec libre de cendres en mg. 100 m⁻³) du zooplancton de la colonne d'eau (com. pers. de Mme Le Fèvre-Lehoërf et M. Lagadeuc) et de la faune démersale (couche d'eau 10-145 cm au-dessus du fond) dans les différentes stations de la Manche (maille des filets : 500 µm).

Table II. Mean biomass (ash free dry weigh, AFDW, in mg. 100 m⁻³) of the zooplankton from the water column and of the zooplankton from the benthic boundary layer (BBL) in some stations in the English Channel (sieve mesh: 500 µm).

	Zooplancton		Faune démersale		
	Mai	Juin	Juin	Juillet	Novembre
Station 1		1436		638	154
Station 2		3865			
Station 3		787			
Station 4	1423				
Station 5	791				
Station 6	343				
Station F			2096		

En automne (Figure 8), on observe un transfert négatif entre 16 et 18 heures dû essentiellement au départ massif des euphausiacés de la couche d'eau adjacente au fond. De 18 à 19 heures, le transfert reste négatif mais il est trois fois plus faible que le précédent (environ 40 mg. 100 m⁻³ PSLC) : le départ des euphausiacés est compensé par l'arrivée des amphipodes et des décapodes, ce qui donne un transfert positif une heure plus tard. Dès l'aube, le transfert reste positif jusqu'aux premières heures du jour : il est lié à l'arrivée des larves de clupéidés entre 6 et 7 heures, des euphausiacés dès 8 heures et des larves de crustacés et des copépodes dès 9 heures.

En été (Figure 8), on observe un transfert positif (du pélagos et du sédiment vers la couche d'eau adjacente au fond) élevé au crépuscule (entre 21-22 heures : importance des clupéidés, des *Apherusa bispinosa* et des *Siriella norvegica*), suivi d'un transfert négatif intense immédiatement après (22 à 23 heures : importance du départ des clupéidés) puis plus modéré (deux fois plus faible) à la fin de la nuit entre minuit et 5 heures. Les transferts aux autres moments de la journée sont moins intenses notamment en fin de jour entre 17 et 21 heures.

DISCUSSION-CONCLUSION

En Manche, le mésozooplancton est le groupe zoologique le plus abondant dans la faune démersale avec une dominance moyenne de 91 % sur l'ensemble des effectifs de toutes les stations. Le mésozooplancton est relativement peu diversifié et est dominé par quelques espèces représentant toujours une forte dominance : *Temora longicornis*, *Parapontella brevicornis*, *Centropages hamatus* et *Calanus helgolandicus* pour les copépodes, zoés et mégalopes de Brachyours, larves de Caridés pour les larves de crustacés et furciliés d'euphausiacés (Dupuy, 1994) alors que le macrozooplancton et l'hyperbenthos sont représentés par de nombreuses espèces mais dont les abondances sont moindres. La densité totale de la faune démersale diminue d'Ouest en Est sauf à la station 4 où la densité est du même ordre de grandeur qu'en Manche Ouest, ceci étant certainement dû à des apports trophiques importants en provenance de la Seine.

Macquart-Moulin (1973) et Macquart-Moulin *et al.* (1987) ont montré l'importance de la variation de l'intensité lumineuse sur le comportement migratoire nycthéral de plusieurs espèces. Macquart-Moulin *et al.* (1987) distinguent trois types de réaction vis-à-vis de la lumière chez des espèces présentant des migrations nycthérales : (1) les espèces migrant rapidement de la couche d'eau adjacente au fond vers le pélagos dès le crépuscule (éclairage < 1 lux) ; (2) les espèces présentant des densités planctoniques maximales avant l'établissement du seuil lumineux nocturne et (3) les espèces réagissant bien après l'établissement de ce seuil lumineux nocturne. Les mouvements verticaux de ces différentes espèces seraient contrôlés par réactions phototaxiques, par réactions géotaxiques ou par variation de la photokinèse. D'après Velsch & Champalbert (1994), les rythmes d'activité natatoire de l'euphausiacé *Meganyctiphanes norvegica* seraient d'origine endogène et synchrones avec les variations nycthérales d'éclairage naturel. Macquart-Moulin (1973, 1991), Champalbert (1975) et Hammond & Naylor (1977) ont montré que les crustacés pécararides, les copépodes et les décapodes ont des rythmes endogènes influençant leur activité natatoire. Velsch & Champalbert

(1994) pensent que plus l'habitat diurne de ces espèces est profond, plus le rôle de ces rythmes endogènes est important.

