

DOSAGES D'ATP PLANCTONIQUE DANS TROIS MILIEUX AQUATIQUES DIFFERENTS : COMPARAISONS AVEC LES ESTIMATIONS PIGMENTAIRES ET MICROSCOPIQUES DU PHYTOPLANCTON

Ki-Tai KIM⁽¹⁾ et Marc TRAVERS⁽²⁾

(1) Marine Science Institute, Yeungnam University, 712-749 Gyongsan, Republic of Korea

(2) C.O.M., Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France

ABSTRACT : From July 1977 to December 1978, measurements of ATP (enzymatic method of Holm-Hansen modified by Laborde) were made in Mediterranean water (Carry-le-Rouet and gulf of Fos), in two eutrophic brackish lakes (Etang de Berre and Etang de Vaine) and in fresh waters of four river outlets (Touloubre, Durance, Durançole and Arc).

The variations of the ATP level and its spatiotemporal distribution were studied and related to phytoplankton evaluations. The weighted average values of the ATP concentration and of the ratios of chlorophyll *a* to ATP are respectively as follows : Etang de Berre : 487 ng·l⁻¹ and 51 ; Etang de Vaine : 1462 and 25 ; Touloubre : 108 and 50 ; Durance : 65 and 170 ; Durançole : 48 and 49 ; Arc : 166 and 62 ; Gulf of Fos : 429 and 15.5 ; seawater off Carry-le-Rouet : 84 and 11. The variations of ATP concentration were closely related to those of chlorophyll *a* and phytoplankton blooms only in marine waters.

RESUME : De juillet 1977 à décembre 1978, des mesures d'ATP (méthode enzymatique de Holm-Hansen modifiée par Laborde) ont été effectuées dans des eaux marines méditerranéennes (parages de Carry-le-Rouet et Golfe de Fos), dans des eaux saumâtres eutrophisées (Etang de Berre et Etang de Vaine) et dans des eaux douces au débouché de quatre rivières (Touloubre, Durance, Durançole et Arc).

Les variations des teneurs en ATP et leurs distributions verticales et saisonnières ont été étudiées en fonction de plusieurs paramètres hydrologiques et biologiques. Les moyennes pondérées des teneurs en ATP et du rapport chlorophylle *a* / ATP sont respectivement et pour chaque lieu : Etang de Berre : 487 ng·l⁻¹ et 51 ; Etang de Vaine : 1462 ng·l⁻¹ et 25 ; Touloubre : 108 ng·l⁻¹ et 50 ; Durance : 65 ng·l⁻¹ et 170 ; Durançole : 48 ng·l⁻¹ et 49 ; Arc : 166 ng·l⁻¹ et 62 ; Golfe de Fos : 429 ng·l⁻¹ et 15,5 ; parages de Carry-le-Rouet : 84 ng·l⁻¹ et 11. Les variations des teneurs en ATP sont étroitement corrélées à celles de la chlorophylle *a* et aux poussées phytoplanctoniques en mer.

Introduction

Dans le cadre d'une étude générale du phytoplancton de l'étang de Berre et des milieux aquatiques contigus, ont été étudiés non seulement la composition spécifique, mais aussi l'abondance du phytoplancton, évaluée d'une part par dosage de pigments, d'autre part à partir de dénombrements et mesures effectuées selon la méthode d'Utermöhl, densité des populations, surfaces et volumes cellulaires, volumes plasmiques (Kim, 1980; Kim et Travers, 1984,

1995 a, 1995 b; Travers et Kim, 1985, 1988).

Pour tenter une estimation de l'activité du phytoplancton et compléter les résultats obtenus grâce à l'étude de ces paramètres, il paraissait utile de doser aussi l'ATP phytoplanctonique. Il n'est cependant pas facile de séparer le phytoplancton des autres éléments vivants du seston et les données concernent plutôt tout le plancton présent dans les échantillons.

Les nucléotides de type adénylique (Adénosine-5'-triphosphate : ATP ; Adénosine-5'-diphosphate

: ADP ; Adénosine-5'-monophosphate : AMP) possèdent la majorité des liaisons riches en énergie dans les organismes vivants.

