



**HAL**  
open science

# ASPECTS QUANTITATIFS DU PHYTOPLANCTON DE BANYULS-SUR-MER (GOLFE DU LION) IV - BIOMASSE ET PRODUCTION, 1965-1969

Guy Jacques

► **To cite this version:**

Guy Jacques. ASPECTS QUANTITATIFS DU PHYTOPLANCTON DE BANYULS-SUR-MER (GOLFE DU LION) IV - BIOMASSE ET PRODUCTION, 1965-1969. Vie et Milieu , 1970, pp.37-102. hal-02959382

**HAL Id: hal-02959382**

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-02959382v1>

Submitted on 6 Oct 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# ASPECTS QUANTITATIFS DU PHYTOPLANCTON DE BANYULS-SUR-MER (GOLFE DU LION)

## IV - BIOMASSE ET PRODUCTION, 1965-1969

par Guy JACQUES

*Laboratoire Arago, 66 - Banyuls-sur-Mer*

### SOMMAIRE

L'auteur décrit les variations saisonnières de la biomasse (cellules, chlorophylle  $a$ ) et de la production primaire (méthode au  $^{14}\text{C}$ ) des eaux néritiques de la région de Banyuls.

La répartition verticale de la production est essentiellement régie par la transparence de l'eau qui est assez basse (1 % à 35 m) alors que le cycle annuel est commandé par le niveau des réserves nutritives, abondantes lors d'apports d'eaux rhodaniennes (printemps).

En été, on observe fréquemment un haut niveau de production juste en-dessous de la thermocline.

AVANT-PROPOS .....	38
MÉTHODES .....	39
Chapitre I. — DISTRIBUTION VERTICALE ET VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA BIOMASSE ET DE LA PRODUCTION .....	40
I. <i>Distribution verticale</i> .....	40
1) Pénétration de la lumière .....	40
2) Production primaire .....	44
3) Chlorophylle $a$ .....	50
II. <i>Variations saisonnières au point côtier (point B)</i> .....	52
III. <i>Variations de la biomasse vers le large</i> .....	62

Chapitre II. — DYNAMIQUE DE LA PRODUCTION .....	66
I. <i>Relations lumière-phytoplancton-production</i> .....	66
A. Variations saisonnières de ces relations .....	67
B. Mécanismes de la répartition verticale de la production	78
1) Corrélations chlorophylle <i>a</i> -production. Inhibition de surface .....	78
2) Indice production maximale / production totale de RODHE (1958) .....	79
3) Modèle de TALLING (1957) .....	81
II. <i>Corrélations entre quelques paramètres hydrobiologiques</i>	84
CONCLUSIONS GÉNÉRALES .....	91
BIBLIOGRAPHIE .....	97

## AVANT-PROPOS

En Méditerranée nord-occidentale, les analyses régulières de la biomasse et de la production ont commencé depuis une dizaine d'années, comme l'indique le calendrier suivant :

- 1959. Estimation de la production primaire, par la méthode du  $^{14}\text{C}$ , dans les parages de Monaco (BROUARDEL et RINCK).
- 1961. Densité des phytoplanctontes et des pigments dans le golfe de Marseille (M. TRAVERS).
- 1963. Variations quantitatives des communautés phytoplanctoniques et des pigments en Mer Ligure, entre Monaco et Calvi (GOSTAN et NIVAL, LÉGER).
- 1964. Biomasse pigmentaire dans la région de Villefranche-sur-Mer (NIVAL).  
Pigments et production primaire en Mer Ligure, à la bouée-laboratoire (LÉGER, MINAS).  
Production primaire dans le golfe de Marseille (MINAS).
- 1967. Production primaire, pigments, communautés phytoplanctoniques, au large de Barcelone (équipe de MARGALEF).

Dans le présent travail, j'ai tenté d'aborder l'écologie du phytoplancton en m'intéressant de la même façon à la structure des communautés et à la fonction de production de l'écosystème. Dans le but de déterminer un nombre maximum de paramètres, j'ai utilisé les méthodes océanographiques modernes dont la mise au point et la standardisation sont le plus avancées, méthodes dont les particularités vont être rappelées.

## MÉTHODES

### *Pénétration de la lumière*

Les mesures photo-électriques ont été faites avec un photomètre à cellule au sélénium Weston, modèle 856 ayant un maximum de sensibilité vers 550 nm (cette sensibilité est encore de 75 % à 450 et à 630 nm).

Trois filtres Schott et Gen ont été généralement employés : un filtre bleu Bg 7 dont la transmission maximale se réalise aux longueurs d'ondes voisines de 475 nm, un filtre vert Bg 18 (maximum à 500 nm) et un filtre rouge Rg 630 qui laisse passer les rayonnements de longueur d'onde supérieure à 750 nm. Ces filtres sont les mêmes que ceux utilisés en 1959-60, à Monaco, par BROUARDEL et RINCK (1963) \*.

### *Production organique primaire*

Méthode au  $^{14}\text{C}$  appliquée dans les recherches marines par STEEMANN-NIELSEN et JENSEN (1957).

Toutes les expériences ont été faites *in situ*; après addition de carbonate de sodium radioactif, les échantillons sont réimmergés à leur profondeur d'origine : 0, 5, 10, 20, 30 et 50 m. L'activité ajoutée varie entre 4 et 20  $\mu\text{C}$ , toutes les expériences durant du midi au coucher du soleil.

La fourniture des ampoules, des filtres (Membranfilter, porosité G2, soit 0,6  $\mu$ ), des appareils de filtration ainsi que le comptage de l'activité des filtres et des ampoules ont été assurés par l'Agence internationale pour la mesure de la production primaire marine de Charlottenlund, Danemark \*.

Les résultats communiqués par l'Agence sont :

- 1) corrigés de l'absorption différentielle  $^{12}\text{C}$ - $^{14}\text{C}$ ,
- 2) corrigés de la perte en  $^{14}\text{C}$  due à la respiration,
- 3) calculés en utilisant, pour la mesure de l'activité des ampoules, la méthode biologique (STEEMANN-NIELSEN, 1965) qui consiste à faire photosynthétiser une culture de l'Algue *Chlorella* en présence de la solution à titrer.

La quantité de  $\text{CO}_2$  dans l'eau de mer n'a pas été mesurée; elle a été prise égale à 100  $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ . On sait que cette teneur varie très peu dans les eaux de salinité normale. Il faut admettre que, dans le cas de dilutions, l'utilisation de cette valeur conduit à une légère sous-estimation de la fixation de carbone.

\* Je remercie très vivement Monsieur le Professeur RINCK qui s'est chargé d'effectuer l'étalonnage de mes cellules.

\* Je tiens à remercier ici Monsieur le Professeur STEEMANN-NIELSEN et le NATO pour leurs aides scientifique et financière.

### *Pigments chlorophylliens*

La méthode d'estimation des chlorophylles qui a été utilisée ici est proche de celle recommandée par l'UNESCO (1968). Les équations de calcul des chlorophylles *a*, *b*, *c* sont celles indiquées dans cet ouvrage. Les particularités techniques sont les suivantes :

1) filtration de 5 à 10 litres sur membrane en fibre de verre Whatman GF/C, sans carbonate de magnésium.

2) broyage des filtres en présence d'acétone à 90 %, à froid. Extraction prolongée pendant deux heures.

3) centrifugation des extraits pendant 15 minutes à 4 000 tours par minute.

4) lecture des densités optiques à 750 (turbidité), 663, 645, 630 et 430 nm, sur cuves de 10 mm de trajet optique, au spectrophotomètre Beckman, modèle DU.

Si l'extraction immédiate est impossible, les filtres sont conservés à 0 °C, sur gel de silice, ce qui modifie très peu les résultats (HUMPHREY, 1960).

Les filtres en fibre de verre Whatman GF/C permettent une filtration très rapide. Quelques comparaisons nous ont permis de constater qu'ils renaient aussi un peu mieux le seston que les Millipores AA souvent employés ailleurs. Pour les chlorophylles *a* et *b*, le gain moyen est proche de 20 %, alors que les valeurs sont identiques pour la chlorophylle *c*. Quant à l'indice D.O 430/D.O 663, il est plus bas de 20 % avec les filtres Whatman.

### *Populations phytoplanctoniques*

Méthode de sédimentation d'Utermöhl. Le fixateur utilisé est une Solution de lugol. Le processus détaillé de l'utilisation de cette méthode est décrit dans un travail précédent (JACQUES, 1967).

## CHAPITRE I

### DISTRIBUTION VERTICALE ET VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA BIOMASSE ET DE LA PRODUCTION

#### I. — DISTRIBUTION VERTICALE

##### 1. *Pénétration de la lumière*

Dans les zones tempérées, la profondeur où l'intensité lumineuse est réduite à 1 % de sa valeur de surface, correspond approximativement au niveau d'équilibre entre les processus de photosynthèse et de respiration. L'estimation de cette profondeur de compensation exigerait, en

fait, la connaissance des valeurs absolues d'énergie (quantummètre, thermopile) et d'un indice physiologique qui caractériserait la communauté.

Ce niveau d'équilibre peut cependant être calculé au moyen de mesures simples de transparence (disque de Secchi, photomètre) et comparé à sa détermination approchée par la mesure de la fixation du CO<sub>2</sub>.

Les fluctuations saisonnières de la transparence à Banyuls peuvent être suivies grâce aux observations du disque de Secchi, mesures qui conduisent à une estimation du coefficient d'atténuation  $k$  tel que :

$$I_p = I_0 \cdot e^{-kp}$$

$k = 1,7 \cdot D^{-1}$ , où  $D$  est la profondeur, en mètres, de disparition du disque.

TABLEAU 1

Moyenne mensuelle du coefficient d'atténuation au point B (1965-1969) calculé d'après les indications du disque de Secchi.

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
0,16	0,28	0,25	0,19	0,17	0,13	0,08	0,08	0,08	0,19	0,17	0,18

Minimale en février, la transparence augmente jusqu'en juillet; elle reste élevée en août-septembre, ce qui avait déjà été constaté par LANDAIS (1955) qui classait « la transparence des eaux de cette région parmi les meilleures, tout au moins pour le mois de septembre ». En fait, les pluies automnales et le brassage vertical, enrichissent les eaux en seston, diminuant ainsi leur clarté. Le coefficient d'atténuation est voisin de 0,18 jusqu'en février où il augmente encore (0,25 : apports rhodaniens, turbulence).

Il est difficile de distinguer les rôles relatifs de la densité du microplancton et des particules détritiques sur la turbidité des eaux. La turbulence verticale et les apports terrigènes, s'ils enrichissent les couches superficielles en matériel détritique, favorisent également la multiplication du phytoplancton dont le cycle saisonnier est, dans ses grandes lignes, inverse de celui de la transparence. Cependant, les observations des échantillons d'eau sédimentée indiquent, qu'en dehors de la floraison printanière de *Skeletonema costatum*, les éléments détritiques représentent généralement plus de 80 % du matériel particulaire.

L'intensité relative à différents niveaux (fig. 1) est semblable pour les fractions « bleue » et « verte » du spectre, ce qui souligne encore le caractère néritique de cette zone. Le niveau 1 % dépasse

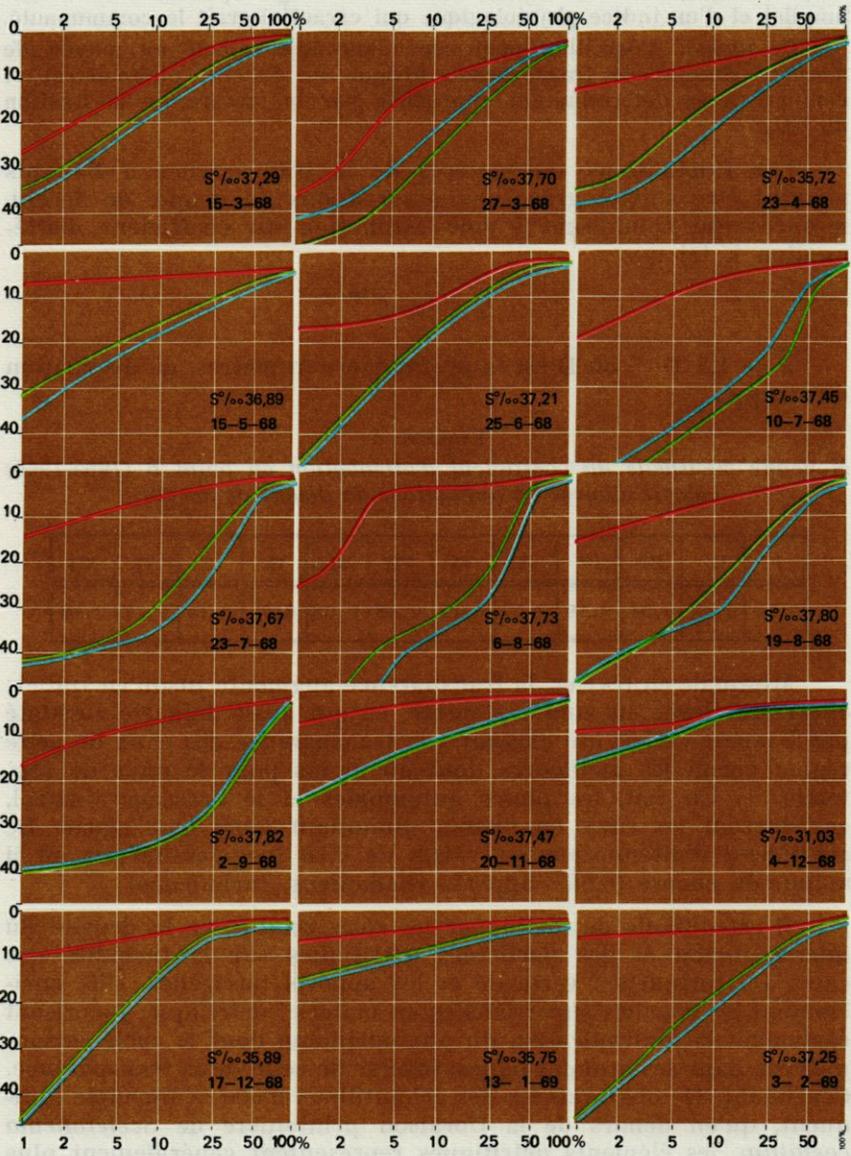


FIG. 1. — Pénétration des radiations bleue, verte et rouge au point côtier.

très rarement la profondeur de 50 m (fig. 2); il remonte jusqu'à 15 m au moment des dilutions côtières; les propriétés optiques deviennent alors hétérogènes et les indications du disque de Secchi conduisent à une sous-estimation du niveau 1 % par rapport aux mesures photométriques (tableau 2). En décembre 1968, par exemple, le 1 % calculé d'après le disque se situe à 13 m. D'après l'écart photométrique 0-20 m, il est à 32 m et, d'après l'écart 10-30 m il se situe à 92 m.

TABLEAU 2

Comparaison disque de Secchi - photomètre en 1968. Niveau du 1 %.

Date	Secchi	Photomètre		Salinité surface
		0-20	10-30	
10-7	66	82	84	37,45‰
23-7	78	78	81	37,67
6-8	58	84	81	37,73
19-8	78	68	83	37,80
2-9	58	41	50	37,82
7-11	39	27	50	<u>36,87</u>
20-11	14	22	26	37,47
4-12	4	16	21	<u>31,03</u>
17-12	13	32	92	<u>35,89</u>

Pour mémoire, je rappellerai que la profondeur à laquelle la somme des intensités des radiations bleue et verte est égale à 1 % de celle de surface peut être calculée en appliquant la formule suivante (STEEMANN-NIELSEN et JENSEN, 1957) :

$$d (1\%) = 4 (b - a) \cdot \left( \log \frac{B_a V_a}{B_b V_b} \right)^{-1}$$

B et V étant les intensités choisies à deux niveaux  $a$  et  $b$ , ce qui permet de rapporter les valeurs d'éclairement à un niveau différent de la surface, en éliminant ainsi l'influence des facteurs défavorables aux mesures.

Les eaux de Banyuls peuvent être classées parmi les moins transparentes de la Méditerranée occidentale avec le 1 % situé, en moyenne, vers 35 m. Elles sont bien moins transparentes que les eaux du large (70 m; MINAS, 1968) et que les eaux côtières proches de Monaco (60 m; BROUARDEL et RINCK, 1963); elles le sont moins également que celles du golfe de Marseille (40 m; TRAVERS, A., 1961). Ces faits étaient prévisibles d'après les régimes hydrologiques.

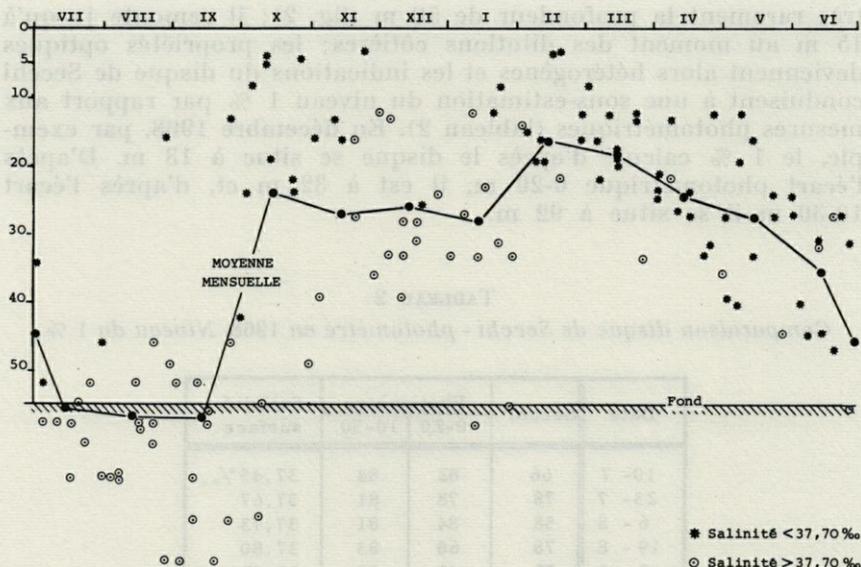


FIG. 2. — Profondeur de la zone euphotique (1 % de lumière de surface).

## 2. Production primaire \*

La figure 3 représente, dans l'ordre chronologique, en fonction de la profondeur, l'ensemble des courbes de production et de chlorophylle  $\alpha$ , l'énergie lumineuse en surface, la transparence et le niveau de la thermocline en été. Les 39 expériences ont été faites au point côtier entre janvier 1967 et janvier 1969 par exposition *in situ*, de midi jusqu'au coucher du soleil, des échantillons prélevés à 0, 5, 10, 20, 30 et 50 m.

Pour simplifier, nous ramènerons l'ensemble de ces profils à six courbes types correspondant à des situations hydrologiques déterminées (tableau 3). Ces courbes sont rangées par ordre d'importance décroissante de la production superficielle par rapport à la production totale. Plus que l'énergie disponible en surface et que la distribution des Algues, c'est la transparence de l'eau qui commande la répartition verticale des productions car sa plage de variation est très étendue. De 3 m en moyenne pour le type I, elle passe à 24 m pour le type VI. Dans certains cas, l'énergie lumineuse est insuffisante pour assurer un accroissement notable de la biomasse au-delà de quelques mètres de profondeur, ce qui ne se produit pas dans des régions voisines.

\* L'auteur tient à la disposition de toute personne intéressée les données numériques des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques.

TABLEAU 3

Principaux types de profils de production : conditions hydrologiques associées.

PROFIL TYPE	N°	DEFINITION	DISQUE de SECCHI	ENERGIE en SURFACE	PRODUCTION .M <sup>-2</sup> (mg C.jour <sup>-1</sup> )	EPOQUE	NOMBRE de CAS
	I	Maximum 0 m très rapide	3 m	Faible	Faible 243 mg C	Lors de fortes dilutions locales ou rhodaniennes: - février-mars - automne	3
	II	Maximum 0 m rapide	7 m		Moyenne 335 mg C		8
	III	Maximum 0-5 m assez rapide	9 m	Moyenne à forte	Forte 466 mg C	Dilutions atténuées (avril-juin)	7
	IV	Maximum 0-10 lente	15m	Moyenne	Forte 410 mg C	Epoques diverses (printemps-été)	6
	V	Production homogène sur 30 m	21m	Moyenne à forte	Faible 179 mg C	Juin à octobre <u>biomasse très basse</u>	6
	VI	Deux maximums 1 - 0 à 5 m 2 - 30 m	24m		Moyenne 355 mg C	Été 2° maximum au niveau de la <u>thermocline</u>	7

SALINITE BASSE

SALINITE NORMALE OU FORTE

Une expérience sur deux a été effectuée à des périodes de basse salinité. Dans le cas de dilutions d'origine locale, d'apports rhodaniens d'hiver, les courbes de production présentent des valeurs très élevées en surface : de 30 à 70 mg C·m<sup>-3</sup>·jr<sup>-1</sup>. La production diminue ensuite très rapidement, puis devient nulle vers 20 m (types I et II). La production par mètre carré est limitée. Quand l'énergie arrivant en surface est forte et la dilution moins marquée, le maximum est souvent à 5 m et la production, par mètre carré est alors maximale.