Les observations effectuées sur les variations de densité de la faune démersale à l'échelle de la Manche témoignent d'une activité natatoire importante entre le pélagos, la couche d'eau immédiatement adjacente au fond et le sédiment. Cette activité permet aux organismes de migrer entre ces trois compartiments à des moments privilégiés de la journée. Hesthagen (1973) a mis en évidence trois modèles de migrations verticales : il y aurait (1) les animaux présents dans la couche d'eau près du fond uniquement le jour tels que les chaetognathes, (2) les individus présents dans cette même couche d'eau pendant les premières et dernières heures de la nuit (les juvéniles de *Gastrosaccus spinifer* et les adultes et les juvéniles de *Diastylis* spp.) et (3) les organismes présents dans la couche d'eau près du fond uniquement la nuit (cumacés et décapodes).

Dans cette étude, quatre modèles de migrations verticales au cours de la journée (Figure 9) ont pu être mis en évidence :

- 1 - modèle 1 : espèces qui sont présentes le jour dans la couche d'eau adjacente au fond et migrent dès le crépuscule vers le pélagos (euphausiacés et chaetognathes).
- 2 - modèle 2 : espèces qui, dès le crépuscule, gagnent la couche d'eau échantillonnée par le traîneau hyperbenthique et repartent vers le pélagos dès l'aube (amphipodes du genre *Apherusa*).
- 3 - modèle 3 : organismes de l'hyperbenthos (*Melphidippella macra* et *Pseudocuma longicornis*).
- 4 - modèle 4 : organismes qui sont présents dans la couche d'eau près du fond uniquement à deux moments privilégiés de la journée : au crépuscule et à l'aube (larves de clupéidés).