L'ATP peut être considéré comme le principal accumulateur d'énergie grâce à ses trois liaisons phosphates. Il permet le fonctionnement d'un grand nombre de réactions métaboliques endothermiques en fournissant l'énergie nécessaire à leur réalisation.

Dans le domaine marin, on a commencé à partir de 1966 à faire des dosages d'ATP en cultivant du phytoplancton ou des bactéries : Holm-Hansen *et al.*, 1966 ; Hamilton et Holm-Hansen, 1967 ; Holm-Hansen, 1970 ; Berland *et al.*, 1970 et 1972 ; Champiat, 1976 ; Shoaf et Lium, 1976 ; Falkowski, 1977 ; Sakshaug et Holm-Hansen, 1977 ; Clark *et al.*, 1978 etc.

Il est apparu de plus en plus indispensable d'adapter les méthodes '*in situ*'. C'est en Californie qu'ont été effectués les premiers travaux sur l'analyse d'ATP des microorganismes marins du milieu naturel et de nombreuses publications ont suivi concernant cette région : Holm-Hansen et Booth (1966), côte de Californie ; Holm-Hansen (1969), côte sud de Californie ; Holm-Hansen et Paerl (1972), zone sud du lac Tahoe en Californie ; Jassby (1975), lac Castle en Californie ; Devol *et al.* (1976), dôme de Costa Rica ; Paerl *et al.* (1976), lac Tahoe en Californie ; Sutcliffe *et al.* (1976), bassin de Bedford (Nouvelle Ecosse) et jetée de la Scripps (Californie) ; Karl et Holm-Hansen (1978), golfe de Californie (33° 15'N, 117° 41'W), etc. De plus, l'analyse d'ATP zooplanctonique a été alors ajoutée par Traganza et Granham (1977) dans la région de Monterey en Californie.

Mais d'autres régions de l'océan mondial ont également été étudiées à ce point de vue, par : Sutcliffe *et al.* (1970), Durbin *et al.* (1975), dans l'Atlantique nord-ouest ; Fiala et Jacques (1974), le long des côtes nord-ouest d'Afrique ; Grall *et al.* (1974), littoral du Sud du Maroc et îles Canaries, et Herbland et Pagès (1975), dôme de Guinée, pour les milieux africains ; Champiat et Larpend (1978), lac Pavin en France ; Riemann

(1978 a, 1978 b, 1978 c), quatre lacs eutrophes dans la région centrale de Jutland au Danemark. Ansell (1977) a analysé l'ATP sur les mollusques bivalves marins dans la région côtière de l'Ecosse occidentale.

Quant à la Méditerranée nord-occidentale, elle a très vite fait l'objet de recherches dans ce domaine : Daumas et Fiala (1969), golfe de Marseille ; Laborde (1972), environ 60 milles au large de la Ciotat avec la bouée-laboratoire CNEXO ; Romano (1975) et Benon *et al.* (1977), dans le golfe de Fos ; le groupe EPOPEM (Anonyme, 1979), secteur de Cortiou, près de Marseille. Cependant, aucune étude concernant l'ATP dans l'étang de Berre n'avait encore été faite avant les présents travaux.

Enfin, Holm-Hansen (1970) et Daumas (1973) ont publié des travaux dans lesquels ils analysent les relations entre l'ATP et la biomasse des microorganismes marins (chlorophylle *a* et carbone organique).

Emplacement des stations (Figure 1)

L'étang de Berre se situe à une quarantaine de km de Marseille. C'est une cuvette peu profonde (maximum voisin de 10 m) presque isolée de la Méditerranée. Sa superficie est d'environ 155 km² (longueur de son grand axe, du fond de la baie de Saint-Chamas à la Mède : 20 km environ ; largeur minimum, entre les stations V et VII : 6 km environ). Le volume d'eau qu'il contient est voisin de 900 · 10⁶ m³. Le canal de Caronte, aux extrémités duquel ont été placées les stations 1 et 2, relie l'étang de Berre à la mer (Golfe de Fos). Ce chenal, long de 6 km environ, est maintenu par dragage à une profondeur d'au moins 9 m sur toute sa longueur.

La superficie de l'étang de Vaine, dont les stations ont été numérotées 8, 9 et 10, est d'à peu près 25 km² et sa profondeur oscille entre 3 et 5 m. Le haut fond limitant les étangs de Berre et de Vaine ne dépasse pas 2 m.