Les courbes présentant le maximum sub-superficiel classique ne sont pas les plus fréquentes à Banyuls. Ce type de profil (IV) se rencontre principalement en été mais aussi en hiver quand les

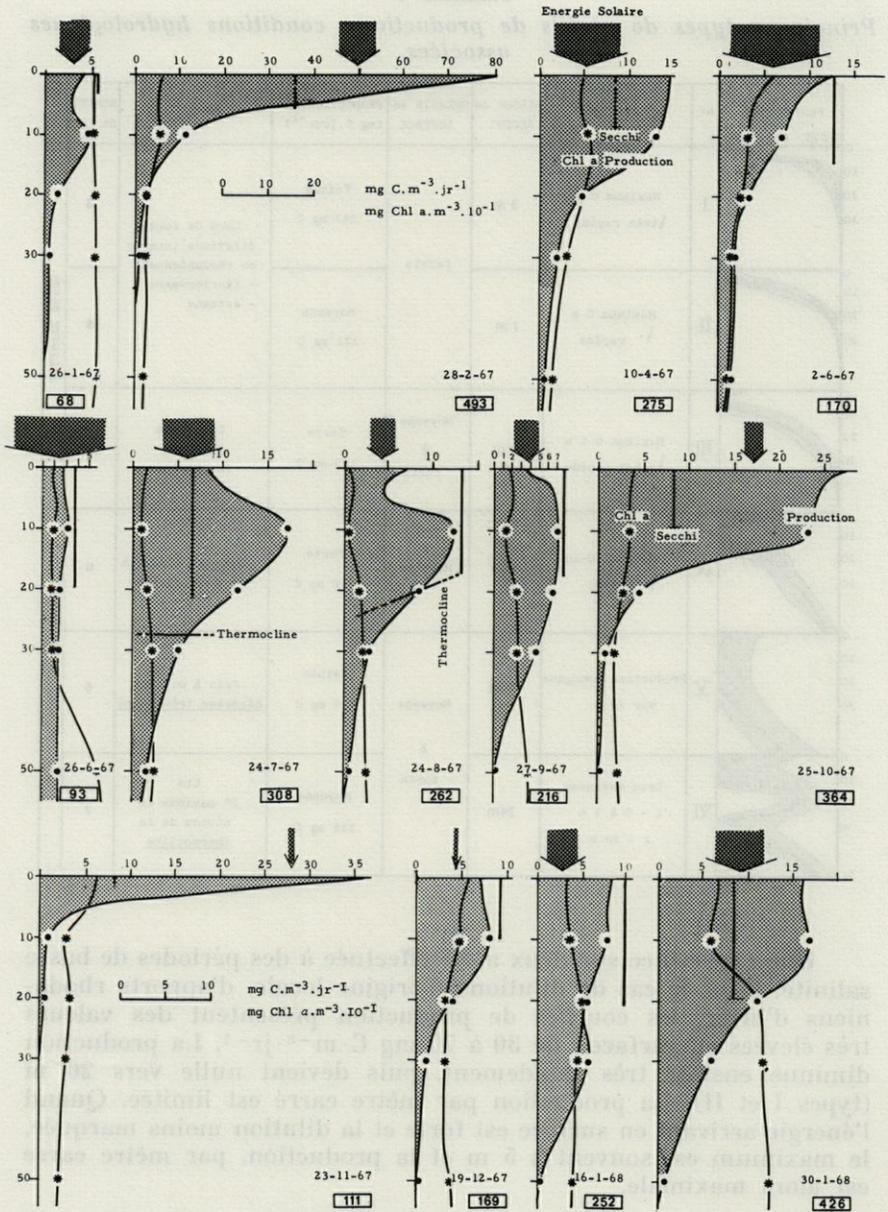


FIG. 3. — Profils de production et de chlorophylle *a*, énergie en surface et transparence au point B en 1967 et 1968.

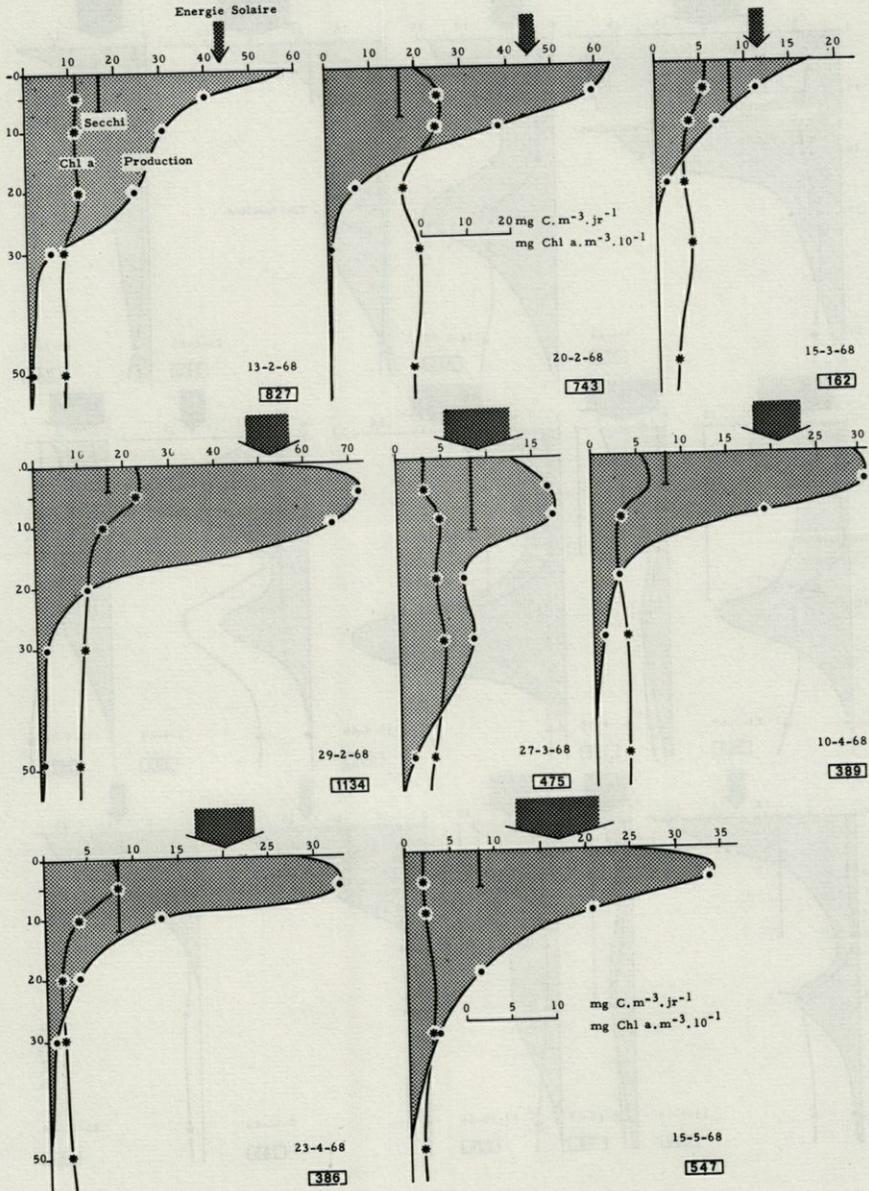


FIG. 3 (suite). — Profils de production et de chlorophylle *a*, énergie en surface et transparence au point B en 1967 et 1968.

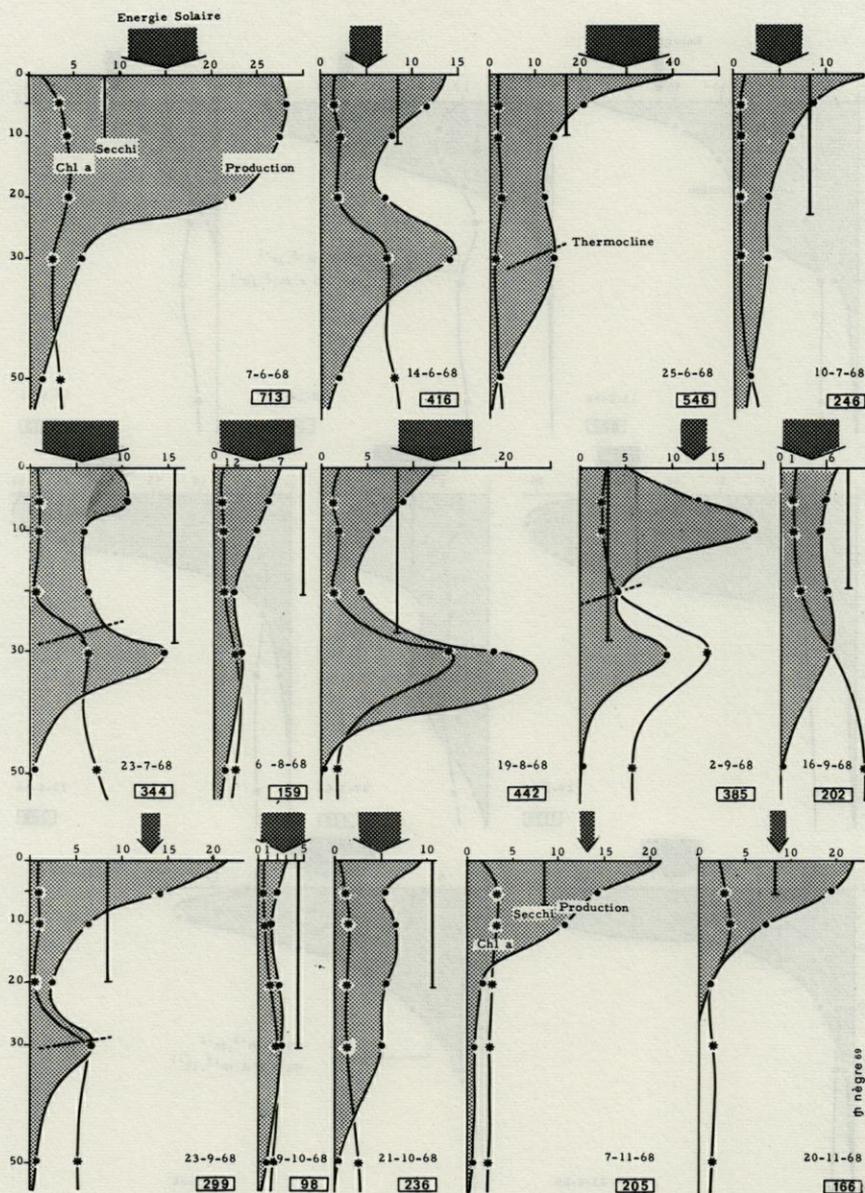


FIG. 3 (suite). — Profils de production et de chlorophylle *a*, énergie en surface et transparence au point B en 1967 et 1968.

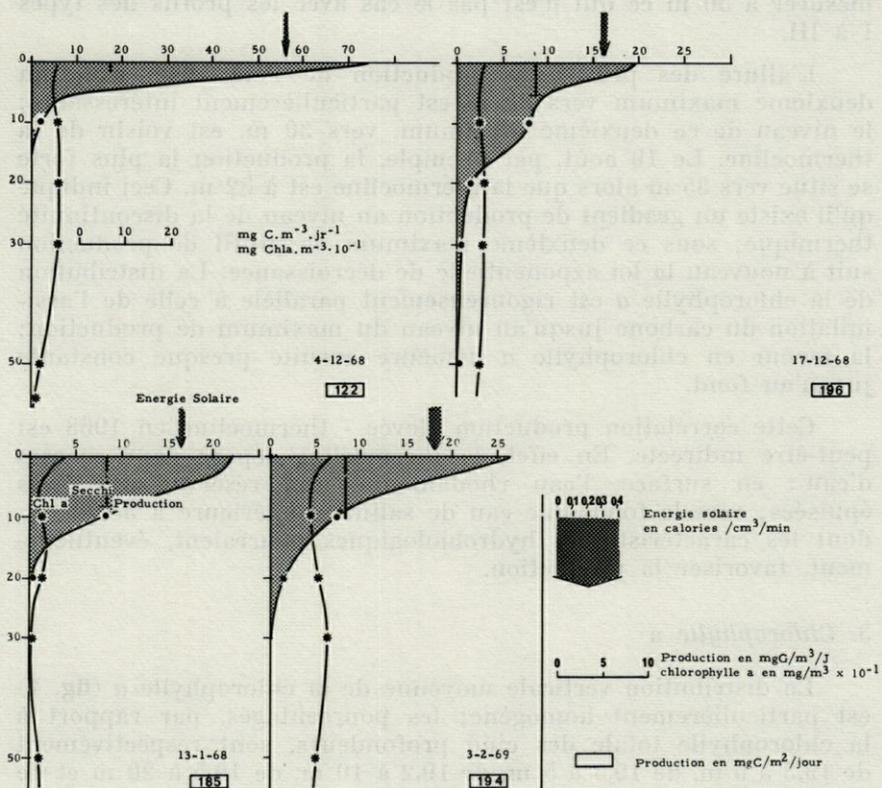


FIG. 3 (suite). — Profils de production et de chlorophylle *a*, énergie en surface et transparence au point B en 1967 et 1968.

eaux du large, très transparentes, envahissent le plateau continental (janvier 1968); le maximum de production correspond alors aux conditions optimales de photosynthèse avec photo-inhibition en surface. Il est possible que cette limitation superficielle soit, en réalité, plus forte si on admet, avec STEEMANN-NIELSEN (1964), que la lumière ultra-violette, arrêtée en partie par les parois de verre des flacons d'expérience, provoque une baisse du taux d'assimilation.

En été, quand la biomasse phytoplanctonique est faible et que l'énergie disponible à tous les niveaux augmente, le taux de production est assez constant dans les trente premiers mètres avec un léger maximum entre 0 et 10 m (type IV). La fixation de carbone diminue notablement au-delà de 30 m, mais on peut encore la

mesurer à 50 m ce qui n'est pas le cas avec les profils des types I à III.

L'allure des profils de production de l'été 1968, avec un deuxième maximum vers 30 m est particulièrement intéressante; le niveau de ce deuxième maximum, vers 30 m, est voisin de la thermocline. Le 19 août, par exemple, la production la plus forte se situe vers 35 m alors que la thermocline est à 32 m. Ceci indique qu'il existe un gradient de production au niveau de la discontinuité thermique; sous ce deuxième maximum, le profil de production suit à nouveau la loi exponentielle de décroissance. La distribution de la chlorophylle *a* est rigoureusement parallèle à celle de l'assimilation du carbone jusqu'au niveau du maximum de production; la teneur en chlorophylle *a* demeure ensuite presque constante jusqu'au fond.

Cette corrélation production élevée - thermocline en 1968 est peut-être indirecte. En effet, la thermocline sépare deux masses d'eau : en surface, l'eau rhodanienne aux réserves nutritives épuisées; vers le fond, une eau de salinité supérieure à 38,00 ‰ dont les caractéristiques hydrobiologiques pourraient, éventuellement, favoriser la production.

### 3. Chlorophylle *a*

La distribution verticale moyenne de la chlorophylle *a* (fig. 4) est particulièrement homogène; les pourcentages, par rapport à la chlorophylle totale des cinq profondeurs, sont respectivement de 19,3 à 0 m, de 19,5 à 5 m, de 19,2 à 10 m, de 19,5 à 20 m et de 22,5 à 50 m; cette légère augmentation provient uniquement de l'apport de matériel végétal benthique. Pour les Diatomées, nous pouvons citer les valeurs de 22, 26, 20, 17 et 15 % et, pour le nanoplancton, celles de 28, 23, 19, 16 et 14 % (et même 32, 26, 16, 14 et 12 % pour le groupe des Cryptophycées).

Cette différence entre la distribution des cellules chlorophylliennes et la teneur en chlorophylle *a* du seston peut provenir :

1) soit d'une hétérogénéité verticale dans la composition des populations,

2) soit de la variation, avec la profondeur, de la richesse relative en chlorophylle des cellules de populations homogènes. C'est au niveau de l'optimum photosynthétique que le contenu en chlorophylle par cellule sera le plus élevé.

3) soit de l'importance croissante des phéo-pigments vers le fond.

Le nombre moyen de cellules de phytoplancton, qui forment un milligramme de chlorophylle *a*, est de 1680 ( $\times 10^3$ ) à 0 m, de

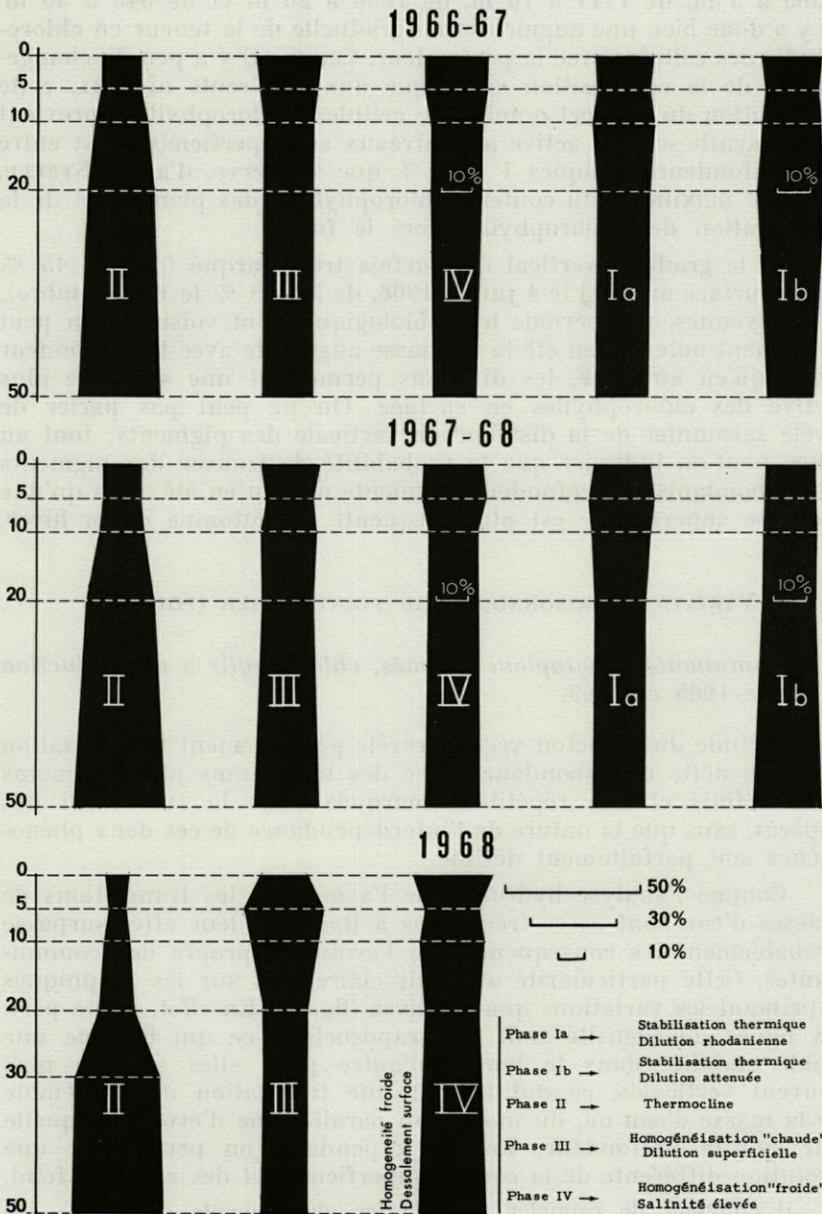


FIG. 4. — Distribution verticale moyenne de la biomasse chlorophyllienne aux différentes périodes du cycle annuel. Point côtier (en pourcentage de la biomasse totale des cinq profondeurs).

1565 à 5 m, de 1211 à 10 m, de 1080 à 20 m et de 843 à 50 m. Il y a donc bien une augmentation graduelle de la teneur en chlorophylle des cellules avec la profondeur. Comme il y a peu de changements de la composition spécifique aux différents niveaux, cette diminution du rapport nombre de cellules /chlorophylle *a* provient d'une synthèse plus active aux niveaux subsuperficiels (c'est entre les profondeurs optiques 1 et 5 % que s'observe, d'après STEELE, 1964, le maximum du contenu chlorophyllien des plantes) et de la dégradation des chlorophylles vers le fond.

Si le gradient vertical est parfois très marqué (de 6 à 45 % de la surface au fond le 4 juillet 1966, de 33 à 8 % le 12 décembre), les moyennes, par période hydrobiologique, sont voisines. On peut seulement noter qu'en été la biomasse augmente avec la profondeur alors qu'en automne, les dilutions permettent une synthèse plus active des chlorophylles en surface. On ne peut pas parler de cycle saisonnier de la distribution verticale des pigments; tout au plus, peut-on indiquer que la probabilité de trouver des pigments plus abondants en profondeur augmente un peu en été alors qu'une richesse superficielle est plus fréquente en automne et en hiver.

## II. — VARIATIONS SAISONNIÈRES AU POINT CÔTIER (POINT B)

### 1. *Communautés phytoplanctoniques, chlorophylle a et production entre 1965 et 1969.*

L'étude du plancton végétal révèle généralement une variation cyclique nette de l'abondance avec des maximums plus ou moins bien définis et une répétition marquée dans la succession des espèces, sans que la nature de l'interdépendance de ces deux phénomènes soit parfaitement définie.

Comme l'analyse hydrologique l'a montré, les translations de masses d'eau sont assez fréquentes à Banyuls; leur effet surpasse probablement les conséquences de l'évolution propre des communautés. Cette particularité apparaît clairement sur les graphiques exprimant les variations quantitatives (fig. 5). En effet, d'une part, les lignes d'isodensité sont très rapprochées ce qui indique une faible stabilité dans le temps, d'autre part, elles sont le plus souvent verticales, ce qui traduit une translation de l'ensemble de la masse d'eau ou, du moins, un parallélisme d'évolution quelle que soit la profondeur. En été, cependant, on peut noter une évolution différente de la couche superficielle et des eaux du fond.