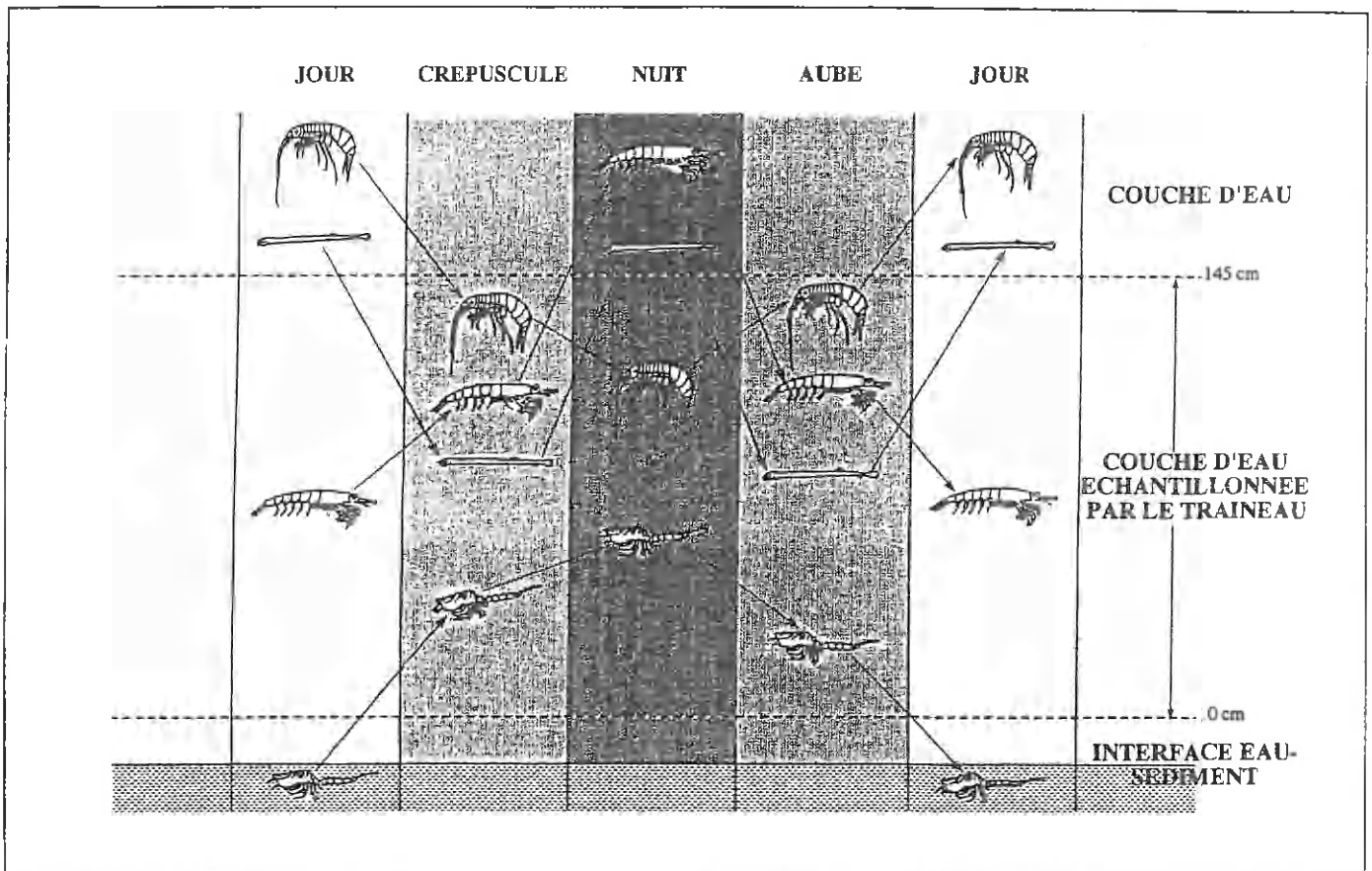


Figure 9 : Représentation schématique des modèles migratoires de la communauté démersale de la Manche.

Figure 9: Schematic migratory patterns representation in the demersal community from the English Channel.

C'est donc au crépuscule et à l'aube, moment où les organismes sont les plus actifs et les migrations les plus importantes, que les larves de clupéidés migrent vers la couche d'eau adjacente au fond (Zouhiri, 1993 ; Wang *et al.*, 1994). D'après Gallego (1994), les larves de hareng (clupéidés) sont capables de détecter des concentrations de proies potentielles et de changer de comportement pour se diriger vers les zones de fortes abondances en proies. Coughlin *et al.* (1992) avaient déjà remarqué que les larves de poissons modifiaient souvent leur comportement natatoire quand elles rencontrent une forte abondance de proies. Les larves de poissons sont donc capables de répondre aux signaux environnementaux, augmentant ainsi leur chance de trouver une quantité de proies suffisante. Les besoins nutritionnels pourraient ainsi être le facteur prépondérant dans la migration de ces larves de poissons,

hypothèse qu'il conviendra de vérifier ultérieurement. Robertson & Howard (1978) ont trouvé une corrélation directe entre l'abondance des organismes de la faune démersale et le nombre de ces individus trouvés dans le tube digestif des poissons, la nuit. Ce trophisme a été cité par plusieurs autres auteurs dont Hesthagen (1973), Silbert (1981), Sorbe (1984), Jones (1986) et Wildish *et al.* (1992). Les espèces gagneraient la couche d'eau près du fond soit pour se nourrir (cas des Clupéidés) ou encore pour échapper à leurs prédateurs visuels (cas des décapodes). D'autres facteurs, comme l'état de maturité des individus et l'essaimage nuptial (Chevrier *et al.*, 1991), pourraient aussi être à l'origine de cette migration nyctémérale.

Un gradient de réduction de la biomasse du mésozooplancton est observé d'ouest en est. Cependant, la

station 4 possède une biomasse mésozooplanctonique élevée due essentiellement à une forte abondance de copépodes. La station 1 présente de fortes variations de biomasse mésozooplanctonique d'une saison à l'autre : de juin à juillet, la biomasse diminue beaucoup et passe de 568 mg. 100 m⁻³ (Dupuy, 1994) à 64 mg. 100 m⁻³ (Zouhri & Dauvin, sous presse), tandis qu'elle reste stable de juillet à novembre (de 64 à 58 mg. 100 m⁻³) (Zouhri & Dauvin, sous presse). Les biomasses totales du zooplancton de toute la colonne d'eau (Le Fèvre-Lehöerff et Lagadeuc, communications personnelles) dans les six stations échantillonnées au cours de la campagne CPB Manche 1 (Tableau II) ont une répartition géographique à celle du mésozooplancton démersal. La forte biomasse observée à la station 2 (Tableau II) s'explique par le fait que cette station est située dans la zone stratifiée de la Manche (forte abondance de Diatomées en surface jusqu'en mai puis sous la thermocline et apparition des Dinoflagellés et des petits Flagellés de juin à août jusqu'à l'érosion de la thermocline qui favorise la réapparition des Diatomées, d'où une forte production primaire au printemps et en automne). A la station 1, la biomasse des individus dans la colonne d'eau est supérieure à celle de la faune démersale. Ceci peut être dû d'une part, au fait que les mesures dans la colonne d'eau tiennent compte de l'ensemble des organismes collectés, et d'autre part, au fait que les échantillons ont été réalisés à des périodes différentes de l'année (juin pour le zooplancton de la colonne d'eau, juillet et novembre pour la faune démersale). En baie de Seine, la biomasse moyenne des individus de la colonne d'eau à la station 4 (1423 mg 100 m⁻³) est inférieure à celle de la station F (2096 mg 100 m⁻³).