Les quatre cours d'eau afférents (Touloubre, Durance, Durançole et Arc : stations 4, 5, 6 et 7),

débouchent tous au NE de l'étang de Berre, tous les 5 km environ.

La station II a été placée dans le Golfe de Fos, à seulement 500 m environ de l'entrée de la rade de Port-de-Bouc, débouché du canal de Caronte.

La station I située au large de Carry-le-

Rouet, a été choisie comme témoin du milieu marin peu ou pas perturbé.

Les emplacements de toutes les stations régulièrement occupées sont indiqués sur la Figure 1, et leurs coordonnées précisées dans un article antérieur (Kim et Travers, 1990).

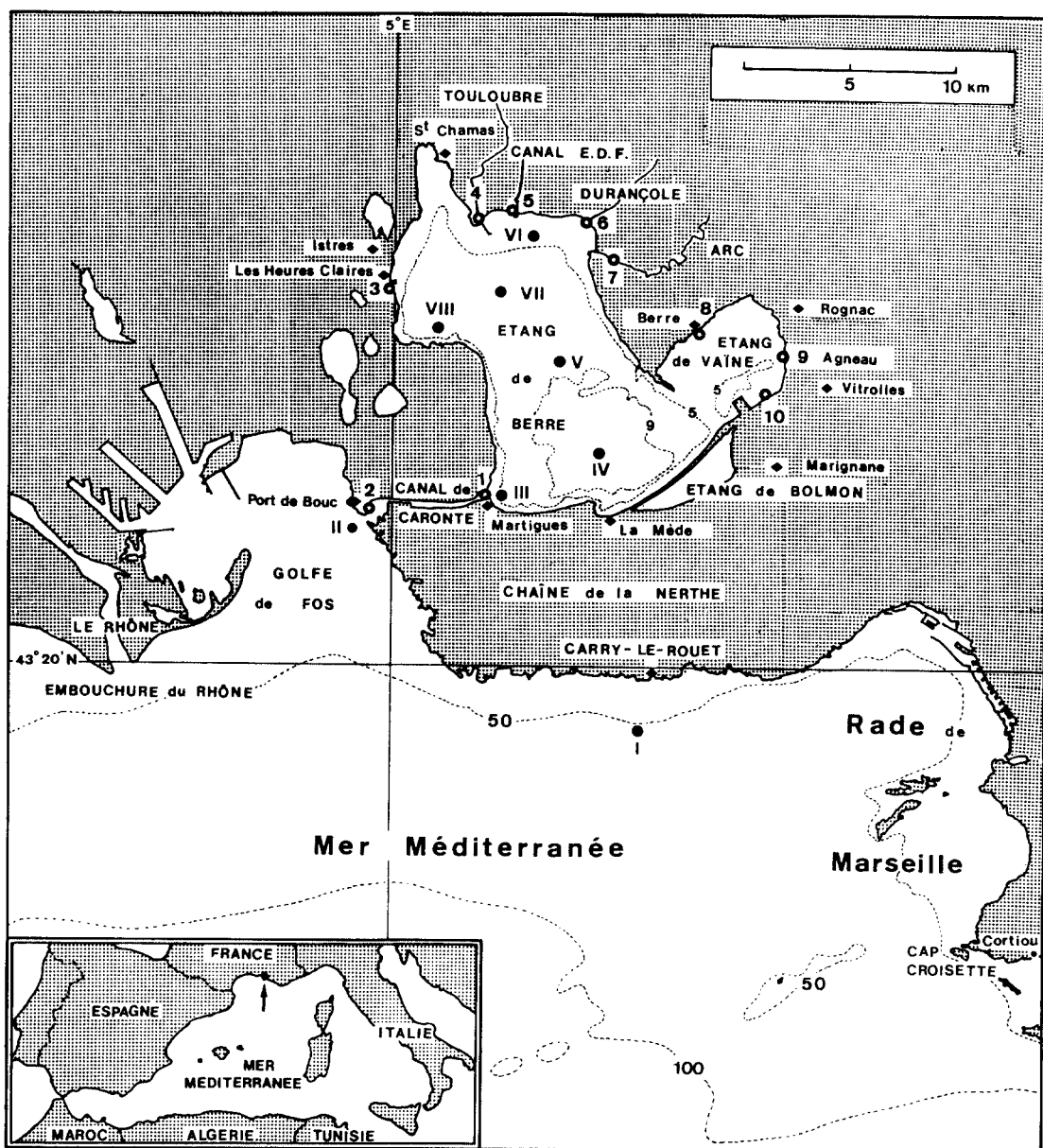


Figure 1. Emplacement des stations de prélèvements. Bathymétrie, d'après la carte 2474 du Service Hydrographique et Océanographique de la Marine Française.