Il convient de rappeler ici que les changements saisonniers de l'abondance du plancton sont de faible amplitude dans les mers tempérées ou tropicales, ce que confirme l'ensemble des travaux méditerranéens. Il est utile de résumer ici le cycle type des côtes levantines et

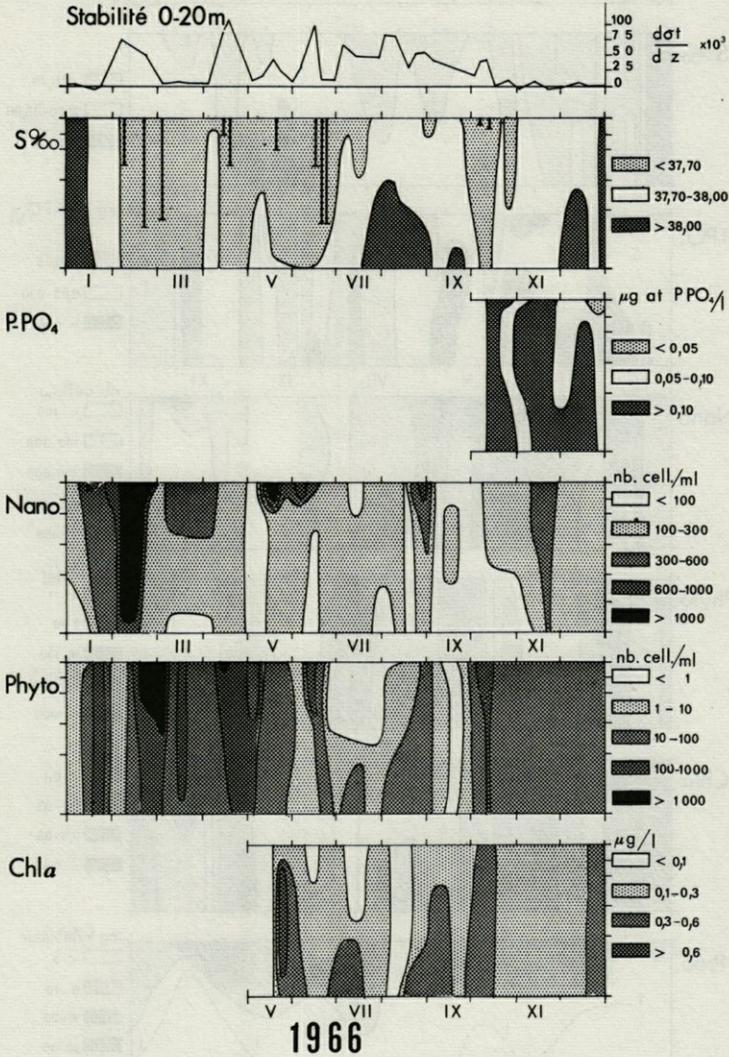


FIG. 5. — Variations saisonnières de quelques paramètres hydrobiologiques au point B en 1966.

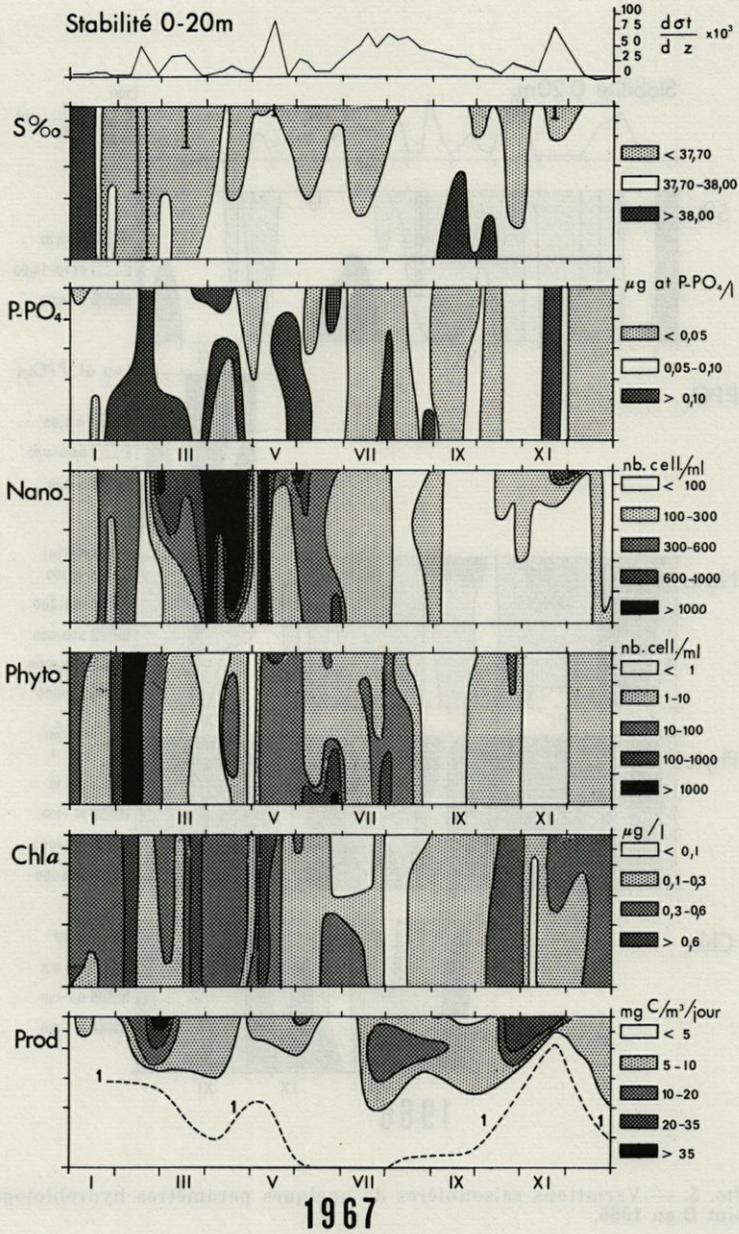


FIG. 5 (suite). — Variations saisonnières de quelques paramètres hydrobiologiques au point B en 1967.

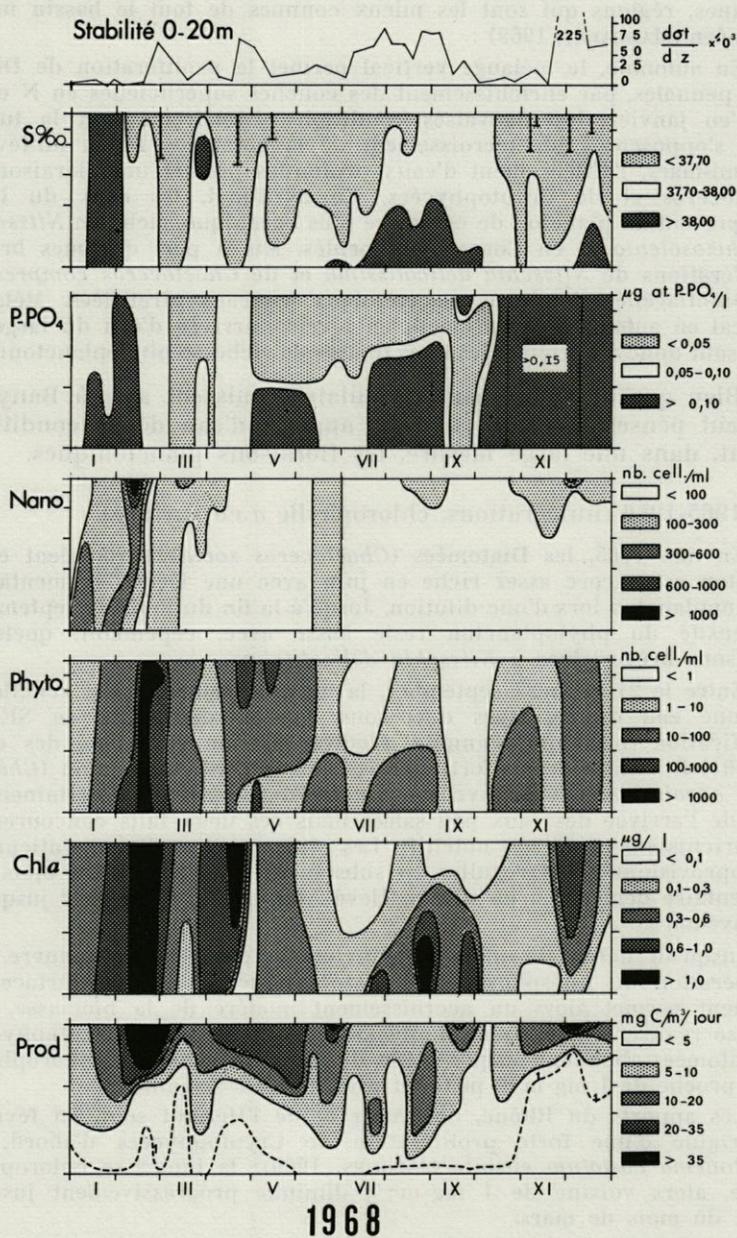


FIG. 5 (suite). — Variations saisonnières de quelques paramètres hydrobiologiques au point B en 1968.

catalanes, régions qui sont les mieux connues de tout le bassin méditerranéen (MARGALEF, 1969) :

En automne, le mélange vertical permet la prolifération de Diatomées pennales, par enrichissement des couches superficielles en N et P; jusqu'en janvier, les mauvaises conditions d'éclairement et la turbulence s'opposent à un accroissement de la biomasse. De la mi-février à la mi-mars, l'affleurement d'eaux profondes permet une floraison de *Chaetoceros* et de Cryptophycées. En avril-mai, les eaux du large transportent un plancton de caractère plus océanique, riche en *Nitzschia*, en *Rhizosolenia* et en Coccolithophoridés. Mis à part quelques brèves proliférations de *Nitzschia delicatissima* et de *Chaetoceros compressus*, les Dinoflagellés dominant en été dans les eaux stratifiées. Mélange vertical en automne, affleurement en février, arrivée d'eau du large en avril sont donc à l'origine des trois phases de richesse phytoplanctonique.

Bien que des mécanismes similaires puissent agir à Banyuls, on peut penser, *a priori*, que les apports d'eau douce conditionneront, dans une large mesure, les floraisons planctoniques.

#### 1965-1966 (numérations, chlorophylle *a* en surface)

En mai 1965, les Diatomées (*Chaetoceros socialis*) abondent et le plancton est encore assez riche en juin avec une légère augmentation de nanoplancton lors d'une dilution. Jusqu'à la fin du mois de septembre, la densité du phytoplancton reste basse avec, cependant, quelques floraisons brèves dues à *Nitzschia delicatissima*.

Entre le 21 et le 27 septembre, la masse d'eau salée est remplacée par une eau diluée, alors que, sous l'action des vents de SE, la stratification thermique s'annule. L'eutrophisation résultante des eaux superficielles entraîne un fort accroissement du phytoplancton (*Chaetoceros curvisetus*, Cryptophycées). Le mélange vertical a certainement précédé l'arrivée des eaux peu salées mais ces deux faits concourent à un enrichissement en sels nutritifs. Les pluies continuelles maintiennent un approvisionnement régulier en substances terrigènes et la biomasse pigmentaire demeure à un niveau élevé : de 0,6 à 1,0 mg·m<sup>-3</sup> jusqu'au 20 novembre.

Jusqu'au début du mois de janvier, le plancton est pauvre. La récupération du phosphore et de l'azote minéralisés à la surface du sédiment permet alors un accroissement modéré de la biomasse, qui peut se réaliser car le fond limite la zone de mélange. Cryptophycées et Diatomées abondent jusqu'à la fin du mois; la teneur en chlorophylle *a* est proche de 1 mg·m<sup>-3</sup> pendant près de trois semaines.

Les apports du Rhône, de l'Aude et de l'Hérault sont, en février, à l'origine d'une forte prolifération de Cryptophycées d'abord, de *Skeletonema costatum* ensuite (JACQUES, 1969); la biomasse chlorophyllienne, alors voisine de 1 mg·m<sup>-3</sup>, diminue progressivement jusqu'à la fin du mois de mars.

La quantité de phytoplancton s'élève à nouveau en avril, à la suite d'une baisse de salinité; ces conditions hydrologiques se maintiennent jusqu'à la fin du mois de juin. Le mauvais état des chroma-

tophores des Algues et la diminution graduelle de la biomasse, indiquent l'épuisement progressif des réserves nutritives.

1966-1967 (numérations, chlorophylle *a*, P-PO<sub>4</sub>)

La pauvreté planctonique est bien marquée en juillet-août dans la couche de 0 à 20 m. On note quelques poussées de *Nitzschia delicatissima* sous la thermocline dans une eau de salinité supérieure à 38 ‰; la légère diminution de la salinité superficielle à la fin du mois d'août (37,50 ‰) suffit à provoquer un certain développement de nanoplancton et de *Nitzschia delicatissima*.

Tout au début du mois d'octobre, la dilution superficielle et le brassage vertical sont synchrones; une population diverse de Diatomées dominée par *Nitzschia delicatissima* et *Asterionella japonica* se développe: sa densité est supérieure à 20 000 c.l<sup>-1</sup> et la teneur en chlorophylle *a* varie entre 0,2 et 0,3 mg·m<sup>-3</sup> jusqu'à la fin décembre.

Par évaporation, la salinité moyenne augmente lentement et dépasse 38 ‰ sur toute la colonne d'eau à la fin de l'année. La production reste faible. C'est l'arrivée des eaux diluées qui provoquera la multiplication explosive des Cryptophycées puis de *Skeletonema costatum* en février; les cellules de cette espèce, qui est particulièrement abondante en 1967, présentent des chromatophores en mauvais état, ce qui peut expliquer que le taux de chlorophylle *a* n'atteigne pas les valeurs attendues. La production parvient à son maximum annuel: 0,55 mg C·m<sup>-2</sup>·jr<sup>-1</sup>.

Les apports côtiers assurent un renouvellement continu des sels nutritifs (fig. 5) jusqu'au début du mois de mai. Ces apports favorisent la multiplication des Cryptophycées dont la densité dépasse 1 000 000 c.l<sup>-1</sup> pendant tout le mois d'avril. La distribution de la chlorophylle suit strictement celle de ces organismes. La stabilisation thermique permet le développement modéré de *Rhizosolenia delicatula*. De février à juin, biomasse et production décroissent régulièrement.

1967-1968 (numérations, chlorophylle *a*, P-PO<sub>4</sub>, production)

La pauvreté estivale s'accroît en 1967: dans les trente premiers mètres, les densités de Diatomées sont inférieures à 10 000 c.l<sup>-1</sup>, celles du nanoplancton inférieures à 200 000; la teneur en chlorophylle *a* dépasse rarement 0,1 mg·m<sup>-3</sup>. Quelques proliférations de *Nitzschia delicatissima* se produisent en profondeur. Les courbes de production sont régulières; la limpidité des eaux permet encore une photosynthèse non négligeable à 20, 30 et 50 m. Les productions par mètre carré de surface dépassent 0,3 mg C·jr<sup>-1</sup>.

Le mois de septembre est particulièrement pauvre. Les pluies automnales sont peu abondantes et les vents insuffisants pour rompre la thermocline. Fin octobre, à la suite d'une dilution atténuée, la teneur en chlorophylle *a* et la production (*Nitzschia seriata* et Cryptophycées) s'élèvent un peu: le 25 octobre, la production est de 0,36 mg C par unité de surface pour une journée.

La multiplication des Cryptophycées fin novembre, à la suite d'une forte dilution, augmente la concentration en chlorophylle mais la

turbidité exceptionnelle (disque de Secchi visible à 1 m) arrête toute production au-delà de 10 m; la production journalière par mètre carré est minimale : 0,04 mg C.

Le plancton évolue peu jusque vers le 10 janvier (teneur en chlorophylle *a* proche de 0,4 mg·m<sup>-3</sup>). Petit à petit, la salinité s'élève jusqu'à la valeur de 38,06 le 16. Une semaine plus tard, elle est de 38,16. Il est difficile d'attribuer un tel accroissement à l'évaporation. Cet accroissement correspond plutôt à l'envahissement du plateau continental par des eaux originaires d'une zone de mélange vertical. La grande limpidité de ces eaux et la teneur élevée en phosphates, placent les Algues dans des conditions favorables de photosynthèse, en dépit de la turbulence verticale : *Rhizosolenia delicatula* et le nanoplancton se multiplient, la teneur en chlorophylle *a* atteignant 0,7 mg·m<sup>-3</sup>.

Du début janvier à la fin mars, l'évolution des pigments (fig. 5) pourrait faire penser au développement puis à l'extinction progressifs d'une floraison endémique dans une masse d'eau stable. Pourtant, les conditions hydrologiques sont très changeantes : entre le 5 et le 13 février, l'eau superficielle méditerranéenne (courant liguro-provençal), à peine diluée en surface, remplace la masse d'eau de salinité très élevée; il s'en suit un enrichissement du phytoplancton, qui est alors dominé par les Cryptophycées et quelques Diatomées, *Nitzschia pungens* et *Nitzschia seriata*.

Les caractéristiques hydrobiologiques des trois stations du mois de février (tableau 4) soulignent la complexité hydrologique et mettent en lumière deux faits importants :

1) l'estimation de la production, associée à celle des pigments, ne permet pas toujours de déterminer un changement, même important, des caractéristiques hydrobiologiques. L'analyse des populations est souvent un révélateur plus fin. Production et chlorophylle *a* varient peu aux trois stations de février, alors que se succèdent des eaux de salinité basse, puis normale et, à nouveau,

TABLEAU 4  
Caractéristiques hydrobiologiques de surface au point B,  
les 13, 20 et 29 février 1968.

Date	T°	S‰	Secchi	Ciel	Chl <i>a</i>	Prod.	Nano.	Diatomées
13	9,67	37,48	6	●	1,16	58,2	1152	87 <i>Nit. pung.</i> <i>Nit. ser.</i>
20	11,65	37,83	8	◐	1,91	62,0	94	1829 <i>Sc. cost.</i>
29	10,55	35,66	4	○	2,28	52,4	144	900 <i>Chaet. ins.</i> <i>Nit. delic.</i>

basse. Par contre, au niveau des populations de phytoplancton, la dominance passe des Cryptophycées à *Skeletonema costatum* qui est, à son tour, remplacée par *Chaetoceros insignis* et *Nitzschia delicatissima*.

2) la relation baisse de la salinité - augmentation du stock phytoplanctonique en février est absolue. La situation du 20 février, plancton riche - salinité normale ne contredit peut être pas cette affirmation, car les valeurs normales de la salinité proviennent vraisemblablement du mélange entre la nappe de dilution et des eaux plus salées et plus chaudes; la turbidité élevée de l'eau serait en faveur de cette hypothèse. Il suffit d'une légère translation pour que se succèdent, à un point déterminé, la nappe de dilution (tassée à la côte) et l'eau du large.

Les valeurs de la biomasse et de la production sont très élevées en février 1968. On peut citer :

2,49 mg Chl  $a \cdot m^{-3}$  le 20 février à 5 m

72,2 mg C  $\cdot m^{-3} \cdot jr^{-1}$  le 29 février à 5 m

1134 mg C  $\cdot m^{-2} \cdot jr^{-1}$  le 29 février.

A peine interrompues fin mars, les conditions de basse salinité persistent jusqu'à la fin du mois de juin et la teneur en chlorophylle  $a$  est toujours supérieure à  $0,3 \text{ mg} \cdot m^{-3}$ , avec quelques poussées dues à diverses espèces du genre *Nitzschia*, à *Rhizosolenia delicatula* et à *Leptocylindrus danicus*. L'état physiologique des Algues se dégrade à la fin de la période printanière.

1968-1969 (numérations, chlorophylle  $a$ , P-PO<sub>4</sub>, production)

De juillet à octobre, la structure verticale est remarquable. La thermocline représente la limite entre deux masses d'eau de caractéristiques très différentes. Au-dessus, la nappe de dilution rhodanienne estivale (moins de 37,70 ‰) dont les phosphates ont été consommés; le plancton y est pauvre. En-dessous, des eaux de salinité supérieure à 38 ‰, plus riches en phosphates (plus de  $0,10 \mu\text{at-g P-PO}_4 \cdot l^{-1}$ ) qui offrent des conditions plus favorables à la photosynthèse que les niveaux mieux éclairés. Il y a alors un second maximum de production (fig. 3) sous la thermocline; la teneur en chlorophylle  $a$  y dépasse toujours  $0,3 \text{ mg} \cdot m^{-3}$ , souvent même 0,6. Ceci est dû aux Diatomées : *Nitzschia delicatissima*, qui constitue l'espèce type des floraisons estivales profondes, et à plusieurs espèces du genre *Chaetoceros*, parmi lesquelles *Chaetoceros curvisetus*, *Chaetoceros socialis*, *Chaetoceros pseudocurvisetus* et *Chaetoceros compressus*.

Ce deuxième maximum en profondeur maintient la production par mètre carré à un niveau élevé voisin de  $0,4 \text{ mg C} \cdot jr^{-1}$ .

La réserve nutritive, au niveau de la thermocline, semble liée à la sédimentation de la matière organique, qui est freinée par cette discontinuité. La minéralisation du phosphore pourrait y être intense.

L'homogénéisation thermique automnale est lente et la saison des pluies retardée. Le débit des fleuves s'élève à peine en novembre où ils

provoquent un développement atténué de Diatomées. C'est au début du mois de décembre que la salinité diminue fortement; l'enrichissement en phosphates qui en résulte (plus de  $0,30 \mu\text{at-g P-PO}_4 \cdot \text{l}^{-1}$ ) permet une multiplication relative du nanoplancton en surface et des Diatomées à toutes profondeurs : *Chaetoceros costatus*, *Chaetoceros socialis*, *Thalassiothrix frauenfeldii*. La production est limitée aux couches superficielles en raison de la forte turbidité et du peu d'éclairement. Le 4 décembre la production par mètre cube est de 73 mg C en surface, de 8,5 mg C à 5 m et de 1 mg C à 10 m.

L'année 1968 est exceptionnelle dans le domaine des précipitations : peu de pluies en octobre-novembre, pluviosité élevée de décembre à février 1969. La conséquence de cette situation météorologique inhabituelle est l'absence d'eau de salinité élevée, riche en phosphate, en décembre-janvier.