L'essentiel des transferts verticaux de biomasses entre le pélagos, la couche d'eau immédiatement adjacente au fond et le benthos a lieu au crépuscule et à l'aube lorsque les migrations des différentes espèces sont les plus importantes. D'après Chevrier *et al.* (1991), les fortes activités natatoires des amphipodes hyperbenthiques dans la couche d'eau immédiatement adjacente au fond, la nuit, dépendraient de la production primaire et secondaire du pélagos. Cette nourriture pélagique fournie à la communauté proche du fond apparaît être le facteur affectant la densité et par voie de conséquence la biomasse. Il existerait donc une relation directe entre la production primaire, le zooplancton et la production benthique, ceci ayant un impact direct sur le cycle de carbone.

L'absence de réplicats et le nombre limité d'observations rendent difficile une généralisation des cycles temporels observés. Toutefois, au niveau descriptif, nos observations sur ces migrations nyctémérales en Manche sont en accord avec celles de Macquart-Moulin (1973, 1991). Il conviendra maintenant de concentrer l'effort de recherche sur le rôle et la contribution de ces migrations dans le fonctionnement de l'écosystème côtier. La quantification de la biomasse, réalisée pour la première fois en Manche dans ce travail, permettra dans l'avenir de connaître le rôle de la faune démersale dans le transfert de matière vivante.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Programme National d'Océanographie Côtière, au cours de la campagne CPB Manche 1, et du Programme National sur le Déterminisme du Recrutement. Les auteurs remercient les équipages du N.O. Le Pluteus II et du N.O. le Suroit,

G. Thouzeau, chef de mission de la campagne CPB Manche 1, R. Ratsimbazafy, J.C. Lorgeré, C. Conq, C. Dupuy pour leur aide technique et C. Macquart-Moulin et J. C. Sorbe pour leurs remarques et suggestions très constructives lors de l'analyse de la première version de ce texte.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLDREDGE, A.L. & KING, J.M., 1985. The distance demersal zooplankton migrate above the benthos: implications for predation. *Mar. Biol.*, 84 : 253-260.
- ALLEN, K. R., 1950. The computation of production in fish populations. *N. Z. Sci. Rev.*, 8 : 89.
- BRUNEL, P., BESNER, M., MESSIER, D., POIRIER, L., GRANGER, D. & WEINSTEIN, M., 1978. Le traîneau Macer-GIROQ : appareil amélioré pour l'échantillonnage quantitatif de la petite faune nageuse au voisinage du fond. *Internat. Rev. Ges. Hydrob.*, 63 : 815-829.
- CHAMPALBERT, G., 1975. *Répartition du peuplement animal de l'hyponeuston. Etude de la physiologie et du comportement des Pontellidés*. Thèse Doct. Etat Sci. nat., Université d'Aix-Marseille, 312 pp.
- CHEVRIER, A., BRUNEL, P. & WILDISH, D.J., 1991. Structure of a suprabenthic shelf sub-community of Gammaridean Amphipoda in the Bay of Fundy compared with similar sub-communities in the Gulf of St. Lawrence. *Hydrobiologia*, 223 : 81-104.
- COUGHLIN, D.J., STRIKLER, J.R. & SANDERSON, B., 1992. Swimming and search behaviour in clownfish, *Amphiprion perideraion*, larvae. *An. Beh.*, 44 : 427-440.
- DAUVIN, J.C. & LORGERÉ, J.C., 1989. Modifications du traîneau Macer-GIROQ pour l'amélioration de l'échantillonnage quantitatif étagé de la faune suprabenthique. *J. Rech. Océanogr.*, 14 : 65-67.
- DAUVIN, J.C., IGLESIAS, A. & LORGERÉ, J.C., 1994. Circalittoral suprabenthic coarse sand community from the western English Channel. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 74 : 543-562.
- DUPUY, C., 1994. *Le plancton démersal : composition qualitative, quantitative et migrations nyctémérales de six stations de la Manche (PNOC, Chantier Manche)*. Mémoire de maîtrise de l'Université P. & M. Curie, Paris VI, 29 pp.
- GALLEGO, A., 1994. Changes in the swimming behaviour of larval herring in response to two different prey densities. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 74 : 955-958.
- HAMMOND, R.D. & NAYLOR, E., 1977. Effects of dusk and dawn on locomotor activity rhythms in the Norway lobster: *Nephrops norvegicus*. *Mar. Biol.*, 39 : 253-260.
- HESTHAGEN, I.H., 1973. Diurnal and seasonal variations in the near-bottom fauna - the hyperbenthos - in one of the deeper channels of the Kieler Bucht (Western Baltic). *Kiel. Meeresfor.*, 29 : 116-140.
- JONES, A.R., 1986. Spatial and temporal variations in a community of nektobenthic invertebrates from Moreton Bay, Queensland. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 23 : 131-146.
- LEDOYER, M., 1962. Etude de la faune vagile des herbiers superficiels de zostéracées et de quelques biotopes d'algues littorales. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 39 : 117-235.
- LEDOYER, M., 1968. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome (région de Marseille principalement). IV. Synthèse de l'étude écologique. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 50 : 241-247.
- MACQUART-MOULIN, C., 1965. Les mysidacés benthoplanctoniques du golfe de Marseille. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 54 : 129-253.