Méthodes d'étude

Les prélèvements d'eau ont été réalisés à l'aide de bouteilles à renversement de type Mécaboliér, en matière plastique neutre (chlorure de polyvinyle) et d'une contenance de 2 l. A 0 m, on a prélevé avec un seau en plastique d'une contenance de 10 l.

Pour les eaux saumâtres (étangs de Berre et de Vaïne ; surface du golfe de Fos), les volumes filtrés varient de 50 à 200 ml (généralement 100 ml). Pour les eaux douces, la filtration a porté sur 50 à 500 ml pour la Touloubre ; 50 à 100 ml pour la Durance ; 100 à 200 ml pour l'Arc et presque toujours 500 ml pour la Durançole. En ce qui concerne le milieu marin (Carry-le-Rouet et golfe de Fos à 4 et 7 m) la plupart des échantillons avaient un volume de 500 ml (cf. Sutcliffe *et al.*, 1976).

Les prélèvements d'eau destinés à des études au laboratoire ont été provisoirement conservés à basse température (plus ou moins basse selon le procédé employé) pendant 2 à 4 heures (stations 1-10) ou pendant 5 à 10 heures (stations I - VIII).

Des membranes Sartorius en acétate de cellulose, de 0,45 μm de porosité et 47 mm de diamètre ont été utilisées pour cette filtration. L'extraction est réalisée dans un tube à essai de 20 ml contenant 5 ml de tris bouillant (0,02 M ; pH : 7,75), pendant 5 min, selon la méthode de Holm-Hansen et Booth (1966), modifiée par Laborde (1972). Les extraits sont immédiatement placés dans un congélateur à -20°C jusqu'à leur traitement. Les dosages sont effectués à l'aide d'un appareil Pico-ATP (marque Jobin et Yvon). Le mélange de l'ATP et du complexe enzymatique luciférine-luciférase des post-abdomens de vers lumineux (*Photinus pyralis*) produit un éclair lumineux instantané. L'intensité de celui-ci est proportionnelle à la concentration en ATP. Cette méthode a été décrite par plusieurs auteurs : Strehler et Totter (1952), Strehler et Mc Elroy (1957), Daumas et Fiala (1969) et Laborde (1972).

La mesure de chaque échantillon est effectuée

en triple pour obtenir un résultat fiable. Le calcul du taux d'ATP est réalisé par comparaison avec des valeurs d'étalonnage, qui ont été préparées pour les concentrations de 10^7 , 10^8 et 10^9 moles d'ATP.

L'ATP du plancton de l'étang de Berre

Les dix-huit mois de dosages de l'ATP dans l'étang de Berre ont permis de tracer la Figure 2. Elle montre des variations très importantes des teneurs, avec des variations saisonnières, surtout nettes en 1978, qui sont observées de manière identique dans toutes les stations.

Malgré la variabilité importante de la répartition, on peut estimer que l'ATP est en moyenne moins abondant à 7 m qu'il ne l'est dans les eaux susjacentes.

Il n'est pas possible d'observer entre les stations un gradient comparable à celui qui a été décelé pour d'autres paramètres. Leur richesse relative en ATP varie mais évolue de façon relativement similaire dans tous les secteurs. Les moyennes pondérées des stations VII et IV, 483 et 489 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$ respectivement, renforcent cette opinion sur l'uniformité de la répartition horizontale.

Elle peuvent aussi être comparées aux moyennes générales des stations 3 et 1 : respectivement 495 et 590 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$.

La Figure 3A permet de comparer l'évolution de la teneur en ATP de ces deux stations et de constater qu'il n'y a aucune supériorité manifeste des teneurs de la station 1. Quant aux variations des deux graphiques, tantôt elles concordent, tantôt elles divergent mais sans s'éloigner énormément.