## 2. Cycle annuel type - Bilan de production

Définir un cycle type pour la région de Banyuls est une tâche délicate en raison du rôle fondamental des apports terrigènes qui sont très irréguliers. Si ces dilutions étaient rares, on pourrait, comme l'a fait MINAS (1968) dans le golfe de Marseille, ne pas en tenir compte dans l'établissement des bilans annuels. Mais, à Banyuls, les salinités basses sont habituelles.

Il y a généralement quatre phases principales (tableau 5) dont les limites sont assez variables. Le déclenchement de la phase III, par exemple, est conditionné par les pluies « d'automne » qui sont généralement violentes en octobre-novembre sur le bassin méditerranéen. Si, comme ce fut le cas en 1968-69, ces pluies n'apparaissent qu'en décembre-janvier, la phase III est décalée d'autant et il n'y a plus alors de phase IV. Bien que depuis 1965 l'étape I, liée à la dilution rhodanienne, ait toujours débuté en février, il est vraisemblable qu'elle pourrait subir, à l'avenir, un certain décalage.

Le début de la phase « estivale » (phase III) ne peut, par contre, varier puisqu'il est commandé par l'installation du gradient thermique. Si les limites des différentes phases sont quelque peu fluctuantes, la relation entre une certaine situation hydrologique et un plancton déterminé est plus étroite.

Les rapports entre les valeurs extrêmes de la production et de la chlorophylle *a* par unité de surface sont du même ordre de grandeur : 40 à 1 100 mg C, pour la production, 4 à 100 mg pour la chlorophylle *a*.

Les valeurs élevées de la production reflètent la fertilisation par dilution. Néanmoins, la turbidité associée réduit considérablement la zone euphotique : le 1 % de lumière de surface est à moins

TABLEAU 5

*Caractéristiques hydrobiologiques moyennes des principales phases du cycle annuel type au point B.*

Phase du cycle		T°	S°/‰	Secchi	Diat.	Crypt.	Chl a	Prod surface.	Prod.m <sup>-2</sup>
I	A février	Stabilisation progressive	< 37,70 de 0 à 30 m Dilution rhodanienne	< 10	++++ Sc. cost.	++++ des dilution	++++	++++	++++
	B mars-mai				+++ Nit,Chaet Rhiz.del.	+++ à ++++	+++	+++	+++
II juin à octobre		Thermocline →	38,00 ou 37,80	≈ 20	+	+	+	+	++
			38,00		+++ Floraisons Nit. del.		+++	à ++	à +++
III octobre-novembre (pluies)		Homogénéisation "chaude"	Dilutions en surface	< 10 souvent < 5	++ Pennales	+++ surface	++	+++	+
IV décembre-janvier		Homogénéisation "froide"	> 38,00	≈ 15	+ puis ++	+	++	?	?

+ valeur basse  
 ++ valeur moyenne  
 +++ valeur assez élevée  
 ++++ valeur très élevée

de 15 m lors des dilutions automnales. L'énergie disponible devient un facteur limitant au bout de quelques mètres et les taux de production par mètre carré sont bas : 0,088 mg C·jr<sup>-1</sup> en novembre 1967 et 0,122 en décembre 1968.

En février, par contre, la turbulence verticale des eaux diluées rhodaniennes disperse le seston, réduisant ainsi l'atténuation de la transparence; le disque est visible à 11 m, 4 m et 6 m aux trois stations très productives de février 1968. La capacité de production du phytoplancton est élevée dans les eaux diluées; une légère amélioration des conditions d'éclairement suffit alors à accroître fortement la production par mètre carré. C'est dans ces conditions que la différence de production par ciel clair et par ciel nuageux doit dépasser largement la valeur de 30 % qui est généralement avancée.

En été, l'appauvrissement des réserves nutritives est compensé, en partie, par l'approfondissement de la zone euphotique; la production par mètre carré demeure assez élevée, alors que la biomasse moyenne est basse. Grâce au deuxième maximum de la thermocline, cette production peut atteindre 0,5 mg C·m<sup>-2</sup>·jr<sup>-1</sup>.

Le bilan annuel global donne une production de 86 gC par mètre carré en 1967 et de 142 gC en 1968.

### III. — VARIATIONS DE LA BIOMASSE VERS LE LARGE

#### 1. Comparaison des points B, C et E

S'il existait une masse d'eau homogène de la côte vers le large, on devrait seulement observer un effet de terre ayant pour conséquence d'enrichir un peu le plancton néritique. Cependant, dans notre région, certaines particularités hydrologiques et topographiques s'opposent au parallélisme des cycles aux points B, C et E. Au cours de l'année, les quelques événements hydrologiques susceptibles de favoriser le développement des Algues sont :

1) le dessalement dû au Rhône et aux rivières languedociennes en février-mars. Ce dessalement, très marqué au point côtier, atteint parfois le point C situé à 6 milles de la côte, mais jamais le point E qui en est distant de 12 milles. La densité du phytoplancton diminue nettement vers le large (fig. 6 : les 21-2-1967 et 5-2-1968).

2) au large, la floraison planctonique n'a lieu qu'après l'établissement de la stabilité verticale par réchauffement des niveaux superficiels. A la côte, où le fond limite la couche de mélange, des proliférations hivernales se produisent et la consommation des réserves nutritives est précoce. Aussi, le plus souvent, la chlorophylle *a* est plus abondante dans les eaux du large en avril-mai (exemples : le 11-4-1967, le 4-4-1968 et le 3-5-1968).

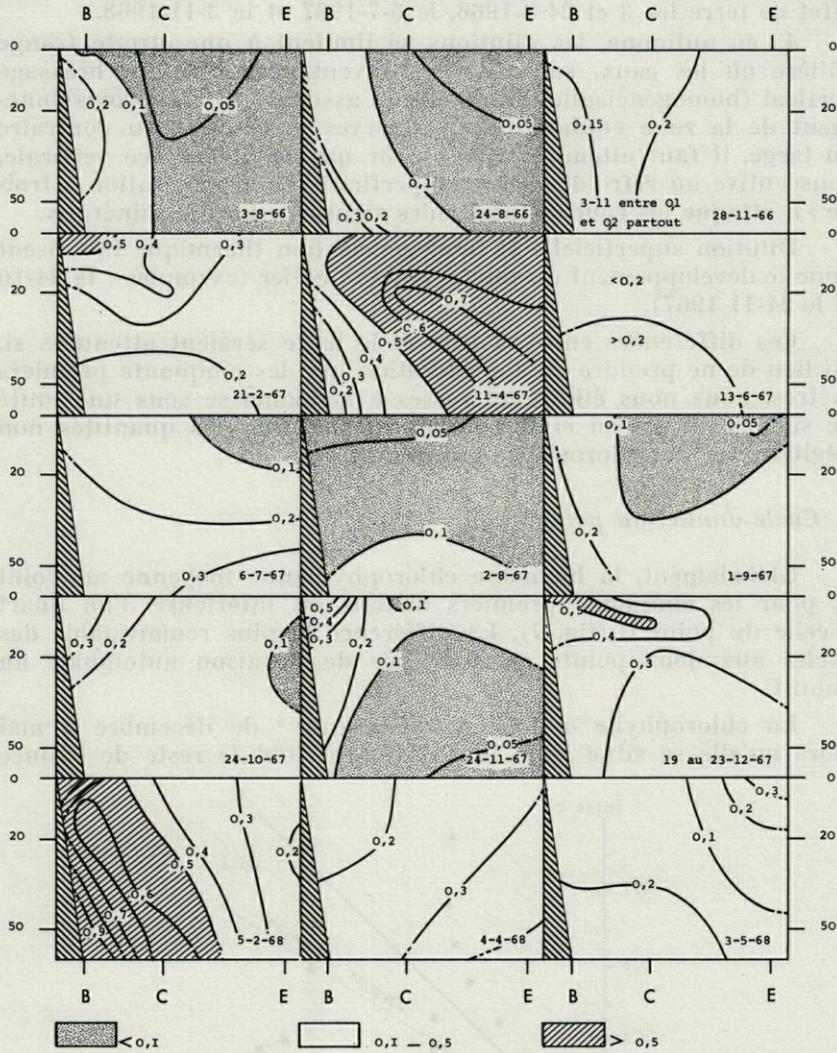


FIG. 6. — Chlorophylle *a* dans la couche superficielle de la côte vers le large (en milligrammes par mètre cube).

3) en été, la situation hydrologique est homogène et les teneurs en chlorophylle sont faibles. On peut seulement noter un léger effet de terre les 3 et 24-8-1966, le 6-7-1967 et le 3-11-1968.

4) en automne, les dilutions se limitent à une étroite frange côtière où les eaux, sous l'effet du vent, subissent un brassage vertical (homogénéisation « chaude ») assurant le réapprovisionnement de la zone euphotique en réserves nutritives. Au contraire au large, il faut attendre l'hiver pour que la turbulence verticale, consécutive au refroidissement superficiel (homogénéisation « froide »), attaque les couches profondes riches en P et N minéraux.

Dilution superficielle et homogénéisation thermique favorisent donc le développement du phytoplancton côtier (exemples : le 24-10 et le 24-11 1967).

Ces différences entre la côte et le large seraient atténuées si, au lieu de ne prendre en considération que les cinquante premiers mètres, nous nous étions intéressés à la biomasse sous une unité de surface. Il est en effet possible de mesurer des quantités non négligeables de chlorophylle jusqu'à 200 m.

## 2. Cycle annuel au point C

Globalement, la biomasse chlorophyllienne moyenne au point C, pour les cinquante premiers mètres, est inférieure d'un quart à celle du point B (fig. 7). La différence la plus remarquable des cycles aux deux points est l'absence de floraison automnale au point C.

La chlorophylle *a* dépasse  $0,3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  de décembre à mai alors qu'elle se situe à un taux inférieur tout le reste de l'année

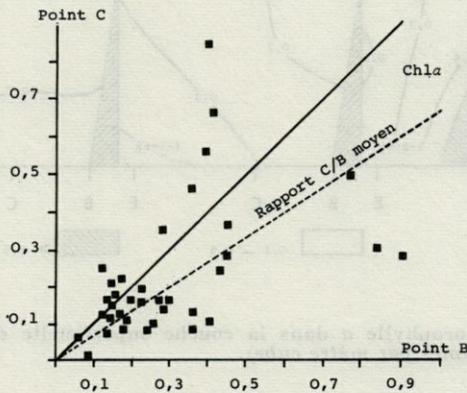


FIG. 7. — Comparaison de la biomasse pigmentaire moyenne aux points B et C de juin 1966 à juin 1968.



FIG. 8. — Variations saisonnières de quelques paramètres hydrobiologiques au point C en 1966, 1967 et 1968.

(fig. 8). On retrouve ici le « semestre productif » et le « semestre pauvre » indiqués par les planctologistes espagnols, qui se sont intéressés aux variations saisonnières dans les aires néritiques de Castellón, de Barcelone et de Blanès.

La limite de l'aire de dilution en fin d'hiver est proche du point C. En 1967, la salinité est relativement basse dans les trente premiers mètres et *Skeletonema costatum* se développe modérément : la teneur en chlorophylle *a* ne dépasse jamais  $0,6 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  (fig. 7). En 1968, la situation est différente puisque la dilution ne touche que le point B où la teneur en chlorophylle (*Skeletonema costatum*) est élevée. Au point C, cependant, l'évolution est assez semblable quoique atténuée. Bien que demeurant supérieure à  $38,00 \text{ ‰}$ , la salinité baisse légèrement entre le 5 et le 20 février (tableau 6), ce qui indique certainement un léger mélange avec les eaux diluées, mélange qui suffit àensemencer les eaux en *Skeletonema costatum*. Il est vraisemblable qu'un léger déplacement du lieu de prélèvement aurait pu conduire à un résultat différent.

TABLEAU 6  
*Conditions hydrobiologiques de surface aux points B et C en février 1968.*

Date et lieu	S‰	Chl <i>a</i>	Diatomées	Nano.
5-2-68 Point B	38,17	0,72	27 000	239 000
Point C	38,12	0,38	26 000	226 000
20-2-68 Point B	37,83	1,91	1 829 000	94 000
Point C	38,08	1,14	209 000	81 000

Dès le début du mois de juin, la teneur en chlorophylle devient inférieure à  $0,3 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ , souvent même à  $0,1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ . On n'observe pas de maximum profond de la biomasse, ce qui pourrait indiquer que la proximité du fond n'est pas totalement étrangère à cette particularité rencontrée près de la côte.

## CHAPITRE II

### DYNAMIQUE DE LA PRODUCTION

#### I. RELATIONS LUMIÈRE-PHYTOPLANCTON-PRODUCTION

Je rappellerai la terminologie utilisée ici dans l'illustration des concepts de production, productivité, efficacité écologique etc. L'utili-

sation qu'il me semble souhaitable de faire des termes production et productivité est précisée dans un autre article (JACQUES, 1970) :

Production = quantité de matière produite par unité de temps et de surface (ou de volume) = P.

Productivité = rapport entre la production et un élément de l'écosystème producteur : biomasse B, énergie disponible S :

— efficacité relative P/B/S

— rendement énergétique P/S

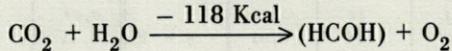
— taux de production P/B

— P/x : on peut concevoir toute une série d'indices entre la production et un élément quelconque de la biocénose (diversité...) ou du biotope (phosphate, nitrate...).

#### A) Variations saisonnières de ces relations.

##### 1. Productivité à Banyuls

L'efficacité énergétique utilisée ici correspond à la quantité d'énergie nécessaire à la formation des premiers produits de la photosynthèse, exprimée en pourcentage de l'énergie visible de la radiation incidente. Dans la réaction,



le gain en énergie libre est de 118 Kcal par mole, ce qui correspond à 9 833 calories pour un gramme de carbone assimilé.

A Banyuls, ce rendement P/S varie de 0,01 à 0,72 % (tableau 7). L'efficacité est plus élevée en hiver qu'en été. Elle est maximale lors de la floraison du mois de février (fig. 9).

Pour différents lacs, VINBERG (1960) cite comme valeurs extrêmes de ce même indice les pourcentages 0,08 et 1,44, ce qui est un peu supérieur à nos valeurs. Dans des conditions expérimentales, avec l'Algue *Chlorella*, on a pu obtenir une efficacité de 23 %, à des intensités artificielles basses. En éclairage naturel, lors d'essais de cultures en masse, les rendements les plus élevés se situent entre 2 et 3 %, ce qui est inférieur à la productivité de la végétation terrestre, qui utilise près de 5 % de la radiation incidente dans les périodes de croissance.

Les comparaisons avec d'autres productivités marines sont délicates parce que les méthodes et la durée des mesures diffèrent. Pour l'efficacité relative (RE), le temps d'incubation n'intervient pas ce qui facilite les comparaisons. ANGOT (1968) et SOURNIA (1968) citent, à Madagascar, un RE de 0,4-0,5; SMAYDA (1965), pour le golfe de Panama, trouve des valeurs extrêmes de 0,2 et 1,4 et McALLISTER *et al.* (1961) une plage de variation de 1,0 à 1,7 lors

TABLEAU 7

*Productivités au point côtier.*

*P/B/S = production/chlorophylle a/langley = RE*

*P/B = production/chlorophylle a*

*P/S = énergie utilisée pour la photosynthèse/énergie « visible » incidente.*

Les chiffres en caractères romains correspondent aux valeurs par mètre cube en surface, ceux en italiques aux valeurs par mètre carré.

DATE	P/B/S	P/B	P/S	DATE	P/B/S	P/B	P/S
<u>1967</u>				23 - 4	0,06	34	0,05
					<i>0,03</i>	<i>18</i>	<i>0,07</i>
26 - 1	0,02	6	0,01	15 - 5	0,14	106	0,03
	<i>0,01</i>	<i>3</i>	<i>0,02</i>		<i>0,06</i>	<i>48</i>	<i>0,07</i>
28 - 2	0,42	157	0,21	7 - 6	0,23	163	0,04
	<i>0,07</i>	<i>27</i>	<i>0,12</i>		<i>0,07</i>	<i>49</i>	<i>0,10</i>
10 - 4	0,04	31	0,02	14 - 6	0,29	88	0,04
	<i>0,02</i>	<i>14</i>	<i>0,04</i>		<i>0,09</i>	<i>27</i>	<i>0,14</i>
2 - 6	0,03	21	0,01	25 - 6	0,38	260	0,07
	<i>0,02</i>	<i>13</i>	<i>0,01</i>		<i>0,10</i>	<i>68</i>	<i>0,09</i>
26 - 6	0,02	23	0,00	10 - 7	0,39	166	0,03
	<i>0,01</i>	<i>11</i>	<i>0,01</i>		<i>0,14</i>	<i>61</i>	<i>0,07</i>
24 - 7	0,16	79	0,02	23 - 7	0,16	118	0,01
	<i>0,11</i>	<i>54</i>	<i>0,08</i>		<i>0,04</i>	<i>26</i>	<i>0,05</i>
24 - 8	0,63	144	0,03	6 - 8	0,15	96	0,01
	<i>0,18</i>	<i>40</i>	<i>0,12</i>		<i>0,04</i>	<i>24</i>	<i>0,01</i>
27 - 9	0,08	20	0,01	19 - 8	0,08	58	0,02
	<i>0,08</i>	<i>20</i>	<i>0,09</i>		<i>0,03</i>	<i>25</i>	<i>0,05</i>
25 - 10	0,41	77	0,14	2 - 9	0,06	21	0,01
	<i>0,14</i>	<i>27</i>	<i>0,20</i>		<i>0,04</i>	<i>15</i>	<i>0,10</i>
23 - 11	1,44	62	0,83	16 - 9	0,08	40	0,01
	<i>0,14</i>	<i>6</i>	<i>0,25</i>		<i>0,02</i>	<i>11</i>	<i>0,04</i>
19 - 12	0,57	13	0,30	23 - 9	1,44	269	0,11
	<i>0,35</i>	<i>8</i>	<i>0,72</i>		<i>0,13</i>	<i>25</i>	<i>0,15</i>
<u>1968</u>				9 - 10	0,12	46	0,01
					<i>0,05</i>	<i>18</i>	<i>0,02</i>
16 - 1	0,08	25	0,02	21 - 10	0,65	253	0,02
	<i>0,04</i>	<i>13</i>	<i>0,08</i>		<i>0,09</i>	<i>36</i>	<i>0,06</i>
30 - 1	0,05	25	0,03	7 - 11	1,54	201	0,16
	<i>0,02</i>	<i>10</i>	<i>0,09</i>		<i>0,17</i>	<i>22</i>	<i>0,15</i>
13 - 2	0,43	50	0,50	20 - 11	0,65	85	0,12
	<i>0,14</i>	<i>16</i>	<i>0,71</i>		<i>0,15</i>	<i>19</i>	<i>0,13</i>
20 - 2	0,21	32	0,39	4 - 12	1,91	109	1,26
	<i>0,05</i>	<i>7</i>	<i>0,45</i>		<i>0,11</i>	<i>6</i>	<i>0,21</i>
27 - 2	0,05	23	0,12	17 - 12	1,11	73	0,34
	<i>0,03</i>	<i>15</i>	<i>0,26</i>		<i>0,20</i>	<i>14</i>	<i>0,29</i>
15 - 3	0,23	33	0,12	<u>1969</u>			
	<i>0,06</i>	<i>8</i>	<i>0,11</i>				
27 - 3	0,07	43	0,02	13 - 1	1,20	68	0,38
	<i>0,04</i>	<i>23</i>	<i>0,07</i>		<i>0,50</i>	<i>28</i>	<i>0,32</i>
10 - 4	0,12	52	0,06	3 - 2	0,40	40	0,25
	<i>0,04</i>	<i>18</i>	<i>0,09</i>		<i>0,07</i>	<i>7</i>	<i>0,19</i>

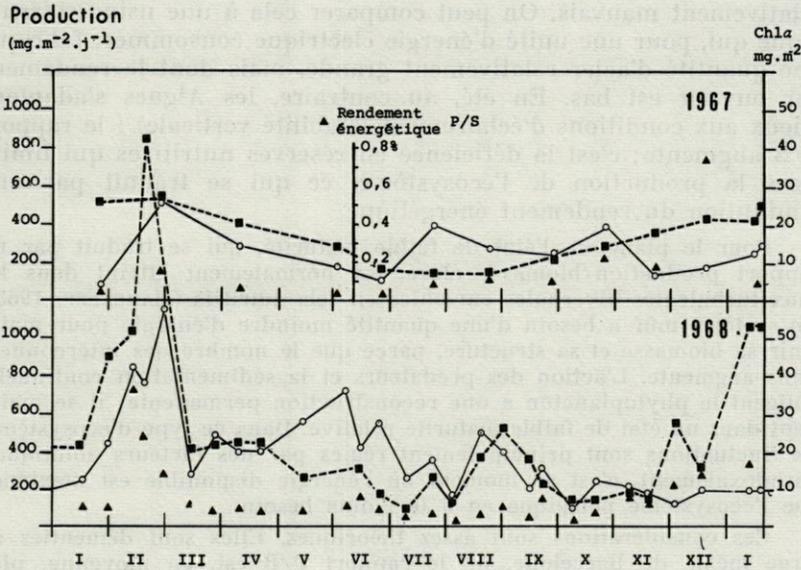


FIG. 9. — Production et chlorophylle *a*, par mètre carré de surface, rendement énergétique en 1967 et 1968, au point B.

d'une floraison phytoplanctonique en région tempérée. Les limites trouvées à Banyuls (tableau 7) sont de 0,01 et de 1,94 pour le niveau 0 m, de 0,02 et de 0,5 pour les valeurs intégrées sous un mètre carré de surface.