- MACQUART-MOULIN, C., 1973. L'activité natatoire rythmique chez les Pécarides benthoplanctoniques. Déterminisme endogène des rythmes nyctéméraux. *Tethys*, 5 : 209-231.
- MACQUART-MOULIN, C., 1984. La phase pélagique nocturne et les comportements migratoires des amphipodes benthiques (Méditerranée nord-occidentale). *Tethys*, 11 : 171-196.
- MACQUART-MOULIN, C., BOURDILLON, A., CUBIZOLLES, F., PASSELAIGE, F. & RASOANARIVO, R., 1987. Un cas type de migration vertical 'retard' chez l'amphipode *Ampelisca typica*. *J. Plank. Res.*, 9 : 785-809.
- MACQUART-MOULIN, C., 1991. La phase pélagique des Cumacés. *J. Plank. Res.*, 13 : 313-337.
- MEES, J., 1994. *The hyperbenthos of shallow coastal waters and estuaries: community structure and biology of the dominant species*. Thèse d'Université de Gent, 284 pp.
- PÉRÈS, J.M., 1966. *La vie dans l'océan*. Seuil éd., 190 pp.
- PÉRÈS, J.M. & Picard, J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 31, fasc. 47 : 1-137.
- ROBERTSON, A.I. & HOWARD, R.K., 1978. Diel trophic interactions between vertically-migrating zooplankton and their fish predators in an eelgrass community. *Mar. Biol.*, 48 : 207-213.
- SILBERT, J.R., 1981. Intertidal hyperbenthic population in the Nanaimo Estuary. *Mar. Biol.*, 64 : 259-265.
- SORBE, J.C., 1972. *Ecologie et éthologie alimentaire de l'ichtyofaune chalutable du plateau continental sud-Gascogne*. Thèse d'Université d'Aix-Marseille, Marseille, 125 pp.
- SORBE, J.C., 1984. *Contribution à la connaissance des peuplements suprabenthiques néritiques sud-Gascogne*. Thèse de Doct. État, Université de Bordeaux I, 301 pp.
- VELSCH, J.P. & CHAMPALBERT, G., 1994. Rythmes d'activité natatoire chez *Meganycitiphanes norvegica* (Crustacea, Euphausiacea). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 317 : 857-862.
- WANG, Z. & DAUVIN, J.C., 1994. The suprabenthic crustacean fauna of the infralittoral fine sand community from the Bay of Seine (eastern English Channel): composition, swimming activity and diurnal variation. *Cah. Biol. mar.*, 35 : 135-155.
- WANG, Z., DAUVIN, J.C. & THIÉBAUT, E., 1994. Preliminary data on the near-bottom meso- and macrozooplanktonic fauna from the eastern Bay of Seine: faunistic composition, vertical distribution and density variation. *Cah. Biol. mar.*, 35 : 157-176.
- WILDISH, D.J., WILSON, A.J. & FROST, B., 1992. Benthic boundary layer macrofauna of Browns Banks, northwest Atlantic, as potential prey of juvenile benthic fish. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.*, 49 : 91-98.
- ZOUHIRI, S., 1993. *Transferts verticaux benthos/pélagos : rôle du suprabenthos et du macrozooplancton démersal*. D.E.A. Université P. & M. Curie, Paris VI, 30 pp + annexes.
- ZOUHIRI, S. & DAUVIN, J.C. Diel changes of Benthic Boundary Layer macrofauna over coarse sand sediment in the western English Channel. *Oceanol. Acta* (sous presse).
-
-