Elles ressemblent un peu plus à celles de la chlorophylle *a* qu'on ne l'a constaté pour les stations précédemment envisagées mais une étude précise apporte encore des désillusions (Kim et Travers, 1995 b).

Les teneurs et les variations de la station 2, dont la moyenne pondérée s'élève à 482 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$, sont remarquablement proches de celles de la station 1, située à l'autre extrémité du chenal de Caronte.

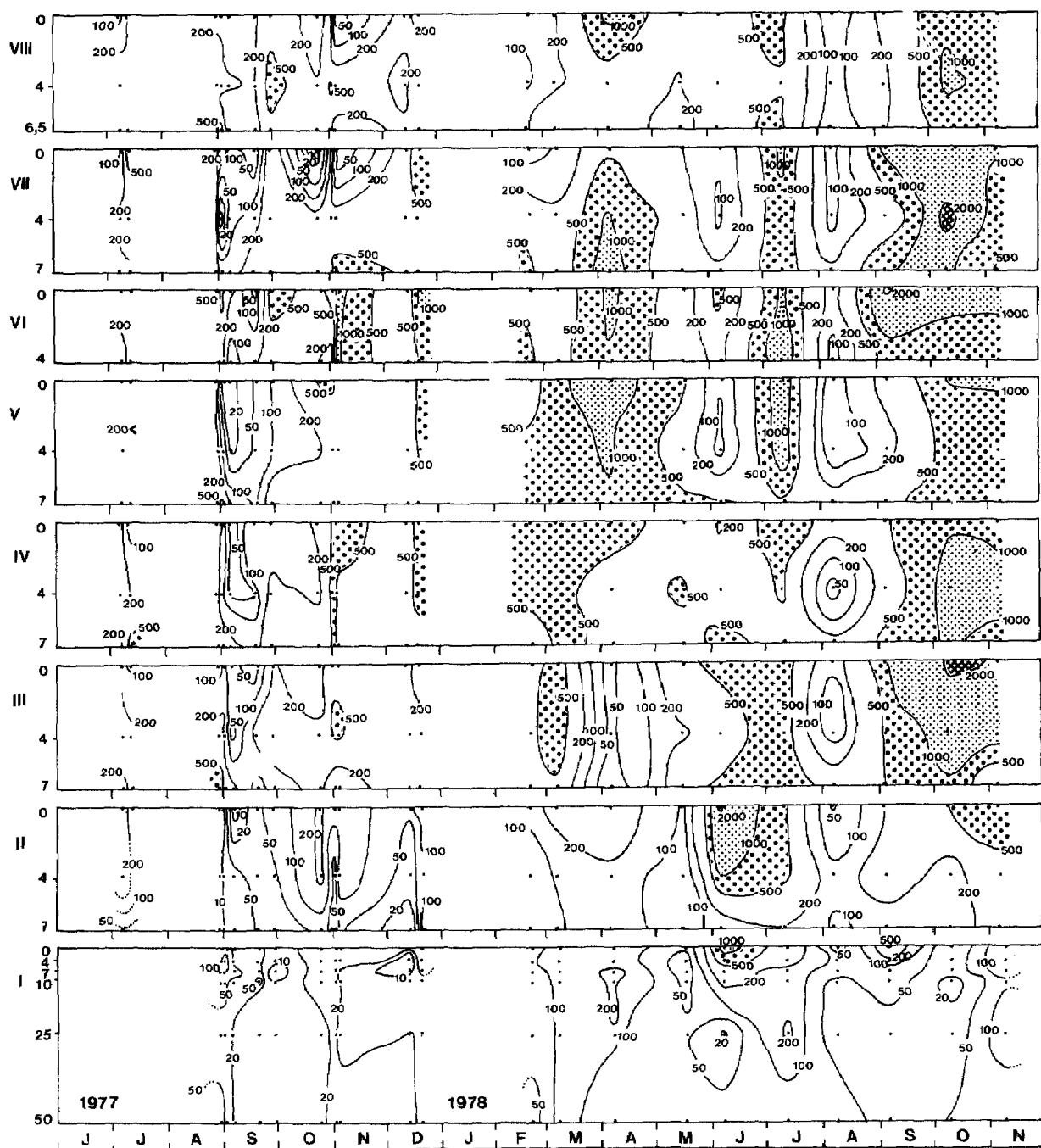


Figure 2. Evolution annuelle de la teneur en ATP aux stations VII-I au cours de l'année 1977 (2^e semestre)-1978 (II n'a pas été jugé possible d'interpoler pendant la période séparant les sorties en juillet-août 1977, puis de décembre 1977-février 1978).