Tous les indices P/B/S, P/S et P/B sont élevés pour le niveau superficiel, ce qui traduit l'effet eutrophique des dilutions. Les données par unité de surface rendent mieux compte de l'évolution de l'écosystème, car les dilutions ne sont pas aussi favorables à l'ensemble de la masse d'eau qu'à la couche superficielle. Ainsi, en novembre 1967, le RE est de 1,44 à 0 m et de 0,15 pour la valeur intégrée; il en est de même en novembre-décembre 1968.

Le rendement énergétique P/S dépend des qualités optiques de l'eau, des réserves nutritives, de la biomasse et de l'état physiologique des Algues. Faible en été, ce rendement est élevé d'octobre à février-mars. Par contre le RE, s'il est également élevé durant la floraison de fin d'hiver, subit une baisse pendant la période hivernale et atteint son maximum en été. Il en est de même pour le rapport production/chlorophylle *a*.

Le fait que les variations des indices P/B (et P/B/S) et P/S soient de sens opposé signifie que l'écosystème utilise mieux l'énergie en hiver qu'en été, mais que les Algues ont alors un rendement

relativement mauvais. On peut comparer cela à une usine sidérurgique qui, pour une unité d'énergie électrique consommée, fabrique une quantité d'acier relativement grande, mais dont le rendement par ouvrier est bas. En été, au contraire, les Algues s'adaptent mieux aux conditions d'éclairement (stabilité verticale) : le rapport P/B augmente; c'est la déficience en réserves nutritives qui limite alors la production de l'écosystème, ce qui se traduit par une diminution du rendement énergétique.

Pour le plancton, l'état de faible maturité, qui se traduit par un rapport production/biomasse élevé, est normalement atteint dans les eaux turbulentes hivernales enrichies en sels nutritifs (MARGALEF, 1963). Un système mûr a besoin d'une quantité moindre d'énergie pour maintenir sa biomasse et sa structure, parce que le nombre des interconnexions augmente. L'action des prédateurs et la sédimentation continuelle obligent le phytoplancton à une reconstruction permanente; il se maintient dans un état de faible maturité relative. Dans ce type d'écosystème, les fluctuations sont principalement régies par des facteurs abiotiques. Paradoxalement, c'est au moment où l'énergie disponible est maximale que l'écosystème pélagique en a le moins besoin.

Ces considérations sont assez théoriques. Elles sont démenties au large même de Barcelone, où le rapport P/B est, en moyenne, plus élevé en été, exactement comme à Banyuls (calculé d'après les données de MARGALEF et CASTELLVI, 1968) et, vraisemblablement, comme dans toute la Méditerranée occidentale.

Le schéma habituel de la succession (voir au chapitre II) n'est d'ailleurs pas mieux respecté pour les diversités spécifique et pigmentaire dont les variations devraient être parallèles entre elles et opposées à celles du rapport P/B. Les coefficients de corrélation sont, pour le niveau 0 m (39 paires de valeurs) :

Diversité spécifique - 430/663  $r = - 0,030$

Diversité spécifique - P/B  $r = + 0,180$

430/663 - P/B  $r = + 0,065$

Aucune de ces valeurs n'est significative d'une liaison quelconque. MARGALEF (1965) cite un coefficient de corrélation diversité pigmentaire - diversité spécifique de + 0,40 pour la Méditerranée à Castellón, de + 0,30 pour la Mer des Caraïbes. La corrélation P/B - diversité pigmentaire est de - 0,97 et celle entre le rapport P/B et la diversité spécifique de - 0,72 pour des communautés d'eau douce.

Ce désaccord pourrait s'expliquer par le fait que les relations lumière-pigments-production sont perturbées parce qu'un des facteurs abiotiques, le phosphate minéral, se situe en dehors des limites compatibles avec une photosynthèse normale. Déjà peu abondant en hiver, le phosphate disparaît presque totalement de la couche euphotique en été. D'autre part, la fréquence des chan-

gements de masses d'eau vers Banyuls empêche l'évolution normale de la succession.

## 2. Chlorophylle a et production

### Application du modèle de RYTHER et YENTSCH (1957)

Les difficultés que présente la mesure de la production *in situ* ont suscité des recherches dans trois directions :

1) expérimentation au moyen d'incubateurs artificiels pour simuler les conditions réelles de température et d'éclairement,

2) détermination des cycles diurnes de la production de façon à estimer la fixation journalière de carbone à partir d'expériences à court-terme,

3) établissement de modèles mathématiques déterministes permettant de calculer la production à partir d'éléments dont la mesure soit plus facile. RYTHER et YENTSCH (1957) décrivent une méthode qui permet d'estimer la production sous un mètre carré de surface à partir du contenu chlorophyllien, de la radiation totale incidente et du coefficient d'atténuation  $k$ .

Comme 3,7 grammes de carbone sont assimilés, en moyenne, par gramme de chlorophylle pendant une heure, à la saturation lumineuse, la production  $P$  peut s'écrire :

$$P = \frac{R}{k} \times C \times 3,7$$

avec  $R$  = photosynthèse relative; les valeurs de  $R$  sont données, dans ce même article, en fonction de la radiation exprimée en langley.  $C$  représente la quantité moyenne de chlorophylle  $a$  par mètre cube.

La comparaison des productions calculées d'après la formule de RYTHER et YENTSCH avec les valeurs mesurées par la méthode du  $^{14}\text{C}$  (tableau 8) indique que ce modèle est mal adapté aux conditions rencontrées à Banyuls. Il conduit à une sous-estimation de la production, sous-estimation qui est peut-être renforcée du fait de l'ambiguïté attachée à la mesure de l'éclairement énergétique total par les thermopiles\*.

La production réelle moyenne est de 336 mg  $\text{C.m}^{-2}.\text{jr}^{-1}$ , la production calculée de 171 mg. C'est au moment des dilutions que le désaccord est total entre la mesure directe et le calcul de la production, même si on utilise les données photométriques plutôt que la profondeur de visibilité du disque de Secchi pour l'estimation du coefficient d'atténuation. Ce modèle ne semble applicable que si la masse d'eau a des propriétés optiques homogènes.

\* Bien que mesurant théoriquement l'énergie totale, ces thermopiles, en raison du capot de plexiglas qui les recouvre, mesurent seulement l'énergie visible ainsi qu'une partie des radiations infra-rouges.

TABLEAU 8

Comparaison des mesures de production in situ et des valeurs estimées à partir de la radiation incidente, du coefficient d'atténuation k et de la chlorophylle a, d'après le modèle de RYTHER et YENTSCH (1957).

Date	Radiation surface (cal . cm <sup>-2</sup> . jr <sup>-1</sup> )	k	Chl a mg . m <sup>-2</sup>	Production mg . m <sup>-2</sup> . jr <sup>-1</sup>	
				calculée	mesurée
<u>1967</u>					
26 - 1	302	0,56	26,0	59	68
28 - 2	374	0,28	18,0	55	493
10 - 4	634	0,21	19,5	177	265
2 - 6	835	0,12	13,5	241	170
26 - 6	1 010	0,09	8,5	222	93
24 - 7	490	0,07	7,0	174	380
24 - 8	230	0,10	6,5	72	262
27 - 9	245	0,10	11,0	124	216
25 - 10	187	0,19	13,5	66	364
23 - 11	43	1,68	17,5	3	111
19 - 12	23	0,17	21,0	27	169
<u>1968</u>					
16 - 1	302	0,08	20,0	332	252
30 - 1	475	0,28	42,5	841	427
13 - 2	115	0,28	51,5	118	827
20 - 2	158	0,21	102,5	432	743
29 - 2	432	0,42	76,5	279	1 134
15 - 2	144	0,24	19,5	61	162
27 - 3	634	0,14	20,5	275	475
10 - 4	446	0,34	21,5	101	389
23 - 4	562	0,14	21,5	196	386
15 - 5	777	0,28	11,5	88	547
7 - 6	720	0,17	14,5	169	713
14 - 6	302	0,15	15,5	134	416
25 - 6	689	0,17	8,0	94	546
10 - 7	432	0,07	4,0	92	246
23 - 7	720	0,06	13,0	424	344
6 - 8	662	0,08	6,5	156	159
19 - 8	706	0,06	18,0	586	442
2 - 9	374	0,08	25,5	340	385
16 - 9	518	0,09	18,0	227	202
23 - 9	187	0,09	12,0	116	299
9 - 10	389	0,05	5,5	116	98
21 - 10	389	0,08	6,5	91	236
7 - 11	130	0,24	9,5	25	205
20 - 11	130	0,30	8,5	21	166
4 - 12	57	1,12	26,5	11	122
17 - 12	66	0,34	14,5	19	196
<u>1969</u>					
13 - 1	57	0,21	6,5	11	185
3 - 2	101	0,17	27,0	117	194

Dans notre région, la production est liée moins fortement à la lumière incidente ( $r = +0,18$ ) et la transparence ( $r = -0,16$ ) qu'à la teneur en chlorophylle ( $r = +0,65$ ). Cette corrélation, plus forte que dans d'autres régions, indique, qu'à Banyuls, la lumière est loin d'être un facteur limitant.

Les équations de régression, production =  $7,61 \text{ Chl } a + 178$  pour le mètre carré de surface et production =  $23,9 \text{ Chl } a + 6,4$  à 5 m (tableau 12), conduisent à de meilleurs résultats que le modèle de RYTHER et YENTSCH. Productions observées et productions calculées sont significativement liées.

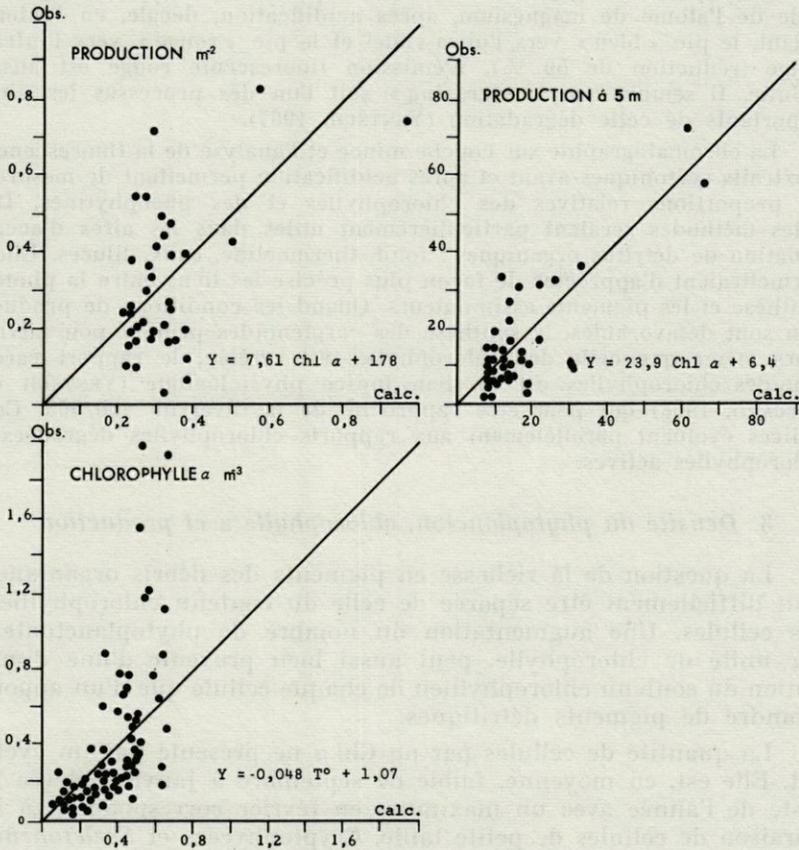
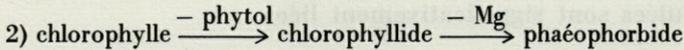
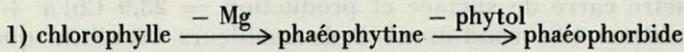


FIG. 10. — Comparaison, pour quelques paramètres, entre les valeurs observées et les valeurs calculées à partir des équations de régression.

La relation photosynthèse-chlorophylle a peu de raisons d'être constante puisqu'elle est affectée par la température, la lumière, le moment de la journée, la composition spécifique et aussi la présence de chlorophylles inactives dans les Algues (GILLBRICHT, 1951).

La dégradation des chlorophylles peut suivre deux voies distinctes :



Si la perte du phytol modifie assez peu le spectre d'absorption, celle de l'atome de magnésium, après acidification, décale, en l'intensifiant, le pic « bleu » vers l'ultra-violet et le pic « rouge » vers l'infra-rouge (réduction de 50 %). L'émission fluorescente rouge est aussi réduite. Il semble que le « grazing » soit l'un des processus les plus importants de cette dégradation (YENTSCH, 1967).

La chromatographie sur couche mince et l'analyse de la fluorescence d'extraits acétoniques avant et après acidification permettent de mesurer les proportions relatives des chlorophylles et des phéophytines. De telles méthodes seraient particulièrement utiles dans les aires d'accumulation de détritiques organiques : fond, thermocline, eaux diluées. Elles permettraient d'apprécier de façon plus précise les liens entre la photosynthèse et les pigments assimilateurs. Quand les conditions de production sont défavorables, la synthèse des caroténoïdes peut se poursuivre alors même que celle des chlorophylles est arrêtée; le rapport caroténoïdes/chlorophylles est un bon indice physiologique (YENTSCH et VACCARO, 1958) qui peut être rapproché de la diversité 430/663. Ces indices évoluent parallèlement aux rapports chlorophylles dégradées / chlorophylles actives.

### 3. Densité du phytoplancton, chlorophylle a et production

La question de la richesse en pigments des débris organiques peut difficilement être séparée de celle du contenu chlorophyllien des cellules. Une augmentation du nombre de phytoplanctons, par unité de chlorophylle, peut aussi bien provenir d'une diminution du contenu chlorophyllien de chaque cellule que d'un apport moindre de pigments détritiques.

La quantité de cellules par  $\mu\text{g}$  Chl *a* ne présente pas un cycle net. Elle est, en moyenne, faible de septembre à janvier, élevée le reste de l'année avec un maximum en février correspondant à la floraison de cellules de petite taille, Cryptophycées et *Scletonema costatum*. Le fait que la quantité de cellules par unité de chlorophylle, diminue pendant la phase de turbulence verticale n'est pas dû à un accroissement de la taille moyenne ni à un enrichissement

TABLEAU 9

Quantité de cellules de phytoplancton (y compris le nanoplancton)  
dans 1 milligramme de chlorophylle a, au point B.

Les valeurs doivent être multipliées par 10<sup>6</sup>.

DATE	0m	5m	10m	20m	50m	MOYENNE
<u>1966</u>						
18 - 5	4 997	6 314	1 416	2 789	1 890	3 481
1 - 6	2 600	2 756	112	507	639	1 322
15 - 6	10 571	10 860	4 435	479	289	5 326
20 - 6	1 021	1 860	751	737	503	974
27 - 6	811	444	870	686	388	639
4 - 7	1 989	1 989	349	624	325	1 055
20 - 7	3 216	1 741	1 460	3 857	2 148	2 484
9 - 8	2 715	1 582	825	5 047	3 012	2 636
18 - 8	841	833	1 077	1 317	870	987
23 - 8	5 503	4 134	761	1 632	527	2 511
29 - 8	3 518	4 668	4 355	2 447	727	3 143
13 - 9	518	377	650	237	318	420
19 - 9	197	154	780	712	248	418
12 - 10	860	623	927	544	622	715
17 - 10	636	1 000	1 260	875	479	850
24 - 10	835	682	1 727	1 341	417	1 000
13 - 11	3 356	1 077	3 099	2 748	1 267	2 309
22 - 11	1 837	2 639	2 610	2 276	2 520	2 376
30 - 11	1 090	1 541	1 287	1 422	1 506	1 362
12 - 12	872	1 779	1 542	1 304	1 229	1 345
19 - 12	1 128	626	697	1 389	424	852
27 - 12	835	954	495	449	257	598
<u>1967</u>						
3 - 1	226	212	264	537	781	404
10 - 1	171	228	213	148	581	268
16 - 1	811	934	918	328	1 043	806
23 - 1	1 243	1 065	1 001	884	747	988
26 - 1	1 004	861	585	437	327	642
10 - 2	5 252	7 365	6 609	9 619	7 796	7 328
17 - 2	3 768	2 857	2 280	418	259	1 916
28 - 2	2 973	5 074	1 309	923	77	2 071
6 - 3	1 693	1 930	1 261	1 402	905	1 430
16 - 3	2 801	2 419	1 551	569	1 004	1 668
23 - 3	1 074	1 087	564	572	97	678
10 - 4	3 447	7 877	3 938	1 831	495	3 517
17 - 4	3 872	2 460	2 087	4 447	1 511	2 875
26 - 4	2 079	4 242	4 326	3 383	19	2 809
2 - 5	550	371	1 265	278	278	548
8 - 5	2 694	1 791	4 823	3 732	9 087	4 426
16 - 5	1 326	642	445	545	487	689
25 - 5	1 228	1 928	1 282	971	729	1 227
2 - 6	3 171	2 861	3 070	2 519	1 381	3 600

TABLEAU 9 (suite)

DATE	Om	5m	10m	20m	50m	MOYENNE
7 - 6	5 565	2 533	4 093	2 431	4 994	3 923
13 - 6	2 717	2 733	2 353	1 770	1 401	2 194
22 - 6	2 371	1 953	1 810	1 559	773	1 693
12 - 7	1 328	1 815	644	296	208	858
18 - 7	1 853	1 920	209	1 549	651	1 236
24 - 7	3 149	1 834	1 798	2 392	578	1 950
2 - 8	5 574	5 268	7 989	1 539	3 237	4 721
7 - 8	589	1 848	229	391	538	719
17 - 8	1 840	3 237	1 013	600	929	1 528
24 - 8	1 958	1 548	3 471	1 296	219	1 698
12 - 9	110	199	163	35	110	123
27 - 9	222	245	234	441	155	259
2 - 10	66	540	148	81	191	205
11 - 10	112	381	381	168	54	219
16 - 10	457	383	450	608	43	389
25 - 10	597	434	97	105	269	300
30 - 10	331	785	222	417	201	391
6 - 11	589	1 053	316	149	106	442
14 - 11	664	437	394	208	177	376
23 - 11	1 364	520	241	220	198	508
14 - 12	315	131	344	185	228	238
19 - 12	619	582	686	600	291	555
<u>1968</u>						
9 - 1	544	84	319	1 099	1 147	637
16 - 1	859	1 311	529	815	414	785
30 - 1	243	477	257	274	360	322
5 - 2	372	329	486	355	462	400
13 - 2	1 064	1 182	584	408	365	720
20 - 2	1 006	1 061	906	1 405	606	996
29 - 2	462	721	452	685	864	636
15 - 3	1 036	393	434	652	944	691
20 - 3	1 140	595	271	169	96	453
27 - 3	667	667	603	771	259	593
4 - 4	1 460	458	28	79	25	410
10 - 4	534	259	518	267	178	351
19 - 4	123	157	160	172	103	141
23 - 4	907	520	1 056	239	36	511
3 - 5	3 441	1 379	437	542	1 030	1 365
9 - 5	267	545	199	199	233	288
15 - 5	1 519	1 236	832	491	105	836
7 - 6	676	296	349	133	314	351
14 - 6	1 293	733	619	620	183	689
25 - 6	1 333	589	1 069	627	631	849
10 - 7	206	396	431	2 095	188	663
23 - 7	310	677	977	611	611	643
6 - 8	1 505	1 001	452	1 000	372	870

en matériel organique chlorophyllien; c'est, au contraire, en été, que la proportion de matériel détritique s'accroît, comme l'indique l'élévation de la diversité pigmentaire (chapitre II).

A la fin de notre étude sur le cycle des nanoflagellés, nous avons conclu que, dans les eaux de surface, la quantité de pigments due aux Diatomées était assez faible, puisque la corrélation nanoplancton-chlorophylle *a* ( $r = + 0,83$  : 75 paires de valeurs) était bien supérieure à celle entre les Diatomées et la chlorophylle ( $r = + 0,22$ ).

Pour l'ensemble des prélèvements, effectués à toutes les profondeurs, entre 1965 et 1969 (444 paires de valeurs), les résultats diffèrent notablement :

chlorophylle <i>a</i> - nanoplancton	$r = + 0,225$
chlorophylle <i>a</i> - Diatomées	$r = + 0,506$

Ceci indique, qu'en dehors du niveau superficiel où les dilutions favorisent les Cryptophycées, les Diatomées jouent un rôle prépondérant.

Toute comparaison directe entre le nombre de cellules et la fixation de carbone exige que les cellules aient la même importance quelle que soit leur espèce ou leur taille. Ce type de comparaison est biaisé en faveur des Algues de petite taille, ce qui est, cependant, atténué par le fait que ces petites Algues sont justement celles dont l'activité métabolique est maximale.

Pour pallier ces inconvénients, on cherche souvent à transformer les données numériques en biomasse, en volume cellulaire, en surface cellulaire ou en volume de plasma (volume cellulaire — volume de la vacuole). Ces deux derniers modes d'expression (LOHMAN, 1908) caractérisent très bien le tissu métaboliquement actif de la cellule.

Dans le Golfe de Panama (SMAYDA, 1968), la corrélation abondance de cellules - production est aussi forte que celles entre la production et la biomasse, le volume et la surface cellulaire. Il faut tenir compte du rapport surface/volume de la communauté pour que ces derniers coefficients de corrélation s'élèvent : le « standing crop », exprimé en surface cellulaire, explique alors près de 80 % de la variation du taux de fixation du carbone. Sur des prélèvements en provenance de la région comprise entre la Norvège et l'île Jan Mayen, PAASCHE (1960) trouve une corrélation nettement meilleure entre la production et la surface cellulaire ( $r = + 0,74$ ) qu'entre la production et le nombre de cellules ( $r = + 0,45$ ).