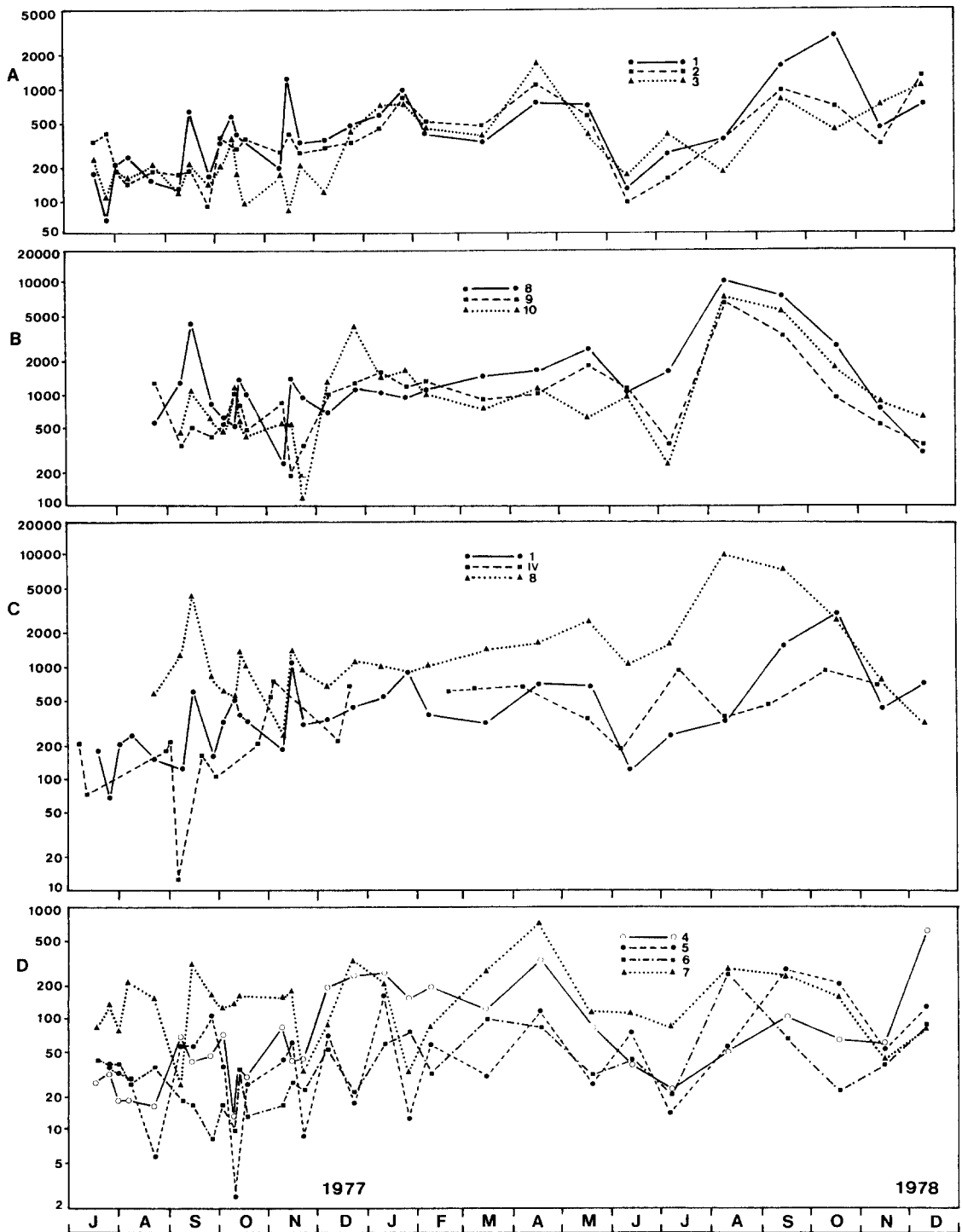


Figure 3. Evolution annuelle de la teneur en ATP($\text{ng}\cdot\text{l}^{-1}$) de surface au cours des années 1977 (2^e semestre) et 1978 aux stations : 1, 2 et 3 (A) ; 8, 9 et 10 (B) ; 1, IV et 8 (C) ; 4, 5, 6 et 7 (D).