A Banyuls, l'abondance des Diatomées explique près de 32 % de la production ( $r = + 0,57$ ), celle du nanoplancton moins de 10 %. Dans le Golfe de Panama, le pourcentage expliqué par la régression était de 42 % pour les Diatomées et, dans les eaux norvégiennes, il n'était plus que de 20 %.

B) Mécanismes de la répartition verticale de la production

1. Corrélation chlorophylle a - production. Inhibition de surface

Si le cycle annuel de la production dépend en premier lieu de la biomasse chlorophyllienne (sans oublier que, réciproquement, la production modifie la biomasse), c'est surtout l'énergie lumineuse qui conditionne la distribution verticale de la fixation de carbone. Pour mieux utiliser cette énergie, il faut que les Algues s'adaptent aux conditions d'éclairement. Cette adaptation intervient surtout en été quand la zone euphotique n'est plus brassée par les vents (STEEMANN-NIELSEN et HANSEN, 1959); le phytoplancton se maintient alors à un niveau d'éclairement stable et on peut observer, en profondeur, un taux élevé de photosynthèse à des intensités faibles. Cette élévation de la production en profondeur est apparente à Banyuls pendant l'été 1968 avec un deuxième maximum vers 30 m qui se réalise d'ailleurs grâce à un enrichissement en sels dissous.

D'après les coefficients de corrélation (tableau 10), la teneur en chlorophylle explique moins de 16 % de la variation de la production au-delà de dix mètres; à 50 m, la corrélation n'est plus significative, le niveau de production étant le plus souvent à la limite de détection par la méthode du  $^{14}\text{C}$ .

L'examen de ces corrélations permet de souligner indirectement l'effet inhibiteur de la lumière en surface. C'est à 5 m que la chlorophylle est le mieux utilisée pour la production ( $r = + 0,86$ ).

TABLEAU 10

Corrélations entre la production journalière et la teneur en chlorophylle a (N = 39).

Prof.	r	Régression
0	0,602	$^{14}\text{C} = 25,8 \text{ Chl } a + 9,7$
5	0,859	$^{14}\text{C} = 23,9 \text{ Chl } a + 6,4$
10	0,722	$^{14}\text{C} = 19,7 \text{ Chl } a + 5,2$
20	0,402	$^{14}\text{C} = 6,1 \text{ Chl } a + 3,4$
30	0,369	$^{14}\text{C} = 3,6 \text{ Chl } a + 2,2$
50	-0,027	pas de signification
m <sup>2</sup>	0,644	$^{14}\text{C} = 7,6 \text{ Chl } a + 178$

A 10 m, ( $r = + 0,72$ ), comme en surface ( $r = + 0,60$ ), le rendement production/chlorophylle est moins bon; il diminue ensuite fortement entre 10 et 20 m, puis plus lentement au-delà. A 50 m, la biomasse présente ne produit presque plus.

Cette inhibition superficielle pourrait simplement résulter d'une réduction de la biomasse. Ce n'est pas le cas à Banyuls où la teneur en chlorophylle de l'eau de surface est, en moyenne, légèrement supérieure à celle du niveau 5 m; le léger effet inhibiteur provient bien d'une altération du pouvoir photosynthétique. Cette inhibition n'apparaît que sur les profils d'assimilation printaniers et estivaux, quand la transparence est suffisamment élevée. Dans les eaux du large de Méditerranée occidentale ainsi que dans le golfe de Marseille, c'est, au contraire, à l'époque de la turbulence hivernale que s'observe cette photo-inhibition. MINAS (1968) attribue ce paradoxe au fait que l'expérience *in situ* ne respecte pas les conditions réelles de turbulence auxquelles le phytoplancton s'est adapté; on ne peut alors affirmer que le profil d'assimilation véritable soit identique à celui qui est dessiné à partir des données où les Algues sont artificiellement maintenues à un niveau énergétique supérieur au niveau réel.

Par contre, si on admet avec STEEMANN-NIELSEN (1964) que l'inhibition de surface est conditionnée par la qualité des radiations (réduction de la photosynthèse par la lumière ultra-violette), l'expérimentation *in situ* conduit à une sous-estimation de cette photo-inhibition parce que le rayonnement ultra-violet ne pénètre pas à travers les parois de verre des flacons.

Les profils verticaux de la chlorophylle *a* et de la production sont intéressants dans deux cas fréquents à Banyuls :

1) lors des dilutions : la biomasse chlorophyllienne est alors homogène tandis que la production est très élevée dans les niveaux supérieurs. La sédimentation étant certainement réduite (stabilité verticale), on ne voit pas très bien ce qui peut expliquer cette situation paradoxale,

2) en été, seule l'augmentation de la chlorophylle peut expliquer celle de la production. Les courbes chlorophylle-profondeur et production-profondeur sont calquées (fig. 3, chapitre III). Des mesures rapprochées dans le sens vertical permettraient de définir si les maximums de production et de biomasse coïncident, ou s'il y a un léger décalage.

## 2. Indice production maximale/production totale de RODHE (1958)

La comparaison des données quantitatives de photosynthèse pélagique d'eaux différentes n'est pas aisée en l'absence d'un indice

TABLEAU 11

Rapports production maximale ( $a_{\max}$ )/production totale ( $\Sigma a$ )  
et coefficient d'atténuation  $k$  au point B (cf. RODHE, 1965).

Date	$a_{\max}$ (1)	$\Sigma a$ (2)	(1)/(2) en % =R	k	Date	$a_{\max}$ (1)	$\Sigma a$ (2)	(1)/(2) en % =R	k	
<u>1967</u>										
26 - 1	4,8	68	7,0	0,56	23 - 4	32,9	386	8,5	0,14	
28 - 2	78,6	493	15,8	0,28	15 - 5	33,9	547	6,2	0,28	
10 - 4	14,1	265	5,1	0,21	7 - 6	26,9	713	3,8	0,17	
2 - 6	11,9	170	7,0	0,12	14 - 6	14,1	416	3,4	0,15	
26 - 6	2,2	93	2,3	0,09	25 - 6	47,4	546	8,7	0,17	
24 - 7	16,8	380	4,4	0,07	10 - 7	14,7	246	5,9	0,07	
24 - 8	11,8	262	4,5	0,10	23 - 7	14,6	344	4,2	0,06	
27 - 9	6,6	216	2,8	0,10	6 - 8	6,9	159	4,3	0,08	
25 - 10	26,6	364	7,3	0,19	19 - 8	17,8	442	4,0	0,06	
23 - 11	36,4	111	32,7	1,68	2 - 9	19,0	385	4,9	0,08	
19 - 12	8,0	169	4,7	0,17	16 - 9	6,2	202	3,0	0,09	
<u>1968</u>										
16 - 1	8,1	252	3,2	0,08	23 - 9	21,5	299	7,1	0,09	
30 - 1	16,7	427	3,9	0,08	9 - 10	2,7	98	2,7	0,05	
13 - 2	58,2	827	7,0	0,28	21 - 10	9,4	236	3,9	0,08	
20 - 2	62,0	743	8,3	0,21	7 - 11	20,9	205	10,1	0,24	
29 - 2	72,2	1 134	6,3	0,42	20 - 11	16,3	166	9,7	0,30	
15 - 3	17,8	162	10,9	0,24	4 - 12	73,1	122	60,0	1,12	
27 - 3	17,1	475	3,6	0,14	17 - 12	20,6	196	10,5	0,34	
10 - 4	30,2	389	7,7	0,34	<u>1969</u>					
						13 - 1	22,0	185	11,8	0,21
						3 - 2	25,7	194	13,2	0,17

simple qui résumerait les caractéristiques des profils de production. L'expression  $a_{\max}/\Sigma a$ , rapport entre la valeur la plus élevée de la courbe de production et la production par mètre carré (RODHE, 1958), rend compte de la forme générale des profils d'assimilation.

Cet indice R diminue généralement quand la transparence augmente. A Banyuls, sa valeur moyenne, exprimée en pourcentage, est de 6,4 après élimination de deux valeurs anormalement élevées. Dans le golfe de Marseille, R moyen est voisin de 5,2 et, dans les eaux du large, il varie entre 2,2 et 3,7. L'élévation de R près des côtes roussillonnaises est imputable à la turbidité des eaux. Pour une série de douze lacs, R est compris entre 3 et 35 (RODHE, 1965) avec une moyenne de 14. Les variations annuelles de cet indice à Banyuls (tableau 11) reflètent le cycle de la salinité : abaissement de la salinité → diminution de la transparence → élévation de R. En décembre 1968, au moment d'une dilution très marquée, 60 % de la production totale proviennent du mètre cube superficiel. En

général, dans les autres cas de dilutions, ce pourcentage est voisin de 10.

En Méditerranée, au large, R est bas. La production par mètre cube est peu élevée mais, la zone euphotique étant profonde, la production par unité de surface n'est pas négligeable.

### 3. Modèle de TALLING (1957)

Le bilan de production, par mètre carré, peut être assimilé à la surface d'un rectangle dont un côté représente la valeur maximale de la production ( $a_{\max}$ ) et l'autre, la profondeur à laquelle commence la saturation lumineuse de la photosynthèse. A cette profondeur  $Z_{0,5 I_k}$  la radiation la plus pénétrante (Irpp) a une intensité deux fois inférieure à celle ( $I_k$ ) pour laquelle la photosynthèse atteindrait son maximum, s'il n'y avait pas cet effet de saturation.  $I_k$  est déterminé graphiquement par le point d'intersection de la ligne de  $a_{\max}$  et de la ligne extrapolée correspondant à la pente de la production sub-optimale. Sur ce type de diagramme (fig. 11), l'intensité lumineuse et les taux de production sont exprimés en pourcentage de la valeur maximale suivant une échelle commune semi-logarithmique.

Le concept de profondeur optique est le dénominateur commun à tous les types de conditions optiques : chaque unité 0, 1, 2,  $n...$  de cette profondeur optique correspond à celle de l'abscisse de telle façon que  $Z_{pr. opt.} = I_0 \cdot 2^{-n}$ . Notons que VOLLENWEIDER (1961) conseille d'utiliser l'extinction moyenne de préférence à celle de la longueur d'onde la plus pénétrante.

La figure 11 représente les courbes d'assimilation relative moyenne qui correspondent aux six types de profils verticaux définis précédemment (chapitre III). En ordonnées, à la droite de ce diagramme, sont indiquées les échelles de profondeurs, en mètres, correspondant aux différents niveaux optiques. On pourrait utiliser une représentation légèrement différente en gardant constante l'échelle métrique et en indiquant les échelles des profondeurs optiques correspondant à chacun des six types.

Généralement, tant dans les lacs qu'en mer, la portion rectiligne du profil de production qui correspond à la base de la zone euphotique est parallèle à la droite de pénétration de la lumière. On voit qu'à Banyuls ce parallélisme n'est respecté qu'aux périodes de transparence élevée (types IV et V). Dans les autres cas, la réduction de la photosynthèse est relativement plus rapide que celle de la pénétration lumineuse.

La comparaison entre la production observée et la production calculée d'après l'équation de TALLING  $a = a_{\max} \cdot Z_{0,5 I_k}$  n'est pas satisfaisante (tableau 12). Il faut remarquer que l'estimation graphique de  $I_k$  manque de précision parce que la partie rectiligne du profil d'assimilation est presque toujours située au-delà de 30 m, ce qui conduit à extrapoler la valeur de cet  $I_k$  à partir de deux autres valeurs dont celle de 50 m pour laquelle l'erreur est maximale.

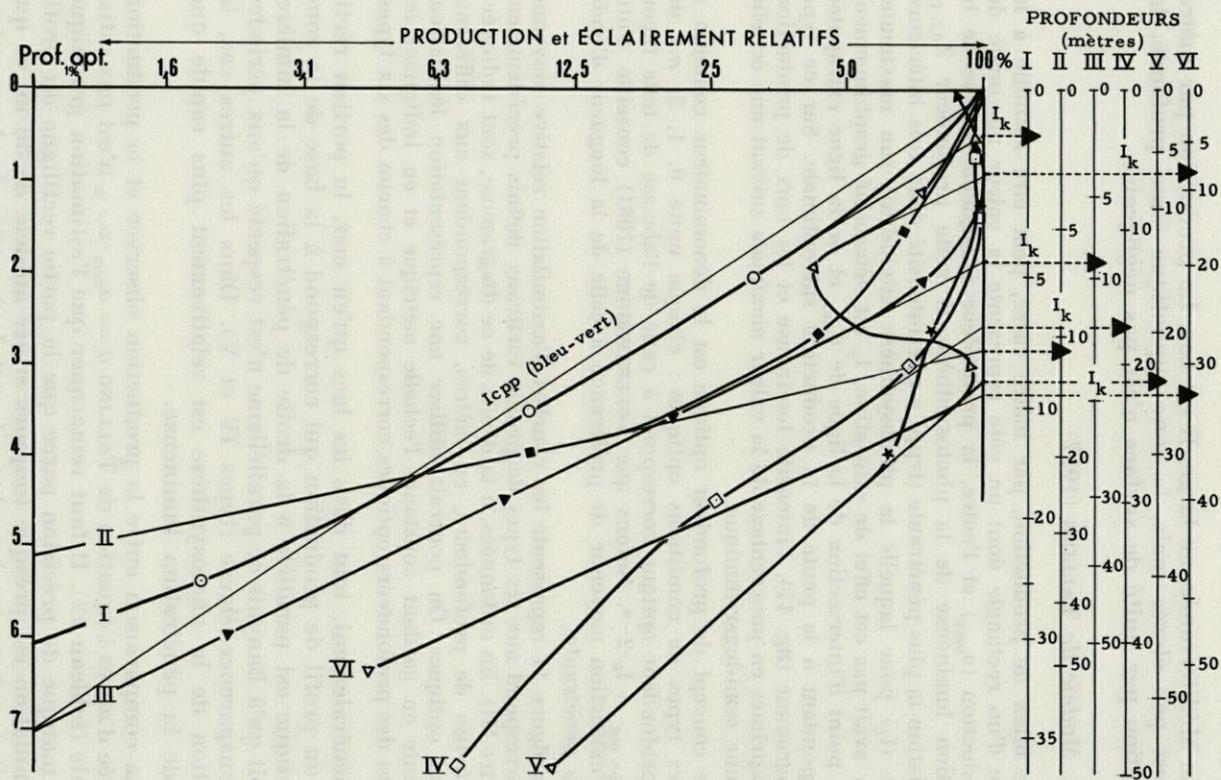


FIG. 11. — Modèle de TALLING. Production et éclairciment relatifs (coordonnées semi-logarithmiques) en fonction des profondeurs optiques de la composante la plus pénétrante ( $I_{c\text{pp}}$ ). Évaluation graphique de  $I_k$ .

TABLEAU 12

*Productions observées et productions calculées d'après la formule de TALLING (voir dans le texte).*

Les valeurs sont des moyennes correspondant à l'ensemble des expériences se rapportant à chaque profil type défini dans le tableau 3).

Profil de production	Prod. max. ( $\alpha_{max.}$ )	z 0,5 IK	Production.m <sup>-2</sup> ( $\sum \alpha$ )	
			calculée	observée
I	51,4	2	103	224
II	32,6	20	652	416
III	31,0	18	558	506
IV	12,4	35	434	371
V	5,4	48	259	177
VI	10,4	18	187	409
	10,1	22	222	

Les rapports entre les productions observées et calculées pour chaque type de profil sont :

- profil I : 1,98
- profil II : 0,64
- profil III : 0,91
- profil IV : 0,85
- profil V : 0,68
- profil VI : 0,83

Pour le profil VI à deux maxima, nous avons considéré qu'il s'agissait de deux courbes indépendantes en prenant de nouveau, à 20 m, les valeurs d'éclairement et de production égales à 100 %.

Ce modèle s'est avéré excellent dans les eaux du large de la Méditerranée nord-occidentale : sur la bouée-laboratoire (MINAS, 1968), la concordance entre les valeurs établies à partir des expériences *in situ* et des valeurs calculées d'après l'équation précédente est remarquable. Le rapport production observée/production calculée varie entre 0,94 et 1,15.

De toute façon, plusieurs facteurs influencent les relations lumière-production. En Méditerranée, le manque de réserves nutritives maintient la production à un niveau assez bas alors que l'énergie, à la disposition du phytoplancton, permettrait une photosynthèse très active. C'est ainsi que les cultures du Flagellé marin *Dunaliella euchlora* présentent une capacité photosynthétique

réduite dans des milieux de culture déficitaires en azote et en phosphore (KETCHUM *et al.*, 1958).

## II. CORRÉLATIONS ENTRE QUELQUES PARAMÈTRES HYDROBIOLOGIQUES

### 1. Calcul du coefficient de corrélation linéaire

L'analyse des composantes principales de matrices de corrélation, employée en phytosociologie depuis 1950, fait maintenant son apparition en planctologie où l'on peut citer les travaux récents de CASSIE (1967, 1968), IBANEZ et DALLOT (1969), MARGALEF et GONZALEZ BERNALDEZ (1969). Tous ces calculs nécessitent la réalisation d'un programme adéquat qui puisse être traité sur ordinateur. Un des buts à atteindre est le développement de méthodes de mesure semi-automatique des propriétés de l'écosystème pélagique et l'interprétation immédiate des résultats (MARGALEF, 1967).

Il ne faut cependant pas négliger pour autant les méthodes statistiques plus simples qui sont utilisables sans ordinateur, tel le calcul du coefficient de corrélation linéaire. L'estimation du coefficient  $r$  permet de tester l'indépendance de deux variables et, dans le cas d'une liaison, de mesurer l'intensité de cette liaison, ce qui peut masquer une dépendance commune vis à vis d'une troisième variable.

Les transformations préalables, qui ont pour objet de rapprocher les distributions de fréquence de la normalité, n'ont été nécessaires que pour les valeurs de la densité des Diatomées (« phytoplancton ») et du nanoplancton, et de la profondeur. Ces paramètres ont subi une transformation logarithmique du type  $x = \log_{10}(X + 1)$ .

Le test du coefficient  $r$  est « robuste », c'est-à-dire qu'il reste valable même si les conditions normales d'application (distribution liée normale, variance constante) ne sont « qu'à peu près » vérifiées. Pour un grand échantillon ( $N = 444$ ), le respect de ces conditions n'était donc pas absolu.

La formule de calcul utilisée ici est celle de BRAVAIS-PEARSON\*. Si  $x$  et  $y$  sont les deux variables, et  $N$  le nombre d'observations, on peut écrire :

$$r = \frac{N\sum xy - (\sum x)(\sum y)}{\sqrt{[N\sum x^2 - (\sum x)^2][N\sum y^2 - (\sum y)^2]}}$$

Les valeurs de  $r$  supérieures à 0,09 correspondent à  $p > 0,05$ , celles supérieures à 0,16 à  $p > 0,001$ . En prenant le risque 5 %, seules les valeurs supérieures à 0,10 indiquent une dépendance significative entre deux variables.

Dans le domaine du phytoplancton, il est utile de pouvoir estimer la production à partir des données de biomasse et d'énergie

\* Tous ces calculs ont été faits sur une « Programma » Olivetti dont l'achat a été effectué dans le cadre de la convention LA 117 qui lie le laboratoire Arago au C.N.R.S.

lumineuse. La généralisation des régressions à plus de trois variables nécessite, pratiquement, l'emploi d'un ordinateur, mais, pour trois variables, on peut aisément arriver à une équation de la forme  $X = a + bY + cZ$  à partir des coefficients de corrélations établis entre des séries de deux variables. Nous avons déjà noté les corrélations suivantes :

corrélation production (x) – chlorophylle a (y) :  $r_{xy} = + 0,64$   
corrélation production (x) – radiation (z) :  $r_{xz} = + 0,14$   
corrélation chlorophylle a (y) – radiation (z) :  $r_{yz} = + 0,17$

D'où les corrélations partielles suivantes :

$$r_{xy,z} = \frac{r_{xy} - r_{xz} \cdot r_{yz}}{\sqrt{(1 - r_{xz}^2)(1 - r_{yz}^2)}} = + 0,63$$

$$r_{xz,y} = \frac{r_{xz} - r_{xy} \cdot r_{yz}}{\sqrt{(1 - r_{xy}^2)(1 - r_{yz}^2)}} = + 0,03$$

Des deux variables qui paraissent intervenir sur la production, il semble bien que, seule, la chlorophylle soit intéressante, la radiation n'étant liée à la production que par l'intermédiaire de la chlorophylle, puisque le coefficient de corrélation partielle n'est plus significatif. Dans ce cas, il serait superflu de mener plus loin le calcul, l'équation de régression à trois variables ne permettant pas une meilleure prédiction de la production que l'équation plus simple liant cette production à la chlorophylle a : production = 7,61 Chl a + 178, qui donne d'assez bons résultats (fig. 10).

Il en est de même pour la diversité pigmentaire qui, en plus d'autres propriétés intéressantes, reflète la déficience en sels nutritifs. Si le coefficient de corrélation totale est de  $r = - 0,31$  à 5 m, le coefficient de corrélation partielle n'est plus que de  $- 0,02$  et il n'y aurait aucun intérêt à inclure ce facteur dans une équation de calcul de la production à Banyuls\*.

## 2. Relations entre quelques facteurs physico-chimiques et le phyto-plancton

Si, comme nous venons de le voir, la lumière incidente joue finalement peu de rôle sur les variations de la production, il faut maintenant envisager les corrélations entre les autres paramètres hydrobiologiques, à partir de la matrice établie d'après 444 observations (tableau 13).

\* Je remercie Monsieur IBANEZ, de la station de Villefranche-sur-Mer, qui m'a très amicalement fait profiter de ses connaissances dans le domaine du calcul statistique.

TABLEAU 13

*Coefficients de corrélation linéaire entre quelques paramètres hydrobiologiques du point B (N = 444).*

Les valeurs en italiques sont significatives au niveau de probabilité 0,05.

	Prof.	Temp.	Salin.	P-PO <sub>4</sub>	Chl $\alpha$	430/663	"Phyto"	"Nano"
Prof.....	.	- 0,210	+ 0,351	+ 0,093	- 0,014	+ 0,016	- 0,007	- 0,190
Temp.....	- 0,210	.	- 0,048	- 0,142	- 0,443	+ 0,216	- 0,222	- 0,325
Salin.....	+ 0,057	- 0,048	.	- 0,022	- 0,144	+ 0,069	- 0,216	- 0,144
P-PO <sub>4</sub> .....	+ 0,093	- 0,142	- 0,022	.	+ 0,076	- 0,121	+ 0,221	+ 0,068
Chl $\alpha$ .....	- 0,014	- 0,443	- 0,144	+ 0,076	.	- 0,344	+ 0,506	+ 0,225
430/663 ....	+ 0,016	+ 0,216	+ 0,069	- 0,121	- 0,344	.	- 0,116	+ 0,173
"Phyto".....	- 0,007	- 0,222	- 0,216	+ 0,221	+ 0,506	- 0,116	.	+ 0,116
"Nano".....	- 0,190	- 0,325	- 0,144	+ 0,068	+ 0,225	+ 0,173	+ 0,116	.

Parmi les valeurs de  $r$ , qui indiquent une liaison significative entre deux variables, il n'y a pas de commentaires à faire sur celles qui soulignent des relations évidentes : la température diminue quand la profondeur augmente, tandis que la salinité évolue parallèlement à la profondeur. La corrélation négative entre la profondeur et le nanoplancton ( $r = -0,19$ ) indique bien le caractère superficiel des floraisons nanoplanctoniques.

### Température

Quand la lumière limite la photosynthèse, l'influence de la température est peu marquée alors qu'en lumière forte, l'élévation de la température favorise l'activité enzymatique dans les réactions « sombres ». L'effet thermique semble même avoir été très sous-estimé dans la méthode de mesure de la production par le <sup>14</sup>C (BROUARDEL, communication personnelle).

A Banyuls, la corrélation entre la température et la biomasse phytoplanctonique est nettement négative (fig. 12), ce qui n'est pas le cas habituellement.

Aux latitudes élevées, les faits sont plus simples : les basses températures correspondent aux mauvaises conditions d'éclairement, sauf pendant une courte période printanière de floraison planctonique pendant laquelle la température est encore assez basse et l'éclairement assez intense. Comme l'a montré STEEMANN-NIELSEN (1964) dans les détroits danois, la libération, par minéralisation, de substances dissoutes s'accélère, en été, au niveau du sédiment. Cette activation des processus hétérotrophiques, sur le fond, ne joue pas en Méditerranée où la température varie très peu au-delà de 50 m.

Tout concourt normalement à ce qu'une élévation de la température ait une action directe positive sur l'activité photosynthétique.

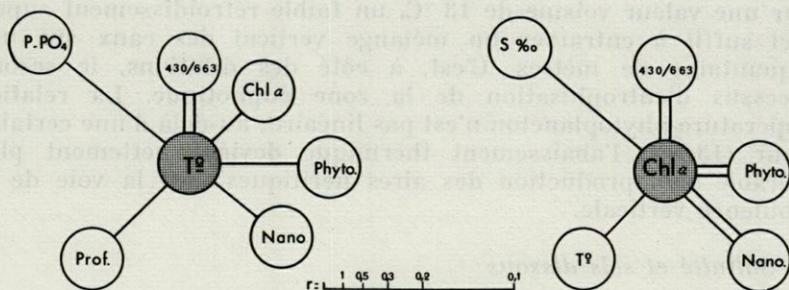


FIG. 12. — Quelques corrélations significatives entre la température d'une part, la chlorophylle  $a$  d'autre part et l'ensemble des autres paramètres ( $p$  0,05). Un double trait indique une corrélation positive, un trait simple une corrélation négative. La longueur de chaque trait est proportionnelle à  $1/r$ .

Puisqu'il n'en est pas ainsi en Méditerranée, c'est que la relation température-phytoplancton est indirecte. Quand la température superficielle s'abaisse, la turbulence verticale ainsi créée, permet le réapprovisionnement en sels minéraux de la zone euphotique; la production s'élève alors puisque, même en hiver, le niveau énergétique suffit à supporter, près du littoral, une production notable là où le fond limite la zone de mélange.

La relation négative température-biomasse est plus marquée que celle entre la température et la production, ce qui indique que, pendant la saison froide, certains facteurs de réduction de la biomasse ont une faible action tandis qu'en été, au contraire, la biomasse est plus exploitée. Ces facteurs pourraient être un accroissement de la consommation par les herbivores en été, la réduction de la sédimentation, à laquelle s'ajouterait un apport d'Algues benthiques, en hiver.

La comparaison des teneurs en chlorophylle  $a$  observées et des valeurs estimées à partir de l'équation de régression  $\text{Chl } a = 1,07 - 0,048 \text{ température } (^{\circ}\text{C})$ , est assez bonne (fig. 10). Pourtant, si on classe les facteurs en quatre catégories (MARGALEF, 1967), (1) coordonnées espace-temps, (2) facteurs hydrographiques de base, (3) éléments dont la concentration dépend de l'activité des organismes, (4) caractéristiques du phytoplancton, il n'est pas logique d'estimer un paramètre du phytoplancton seulement à partir d'éléments des groupes (1) et (2).

La quantité maximale de chlorophylle  $a$ , calculée d'après cette équation de régression, est de  $0,6 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  pour le minimum thermique qui est voisin de  $10^{\circ}\text{C}$ . En réalité, cette valeur est assez souvent dépassée et le modèle est mal adapté pour les basses valeurs de la température. Ceci permet de préciser le mécanisme fondamental de la relation indirecte température-phytoplancton.

Pour une valeur voisine de 13 °C, un faible refroidissement superficiel suffit à entraîner un mélange vertical des eaux sur une cinquantaine de mètres. C'est, à côté des dilutions, le second processus d'eutrophisation de la zone euphotique. La relation température-phytoplancton n'est pas linéaire; au-delà d'une certaine valeur (13 °C), l'abaissement thermique devient nettement plus favorable à la production des aires néritiques, par la voie de la turbulence verticale.

### *Salinité et sels dissous*

L'action directe de la salinité, dont les limites de variations en mer sont souvent restreintes, est certainement limitée sur les organismes planctoniques. Des Dinoflagellés, tels les *Ceratium furca*, *fuscus* et *tripos* se rencontrent aussi bien en Méditerranée qu'en Mer du Nord ou dans la Baltique dont la salinité normale de 10‰ descend parfois à des valeurs plus basses. En culture, ces *Ceratium* présentent des taux de division maximaux entre 15 et 25‰ (NORDLI, 1957). Certaines Diatomées sont, elles aussi, très tolérantes vis-à-vis de la salinité : chez *Skeletonema costatum*, le taux maximum de photosynthèse a été trouvé à 15‰; entre 10 et 40‰, ce taux demeure supérieur à la moitié du maximum (CURL et McLEOD, 1961).

A Banyuls, où la salinité superficielle peut varier, près de la côte, de 30 à 38‰, il est possible que la salinité joue un rôle sélectif en éliminant certaines espèces dans le cas de dilutions extrêmes.

Le plus souvent, les corrélations salinité-plancton ne proviennent que d'une relation indirecte. La salinité indique les mouvements d'eaux et donc, indirectement, les changements des conditions de production. A Banyuls, l'abaissement de la salinité traduit presque toujours un apport des fleuves côtiers bordant le golfe du Lion; ces eaux diluées sont riches en matériel organique et minéral qui joue un rôle important sur les mécanismes photosynthétiques et sur la succession des espèces.

La contribution des fleuves à l'enrichissement en substances nutritives est un mécanisme important dans les régions côtières; c'est une source négligeable pour l'ensemble des océans. D'après EMERY *et al.* (1955), l'apport en N et P par les rivières et les précipitations représente à peine le centième des besoins du phytoplancton et de la réserve des océans.

Les eaux de lessivage des continents sont normalement très riches en nitrates et cet élément ne devrait pas, a priori, limiter la photosynthèse dans notre région. Cette richesse en nitrates ainsi que la présence de matières organiques pourraient bien expliquer l'abondance des Cryptophycées dans les eaux de surface, lors des dilutions. D'après la plupart des auteurs, la proportion du phosphore dans les eaux de lessivage est inférieure à celle de l'azote. Au débouché du Rhône, le rapport nitrates/phosphates est pourtant

tout à fait normal, les teneurs étant cinquante fois supérieures aux valeurs des eaux superficielles méditerranéennes (BLANC *et al.*, 1969). Par contre, au large, dans l'aire de dilution, seuls les nitrates atteignent des concentrations beaucoup plus élevées que celles rencontrées dans les eaux du courant liguro-provençal.

La corrélation entre le phosphate et la chlorophylle n'est pas significative au niveau de la probabilité 0,05; celle entre le phosphate et le nanoplancton non plus. Seul le coefficient de corrélation P-PO<sub>4</sub>-Diatomées (tableau 13) qui est de + 0,22 indique une certaine liaison. Si la teneur des eaux en phosphates et la salinité ont peu d'influence sur la biomasse de l'ensemble de la couche euphotique, l'effet des dilutions est, par contre, très sensible sur la production superficielle : pour les 39 mesures de production *in situ*, les coefficients de corrélation sont les suivants :

salinité — production :  $r = - 0,53$

P-PO<sub>4</sub> — production :  $r = + 0,57$

salinité — P-PO<sub>4</sub> :  $r = - 0,88$

Le coefficient fortement négatif, qui lie salinité et phosphate, montre que les eaux des fleuves enrichissent les eaux marines en surface mais qu'elles augmentent aussi la turbidité, ce qui limite la croissance du phytoplancton en profondeur. Les profils verticaux de production, aux stations de faible salinité, sont éloquentes à ce point de vue. Tout ceci explique, en grande partie, le fait que la corrélation négative entre la salinité et le phytoplancton soit peu marquée pour l'ensemble des profondeurs alors qu'elle est très nette en surface.

D'autre part, les salinités supérieures à 38,00 ‰ en surface, sont le signe d'un mélange plus ou moins local entre les eaux superficielles et des eaux intermédiaires riches en phosphates. Dans ce cas, l'élévation de la salinité correspond donc à une amélioration des conditions de photosynthèse.

L'origine des substances minérales en zone néritique est double : (1) régénération locale en pleine eau, soit dans la zone euphotique ou à un niveau inférieur, soit à la surface du sédiment; dans ce cas, les substances minérales libérées ne peuvent être utiles au phytoplancton qu'après leur retour dans la zone euphotique par un mécanisme physique : turbulence hivernale, brassage par la houle, up-welling... (2) apport extérieur soit par les fleuves soit par l'arrivée d'une masse d'eau du large enrichie.

Le contrôle du bilan nutritif est rendu impossible, en zone néritique, par l'apport intermittent de substances provenant du fond et de la côte. Dans les eaux du large de la Méditerranée

occidentale, les termes de ce bilan sont simplifiés : à la suite du mélange vertical hivernal, on peut déterminer le stock initial des réserves de la zone euphotique. Le contrôle des phénomènes annexes susceptibles de modifier ces réserves permet d'évaluer l'indice de recyclage  $I_r$  (MINAS, 1968) :

$$I_r = \frac{QP}{QR},$$

quotient de la production totale mesurée, par exemple, avec la méthode au  $^{14}\text{C}$  et de la production calculée à partir de la diminution du phosphore minéral préexistant (les deux bilans sont exprimés en équivalent  $\text{O}_2$ ).

La production par consommation des éléments minéraux néoformés par recyclage rapide du phosphore et de l'azote dans la couche euphotique représente une fraction plus ou moins importante de la production totale : environ 25 % dans le golfe du Maine (KETCHUM, 1947), valeur que l'auteur lui-même considère comme sous-estimée : 50 % dans le Kattegat (STEEMANN-NIELSEN, 1947) et près de 70 % en Méditerranée occidentale (MINAS, 1968). Une approche encore plus élégante de ce problème est la mesure des taux de fixation de composés de l'azote  $15 : \text{NO}_3\text{-N}$ , qui représente l'azote nouvellement incorporé dans la zone euphotique et  $\text{NH}_4\text{+N}$ , azote régénéré. La moyenne du pourcentage d'assimilation du nitrate, ou « new production » qui correspond à l'utilisation des réserves préexistantes varie de 9 % dans la Mer des Sargasses à 40 % dans le golfe du Maine, soit des « regenerated production » correspondant respectivement à 92 et 60 % (DUGDALE et GOERING, 1967).

Près de la côte, l'apport minéral des fleuves s'épuise rapidement mais la pollution organique engendre une régénération, donc une production par recyclage importante. A Banyuls, il n'y a pas, comme c'est le cas au large, un enrichissement de la zone euphotique à un instant  $t$ , puis une consommation ultérieure progressive de ce stock ; on ne peut alors calculer la production correspondant à l'utilisation de ces réserves. Sans être constant, le réapprovisionnement en sels dissous est assez fréquent, soit à partir de la côte à chaque dilution, soit à partir du sédiment pendant la période de turbulence hivernale et au moment de la disparition de la thermocline sous l'action de la houle d'est. C'est d'ailleurs en hiver que la teneur en phosphates atteint son maximum, dépassant souvent  $0,15 \mu\text{at}\cdot\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ .

La production estivale de surface se maintient à un niveau assez bas grâce au recyclage rapide des éléments nutritifs. Il n'est pas possible de détecter les variations de  $\text{P-PO}_4$  au niveau de

concentrations aussi basses; les éléments libérés sont immédiatement utilisés et on ne peut espérer trouver une corrélation entre le phosphate et la production. Si, au-dessus de la thermocline, la production fonctionne uniquement à partir du recyclage dans des eaux dont les réserves sont épuisées, dans les eaux sous-jacentes, la production par consommation des substances minérales est beaucoup plus importante. L'eau estivale de surface représente, le plus souvent, l'eau rhodanienne qui recouvre alors une grande partie du golfe du Lion. Bien que le débit du fleuve soit minimum, la nappe de dilution glisse au-dessus de la thermocline et s'étale sur une grande surface. Ces eaux, à leur arrivée dans le secteur roussillonnais, ont épuisé la potentialité de supporter une « new production » importante, mais elles peuvent permettre, surtout à leur base, une production fonctionnant à partir de la dégradation de la matière organique qui s'accumule au voisinage de la discontinuité thermique.

Si les éléments nutritifs minéraux jouent un rôle essentiel sur les variations saisonnières de la production vers Banyuls, cette corrélation ne pourra être précisée que si le bilan détaillé des apports et de la consommation peut être dressé. L'utilisation de composés marqués à l'azote 15 permettrait de séparer la production, qui fonctionne à partir de la minéralisation *in situ* (surtout ammoniac) de celle correspondant à l'utilisation d'éléments dont la minéralisation est ancienne (surtout nitrates).

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les quatre périodes principales du cycle du phytoplancton correspondent aux quatre périodes hydrologiques :

1) la dilution rhodanienne et la stabilisation thermique conditionnent l'évolution du phytoplancton de février à juin. Près du littoral, l'arrivée des eaux rhodaniennes induit une prolifération de Cryptophycées et de la Diatomée *Skeletonema costatum*. Biomasse et production atteignent leur maximum annuel : plusieurs millions de cellules par litre, teneur en chlorophylle *a* dépassant 1,5 milligramme par mètre cube, production journalière supérieure à 0,7 voire 1,0 gramme de carbone par mètre carré. Cette dilution n'atteint pas le point E situé à 12 milles de la côte, où la prolifération printanière de Diatomées se produit, conformément au schéma habituel, en avril, dans les eaux stabilisées que le mélange vertical hivernal a enrichi en sels nutritifs;

2) en été, les réserves de la couche superficielle sont épuisées et la production se maintient à un niveau bas, uniquement grâce

au recyclage. Sous la thermocline, on observe fréquemment un deuxième maximum de production qui correspond à un accroissement de la biomasse dû, le plus souvent, à la Diatomée *Nitzschia delicatissima*;

3) en automne, la destruction de la thermocline (« homogénéisation chaude ») par la houle d'est et les crues des fleuves locaux sont souvent synchrones. L'eutrophisation superficielle permet une floraison de Diatomées près du littoral : *Chaetoceros curvisetus*, *Chaetoceros costatus*, *Nitzschia pungens*, *Nitzschia seriata* et *Rhizosolenia fragilissima*. Cette floraison est d'autant plus prononcée que la rupture de la stabilité thermique est précoce. Si la production superficielle s'élève, la transparence de l'eau est très réduite et la photosynthèse devient souvent nulle vers une quinzaine de mètres; la production journalière, par mètre carré, est alors souvent inférieure à 0,15 g C;

4) souvent, en décembre-janvier, les eaux du large de salinité élevée, très transparentes et riches en substances nutritives, envahissent le plateau continental. Là où le fond limite la turbulence verticale, les Diatomées peuvent proliférer modérément : *Chaetoceros socialis*, *Rhizosolenia delicatula* et *Chaetoceros curvisetus* sont alors les espèces les mieux représentées.

Les translations de masses d'eau liées aux dilutions sont assez aléatoires; elles modifient complètement l'environnement physico-chimique et il est alors délicat de déterminer quel facteur est le plus influent sur le phytoplancton.

La répartition verticale de la production est essentiellement régie par la transparence de l'eau. Cette transparence est notablement inférieure, à Banyuls, à la moyenne méditerranéenne; la profondeur de compensation se situe aux environs de 35 m. Les dilutions favorisent la production superficielle et réduisent la transparence; les profils de production sont alors très caractéristiques, la photosynthèse s'annulant rapidement. La distribution moyenne de la chlorophylle *a* est par contre très homogène ce qui provient, en grande partie, d'un enrichissement en pigments détritiques en profondeur. Nous avons déjà vu que le nanoplancton abondait surtout en surface alors que la répartition des Diatomées était plus homogène, la densité diminuant légèrement avec la profondeur.

L'éclairement a peu de répercussion sur le cycle annuel qui est contrôlé essentiellement par les réserves nutritives. La corrélation phosphates-phytoplancton, si elle est très forte en surface, est plus difficile à mettre en évidence en profondeur. Les apports côtiers, la rupture de la stabilité par les vents et la houle, la turbulence verticale d'hiver assurent un réapprovisionnement intermittent des eaux en sels nutritifs. L'utilisation de ces réserves est

très rapide et on peut penser que la minéralisation *in situ* est élevée, surtout en été. La part de la production qui correspond à l'utilisation de ces réserves néoformées (« regenerated production ») est certainement plus importante que celle qui correspond à la consommation de réserves préexistantes (« new production »). Beaucoup d'auteurs considèrent que cette « regenerated production » n'est pas utile à la chaîne alimentaire et que seule la « new production » indique la fertilité d'une région. Ceci n'est valable que dans le cas où la matière organique dégradée *in situ* était encore utilisable par les organismes de cette chaîne. Dans le cas contraire, il n'y a pas de distinction à faire entre ces deux types de production. Si la minéralisation est rapide, les substances régénérées sont utilisées directement dans la zone euphotique, sinon leur utilisation est différée et nécessite un retour, par un phénomène physique, du niveau de minéralisation vers le niveau de production.

Les changements rapides des conditions de milieu et l'hétérogénéité verticale de la transparence expliquent en grande partie le fait que les modèles classiques de RYTHER et YENTSCH et de TALLING concordent mal avec nos résultats. L'application de l'équation de régression production journalière =  $7,6 \text{ Chl } a + 178$  (pour un mètre carré) conduit à de meilleurs résultats. Contrairement aux schémas classiques, la diversité spécifique ne présente pas de corrélation significative ni avec la diversité pigmentaire ni avec le rapport production/biomasse. L'étude des productivités nous a montré que l'écosystème utilisait mieux l'énergie en hiver, bien que ce soit en été que les Algues aient leur meilleur rendement.

La région de Banyuls présente un caractère « néritique » inhabituel en Méditerranée : vents et courants forts, turbidité élevée, diversité spécifique basse. La production est ainsi concentrée dans les premiers mètres, alors qu'une des caractéristiques de la Méditerranée est l'épaisseur de la zone euphotique. Les données du tableau 14 permettent de comparer les productions annuelles de différentes aires de Méditerranée.

La production des eaux de Banyuls est, en moyenne, plus élevée que celles d'autres régions des bassins oriental et nord-occidental de la Méditerranée. La production méditerranéenne annuelle, voisine de 80 g de carbone par mètre carré ne s'interrompt pas en hiver, à l'inverse des mers tempérées froides et des mers froides. Elle n'est donc pas aussi faible qu'on le pensait il y a quelques années encore. Pour le bassin nord-occidental, ce bilan, évalué surtout à partir de mesures en zone néritique, est d'ailleurs certainement sous-estimé. En effet, la divergence, qui borde le plateau continental, assure une fertilisation notable de la partie océanique. Au moment de la floraison printanière, dans les eaux stabilisées, la teneur en chlorophylle peut d'ailleurs s'élever à un niveau

TABLEAU 14  
 Comparaison des bilans annuels de production dans différentes régions méditerranéennes.

Lieu	Année	Nombre de mesures	Production annuelle
Haïfa	1962	15	31 g C
	1963	7	39 "
	1964-65	7	62 "
	1966	11	65 "
Golfe de Saronicos	1963-64	20	64 "
Venise	1959	20	147 "
Monaco	1960	10	60° "
Villefranche	1959	12	64° "
	1960	8	83° "
Bouée	1964	63	78 "
Marseille	1964-65	36	88 "
Banyuls	1967	11	86 "
	1968	26	142 "
Barcelone	1965-66	15	75 "
	1966-67	13	85 "

exceptionnel voisin de 3 mg par mètre cube, valeur rarement atteinte, au large des côtes, dans d'autres parties de l'océan mondial.

### RÉSUMÉ

L'ensemble du présent travail porte sur la biomasse chlorophyllienne et la production primaire (méthode au  $^{14}\text{C}$ ) des eaux néritiques de la région de Banyuls, envisagées à un double point de vue : variations saisonnières et distribution verticale en fonction de quelques paramètres physico-chimiques : conditions météorologiques, température, salinité, énergie lumineuse, transparence et phosphate minéral dissous.

Il y a quatre périodes principales dans le cycle du phytoplancton :

1) en février-mars, l'arrivée des eaux rhodaniennes induit une prolifération de Cryptophycées et de la Diatomée *Skeletonema costatum*. Biomasse et production atteignent leur maximum annuel : plus de 1,5 mg Chl  $\alpha \cdot \text{l}^{-1}$  et plus de 1 g C  $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jr}^{-1}$ .

2) en été, la production superficielle est basse mais on observe fréquemment un niveau élevé de production au niveau de la thermocline.

3) en automne, près de la côte, la rupture de la thermocline et les crues des fleuves locaux enrichissent la couche superficielle où les Diatomées se multiplient. Comme la transparence de l'eau est alors très réduite, la production par mètre carré est minime : souvent moins de  $0,15 \text{ g C} \cdot \text{jr}^{-1}$ .

4) en décembre-janvier, les eaux du large, assez riches en sels nutritifs, envahissent fréquemment le plateau continental. Les Diatomées se multiplient modérément là où le fond limite la zone de mélange vertical : *Chaetoceros socialis*, *Chaetoceros curvisetus* et *Rhizosolenia delicatula* sont les espèces les mieux représentées.

La répartition verticale de la production est essentiellement régie par la transparence de l'eau qui est, à Banyuls, inférieure à la moyenne méditerranéenne (profondeur de compensation située, en moyenne, à 35 mètres).

Le cycle annuel est commandé par le niveau des réserves nutritives alors que la lumière est rarement un facteur limitant. La corrélation chlorophylle *a* — production est très élevée ( $+ 0,86$  à 5 mètres).

Le caractère « néritique » du phytoplancton (faible diversité spécifique, production relativement élevée, transparence réduite...) qui tient à la proximité du Rhône, distingue nettement la région de Banyuls des régions méditerranéennes avoisinantes.

## SUMMARY

This work deals with the chlorophyl biomass and the primary production ( $C^{14}$  method) in the neritic waters of Banyuls-sur-Mer region, considered in a double point of view : seasonal variations and vertical distribution as a function of a few physico-chemical parameters : meteorological conditions, temperature, salinity, luminous energy, transparency and dissolved mineral phosphate.

There are 4 main periods in the cycle of the phytoplankton :

1) during February-March, the introduction of the waters of the river Rhône brings proliferation of Cryptophyceae and of the Diatom *Skeletonema costatum*. Biomass and production reach their annual maximum : more than  $1,5 \text{ mg Chl } a \cdot \text{l}^{-1}$  and more than  $1 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jr}^{-1}$ .

2) in summer, the superficial production is low, but it is possible to frequently observe high values of production at the thermocline level.

3) in autumn, close to the coast, the rupture of the thermocline and the floods of the local rivers enrich the superficial layers where diatoms are multiplying. The transparency of the water being then very reduced, the production by square meter is minimal : often less than  $0,15 \text{ g C} \cdot \text{jr}^{-1}$ .

4) in December-January, the off shore waters, rich in nutritive salts frequently invade the continental shelf. The Diatoms multiply moderately where the bottom limits the area of vertical mixing : *Chaetoceros socialis*, *Chaetoceros curvisetus* and *Rhizosolenia delicatula* are the most numerous species.

The vertical distribution of production is essentially ruled by the transparency of the water which at Banyuls, is inferior to the Mediterranean mean (depth of compensation situated at 35 meters on an average).

The annual cycle is lead by the level of the nutritive reserves when the light is rarely a limiting factor. The correlation chlorophyll  $a$ /production is very high ( $+ 0,86$  to 5 meters).

The "neritic" character of the phytoplankton (low specific diversity, rather high production, reduced transparency...) which comes from the proximity of the Rhône, distinguishes clearly the area of Banyuls from the neighbouring mediterranean areas.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der chlorophyllhaltigen Biomasse und der Grundproduktion ( $C^{14}$ -Methode) der neritischen Gewässer in der Gegend von Banyuls unter den beiden folgenden Gesichtspunkten : jahreszeitliche Schwankungen und Vertikalverteilung in Abhängigkeit von physikalisch-chemischen Parametern : Wetterverhältnisse, Temperatur, Salzgehalt, Lichtenergie, Transparenz und gelöstes mineralisches Phosphat.

Der Phytoplanktozyklus weist vier Hauptperioden auf :

1) Im Februar und März verursacht das einströmende Rhonewasser eine Vermehrung der Cryptophyceen und der Diatomee *Skeletonema costatum*. Biomasse und Grundproduktion erreichen ihr Jahresmaximum : über  $1,5 \text{ mg Chl } a \cdot \text{l}^{-1}$  und über  $1 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tg}^{-1}$ .

2) Im Sommer ist die Produktion an der Oberfläche niedrig; auf der Höhe der Sprungschicht ist jedoch häufig eine erhöhte Produktion zu beobachten.

3) In Küstennähe führen im Herbst Hochwasser der Zuflüsse und der Zusammenbruch der Sprungschicht zu einer Anreicherung

der Oberflächenschicht, in der sich die Diatomeen vermehren. Da die Transparenz des Wassers dann stark reduziert ist, erreicht die Produktion pro m<sup>2</sup> ihr Minimum : häufig liegt sie unter 0,15 g·Tg<sup>-1</sup>.

4) Im Dezember und Januar überflutet das an Nährsalzen ziemlich reiche Hochseewasser den Kontinentalsockel. Die Diatomeen vermehren sich mässig, wo der Meeresboden die Zone vertikaler Durchmischung begrenzt : *Chaetoceros socialis*, *Ch. curvisetus* und *Rhizosolenia delicatula* sind die am stärksten vertretenen Arten.

Die vertikale Verteilung der Produktion ist im wesentlichen durch die Transparenz des Wassers bestimmt, die bei Banyuls unter dem Mittelmeerdurchschnitt liegt (Kompensationstiefe auf durchschnittlich 35 m).

Der « neritische » Charakter des Phytoplankton (geringer Artenreichtum, verhältnismässig hohe Produktion, verminderte Transparenz...), der auf die Nähe der Rhone zurückzuführen ist, unterscheidet die Region von Banyuls deutlich von den benachbarten Abschnitten des Mittelmeers.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ANGOT, M., 1967. Rapports entre la concentration en chlorophylle *a*, le taux d'assimilation du carbone et la valeur de l'énergie lumineuse en eau tropicale littorale. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 5 (1) : 39-45.
- ANGOT, M., 1968. Phytoplankton et production primaire en zone tropicale littorale à Nosy Bé (Madagascar). *Thèse Doc., Fac. Sci. Univ. Paris*, 160 p.
- BARNETT, A.M. and J. HIROTA, 1967. Changes in the apparent rate of <sup>14</sup>C uptake with length of incubation period in natural phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (2) : 349-353.
- BECACOS-KONTOS, T., 1968. The annual cycle of primary production in the Saronicos Gulf (Aegean Sea) for the period November 1963-October 1964. *Limnol. Oceanogr.*, 13 (3) : 485-489.
- BERNARD, F., 1938. Cycle annuel du nannoplancton à Monaco et Banyuls. I. Etude quantitative. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, 17 : 349-405.
- BLANC, F., M. LEVEAU et K.H. SZEKIELDA, 1969. Effets eutrophiques au débouché d'un grand fleuve (Grand Rhône). *Mar. Biol.*, 3 (3) : 233-242.
- BROUARDEL, J. et E. RINCK, 1963. Mesure de la production organique en Méditerranée. *Annls Inst. océanogr., Monaco*, 40 : 109-164.
- CASSIE, R.M., 1967. Principal component analysis of the zooplankton of Lake Maggiore. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 21 : 129-144.
- CASSIE, R.M., 1968. Fauna and sediments of an intertidal mud flat : a multivariate analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 2 : 1-23.

- COSTE, B. et H.J. MINAS, 1967. Premières observations sur la distribution des taux de productivité et des concentrations en sels nutritifs des eaux de surface du Golfe du Lion. *Cah. océanogr.*, 19 (5) : 417-429.
- COSTE, B. et H.J. MINAS, 1968. Production organique primaire et sels nutritifs au large des côtes occidentales corso-sardes en février 1966. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 44 (60) : 49-61.
- CURL, H.J. and G.C. McLEOD, 1961. The physiological ecology of a marine diatom *Skeletonema costatum* (Grév.) Cleve. *J. mar. Res.*, 19 (2) : 70-88.
- DUGDALE, R.C. and J.J. GOERING, 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (2) : 196-206.
- EMERY, K.O., W.L. ORR and S.C. RITTENBERG, 1955. Nutrient budgets in the ocean. In : *Essays in the Natural sciences in honor of Captain Allan Hancock*, pp. 299-309. Univ. Calif. Press, Los Angeles.
- ENGELMANN, M.D., 1966. Energetics, terrestrial field studies and annual productivity. In : *Advances in ecological research*. Ed. by J.B. CRAGG, Academic Press, New York.
- FORSBERGH, E.D., 1963. Some relationships of meteorological, hydrographical and biological variables in the Gulf of Panama. *Bull. inter-Am. trop. Tuna Commn*, 7 (1) : 1-109.
- GILLBRICHT, M., 1952. Untersuchungen zur Produktionsbiologie des Planktons in der Kieler Bucht. I. *Kieler Meeresforsch.*, 8 : 173-191.
- GOSTAN, J. et P. NIVAL, 1967. Relations entre la distribution des phosphates minéraux dissous et la répartition des pigments dans les eaux superficielles du Golfe de Gènes. *Cah. océanogr.*, 19 (1) : 41-52.
- HUMPHREY, G.F., 1960. The concentration of plankton pigments in Australian waters. *Tech. Pap. Div. Fish. Oceanogr. C.S.I.R.O. Aust.*, 9 : 1-27.
- HUMPHREY, G.F. and M. WOOTON, 1966. Comparison of the techniques used in the determination of phytoplankton pigments. In : *Determination of photosynthetic pigments in sea-water*, pp. 37-63. UNESCO, Paris.
- IBANEZ, F. et S. DALLOT, 1969. Etude du cycle annuel des Chaetognathes planctoniques de la rade de Villefranche par la méthode d'analyse des composantes principales. *Mar. Biol.*, 3 (1) : 11-17.
- JACQUES, G., 1967. Etude du plancton de la région de Banyuls. Influence du volume de sédimentation sur la précision de la méthode d'Utermöhl. *Rapp. P-v Réun. Commn int. Explor. sci. Mer Méditer.*, 19 (3) : 391-392.
- JACQUES, G., 1967. Etude du plancton de la région de Banyuls-sur-Mer. Variations saisonnières des pigments chlorophylliens de la couche superficielle (Point côtier, août 1965 - août 1966). *Rapp. P-v Réun. Commn int. Explor. sci. Mer Méditer.*, 19 (3) : 557-559.
- JACQUES, G., 1968. Floraison « printanière » du phytoplancton à Banyuls (Golfe du Lion) en 1968. *Rapp. P-v Réun. Commn int. Explor. sci. Mer Méditer.*, sous presse.

- JACQUES, G., 1968. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (golfe du Lion). II. Cycle des Flagellés nanoplanctoniques (juin 1965 - juin 1967). *Vie Milieu*, 19 (1-B) : 17-34.
- JACQUES, G., 1969. Aspects quantitatifs du phytoplancton de Banyuls-sur-Mer (golfe du Lion). III. Diatomées et Dinoflagellés de juin 1965 à juin 1968. *Vie Milieu*, 20 (1-B) : 91-126.
- JACQUES, G., 1970. Sur les concepts de production et de productivité (exemples au niveau du phytoplancton). *Vie Milieu*, 21 (2-B).
- KETCHUM, B.H., 1967. Phytoplankton nutrients in estuaries. In; Estuaries : 329-335. Ed. by Amer. Ass. Advmt Sci.
- KETCHUM, B.H., J.H. RYTHER, C.S. YENTSCH and N.P. CORWIN, 1958. Environmental conditions for primary production. 1. Productivity in relation to nutrients. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 144 : 132-140.
- KOZLOVSKY, D.G., 1968. A critical evaluation of the trophic level concept. I. Ecological efficiencies. *Ecology*, 49 (1) : 48-59.
- LANDAIS, J., 1955. Mesure du coefficient d'extinction de l'eau de la Méditerranée dans la région de Banyuls. *Vie Milieu*, 6 (2) : 210-224.
- LINDEMAN, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23 : 399-418.
- LOHMANN, H., 1908. Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresuntersuch.*, 10 : 131-370.
- MCALLISTER, C.D., T.R. PARSONS, K. STEPHENS and J.D.H. STRICKLAND, 1961. Measurements of primary production in coastal sea water using a large volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, 6 (3) : 237-258.
- McFADYEN, A., 1948. The meaning of productivity in biological systems. *J. Anim. Ecol.*, 17 : 75-80.
- MARGALEF, R., 1961. Communication of structure in planktonic populations. *Limnol. Oceanogr.*, 6 : 124-128.
- MARGALEF, R., 1961. Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations du phytoplancton. *Hydrobiologia*, 18 : 155-164.
- MARGALEF, R., 1963. El ecosistema pelagico de un area costera del Mediterraneo occidental. *Mems R. Acad. Cienc. Artes, Barcelona*, 35 (1) : 1-48.
- MARGALEF, R., 1965. Ecological correlations and the relationship between primary productivity and community structure. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 18 supp. : 355-364.
- MARGALEF, R., 1966. Analisis y valor indicador de las comunidades de fitoplancton mediterraneo. *Investigación pesq.*, 30 (3) : 429-482.
- MARGALEF, R., 1967. El ecosistema. In : *Ecologia marina* : 377-453. Ed. by Fundacion la Salle de Ciencias naturales, monografia 14, Caracas.
- MARGALEF, R., 1967. Ritmos, fluctuaciones y sucesion. In : *Ecologia marina* : 454-492. Ed. by Fundacion la Salla de Ciencias naturales, monografia 14, Caracas.

- MARGALEF, R., 1967. Correlaciones entre parametros oceanograficos del Caribe. *Investigación pesq.*, 31 (1) : 1-15.
- MARGALEF, R., 1969. Composición específica del fitoplancton de la costa catalano-levantina (Mediterráneo occidental) en 1962-1967. *Investigación pesq.*, 33 (1) : 345-380.
- MARGALEF, R., y A. BALLESTER, 1967. Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana, de junio de 1965 a junio de 1966. *Investigación pesq.*, 31 (1) : 165-182.
- MARGALEF, R., y J. CASTELLVI, 1967. Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana, de julio de 1966 a julio de 1967. *Investigación pesq.*, 31 (3) : 491-502.
- MARGALEF, R., y F. GONZALEZ BERNALDEZ, 1969. Grupos de especies asociadas en el fitoplancton del mar Caribe (NE de Venezuela). *Investigación pesq.*, 33 (1) : 287-312.
- MINAS, H.J., 1968. Recherches sur la production organique primaire dans le bassin méditerranéen nord-occidental. Rapports avec les phénomènes hydrologiques. *Thèse Doc., Fac. Sci. Univ. Aix-Marseille*, 228 p.
- MINAS, H.J., 1968. A propos d'une remontée d'eaux « profondes » dans les parages du golfe de Marseille. *Cah. océanogr.*, 20 (8) : 647-674.
- MURPHY, J. and J.P. RILEY, 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica chim. Acta*, 27 : 31-36.
- NORDLI, E., 1957. Experimental studies on the ecology of *Ceratia*. *Oikos*, 8 (2) : 200-265.
- ODUM, H.T., and R. PINKERTON, 1955. Time's speed regulator : the optimum efficiencies for maximum power output in physical and biological systems. *Am. Scient.*, 43 : 331-343.
- PAASCHE, E., 1960. On the relationship between primary production and standing stock of phytoplankton. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 26 (1) : 33-48.
- PATTEN, B.C., 1959. An introduction to the cybernetics of the ecosystem : the trophic-dynamic aspect. *Ecology*, 40 : 221-231.
- PATTEN, B.C., 1968. Mathematical models of plankton production. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 53 (3) : 357-408.
- RODHE, W., 1958. Primärproduktion und Seetypen. *Verh. int. Verein. angew. Limnol.*, 13 : 121-141.
- RODHE, W., 1965. Standard correlations between pelagic photosynthesis and light. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 18 suppl. : 365-381.
- RODHE, W., R.A. WOLLENWEIDER and A. NAUWERK, 1958. The primary production and standing crop of phytoplankton. In : Perspectives in marine biology, pp. 299-322. Ed. by A.A. BUZZATI-TRAVERSO, Univ. Calif. Press, Los Angeles.
- RYTHER, J.H. and C.S. YENTSCH, 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. Oceanogr.*, 2 (3) : 281-286.

- SMAYDA, T.J., 1963. A quantitative analysis of the phytoplankton of the gulf of Panama. I. Results of the regional phytoplankton surveys during July and November 1957 and March 1958. *Bull. inter-Am. trop. Tuna Commn*, 7 (3) : 193-253.
- SMAYDA, T.J., 1965. A quantitative analysis of the phytoplankton of the gulf of Panama. II. On the relationship between C<sup>14</sup> assimilation and the Diatom standing crop. *Bull. inter-Am. trop. Tuna Commn*, 9 (7) : 467-531.
- SOURNIA, A., 1968. Recherches sur le phytoplancton et la production primaire dans le canal de Mozambique. Thèse Doc., Fac. Sci. Univ. Paris, 76 pp.
- SOURNIA, A., 1968. Variations saisonnières et nycthémerales du phytoplancton et de la production primaire dans une baie tropicale, à Nosy-Bé (Madagascar). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 53 (1) : 1-76.
- STEELE, J.H., 1964. A study of production in the Gulf of Mexico. *J. mar. Res.*, 22 : 211-222.
- STEELE, J.H. and I.E. BAIRD, 1961. Relations between primary production, chlorophyll and particulate carbon. *Limnol. Oceanogr.*, 6 (1) : 68-78.
- STEEMANN-NIELSEN, E., 1964. Recent advances in measuring and understanding primary production. *J. Ecol.*, 52 suppl. : 119-130.
- STEEMANN-NIELSEN, E., 1964. Investigations of the rate of primary productivity at two Danish light ships in the transition area between the North sea and the Baltic. *Meddr. Kommn Danm. Fisk. -og Havunders.*, 4 (3) : 31-77.
- STEEMANN-NIELSEN, E., 1965. On the determination of the activity in <sup>14</sup>C ampoules for measuring primary production. *Limnol. Oceanogr.*, 10, suppl. : 247-252.
- STEEMANN-NIELSEN, E. and V.K. HANSEN, 1959. Light adaptation in marine phytoplanktonic populations and the interrelation with temperature. *Physiologia Pl.*, 12 (2) : 353-370.
- STEEMANN-NIELSEN and A. JENSEN, 1957. Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea rep.*, 1 : 49-136.
- STRICKLAND, J.D.H., 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 122 : 172 p.
- STRICKLAND, J.D.H. and T.R. PARSONS, 1968. A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 167 : 311 p.
- TALLING, J.F., 1957. The phytoplanktonic population as a compound photosynthetic system. *New Phytol.*, 56 : 133-149.
- TALLING, J.F., 1965. Comparative problems of phytoplanktonic production and photosynthetic productivity in a tropical and a temperate lake. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 18 suppl. : 399-424.
- TRAVERS, A., 1962. Recherches sur le phytoplancton du Golfe de Marseille. I. Etude qualitative des Diatomées et des Dinoflagellés du Golfe de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 41 : 7-69.
- TRAVERS, A., 1965. Microplancton récolté en un point fixe de la Mer Ligure (Bouée-laboratoire du Comexo) pendant l'année 1964. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 55 : 11-50.

- TRAVERS, M., 1962. Recherches sur le phytoplancton du Golfe de Marseille. II. Etude quantitative des populations phytoplanctoniques du Golfe de Marseille. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, 41 : 70-139.
- UNESCO, 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea-water. *Monographs Oceanogr. Method. UNESCO*, 1 : 69 p.
- VATOVA, A., 1961. Primary production in the high Venice lagoon. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 26 (2) : 148-155.
- VINBERG, G.G., 1960. The primary production of bodies of water. *Inst. biol. Acad. Sci. Byelorussian, SSR, Minsk*. Translated by US At. energ. Commn AEC-tr-5692 : 601 p.
- VOLLENWEIDER, R.A., 1961. Photometric studies in inland waters. Relations existing in the spectral extinction of light in water. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.*, 13 : 87-113.
- YENTSCH, C.S., 1962. Marine plankton. In : Physiology and biochemistry of algae, pp. 771-796. Ed. by LEWIN, Academic Press, New York.
- YENTSCH, C.S., 1963. Primary production. *Oceanogra. mar. Biol.*, 1 : 157-175.
- YENTSCH, C.S., 1967. The measurements of chloroplastic pigments—thirty years of progress ? In : Chemical environment in aquatic habitat, pp. 255-272. Ed. by H.L. GOLTERMAN and R.S. CLYMO, N.V. noord Hollandsche Vitgevers Maatschappij, Amsterdam.
- YENTSCH, C.S. and R.F. VACCARO, 1958. Phytoplankton nitrogen in the oceans. *Limnol. Oceanogr.*, 3 (4) : 443-448.

Reçu le 17 novembre 1969.