L'ATP du plancton de l'étang de Vaïne

Les teneurs en ATP du plancton de l'étang de Vaïne sont en toute saison sensiblement plus élevées que celles de l'étang de Berre (Figure 3C). Les moyennes calculées pour les stations 8, 9 et 10 s'élevèrent en effet à 1985, 1336 et 1675 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$, soit 3 ou 4 fois plus que dans l'étang voisin. Dans les trois stations, les maximums atteignent aussi des valeurs très supérieures à celles constatées auparavant, jusqu'à plus de 10 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ à la station 8. On constate d'ailleurs, comme avec les autres paramètres, que cette station 8 est la plus riche de toutes celles qui ont été étudiées.

La Figure 3B montre que l'évolution des teneurs en ATP est à peu près la même dans les trois stations, malgré de nombreuses petites divergences. La ressemblance de ces variations temporelles avec celles de la chlorophylle *a* est relativement bonne.

L'ATP du plancton des eaux douces

Les eaux des affluents de l'étang de Berre contiennent beaucoup moins d'ATP que celles de ce dernier et, a fortiori, celles de l'étang de Vaïne. Les moyennes de leurs teneurs sont en effet de 192 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$ dans l'Arc, 135 dans la Touloubre, 73 dans la Durance et 56 dans la Durançole. Il est curieux de constater que ce classement est le même que celui qui a été établi pour les teneurs en phéopigments (Kim et Travers, 1995 b). En ce qui concerne les concentrations respectives de la Durance et de la Touloubre, on aurait pu s'attendre davantage à ce qu'elles se conforment aux teneurs en chlorophylle *a* qu'aux teneurs en phéopigments et l'on retrouve un peu le même problème que celui posé par les relations ATP-chlorophylle *a* dans l'étang de Berre.

En revanche, les classements de l'Arc et de la Durançole sont bien conformes à leurs richesses respectives en phytoplancton.

En ce qui concerne la Durance, on peut supposer qu'une partie de l'ATP des organismes s'est trouvée détruite lors du passage dans la

turbine, par suite des chocs subis contre des particules sestoniques abondantes.

Les variations saisonnières de la teneur en ATP des quatre cours d'eau (Figure 3D) semblent toutes présenter plus ou moins nettement un maximum au printemps et un autre en fin d'été, suivi d'une diminution, puis d'un nouveau regain.

L'ATP du plancton des eaux marines

A l'inverse de la plupart des cas précédents, il existe aux stations I et II une très bonne coïncidence entre les schémas de distribution des teneurs en ATP et celles des paramètres tels que les densités de populations, surfaces cellulaires, biovolumes, et teneurs en chlorophylle *a*.

On retrouve, en effet, sensiblement les mêmes variations saisonnières et les mêmes gradients verticaux. Les valeurs maximales, superficielles, dépassant légèrement 2 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ à la station II et 1 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ à la station I, sont directement liées à des blooms d'espèces dulçaquicoles.

La moyenne pondérée de la station II vaut 279 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$, soit près de deux fois moins que celles de l'étang de Berre ou du chenal de Caronte, et celle de la station I ne s'élève qu'à 84 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$, donc encore presque 3 fois moins.

Les gammes de valeurs mesurées par Daumas et Fiala (1969) dans le golfe de Marseille et par Benon *et al.* (1976) dans le golfe de Fos s'accordent bien avec les résultats obtenus respectivement à la station I et à la station II.

On peut encore comparer les résultats exposés à ceux obtenus dans des régions marines plus éloignées.

Sutcliffe *et al.* (1970) ont mesuré aux niveaux de 0 et 25 m dans l'Atlantique nord-ouest (19° à 44° N) des valeurs de l'ordre de 150 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$, avec la valeur maximale de 500 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$ environ. Fiala et Jacques (1974) ont mesuré, entre 0 et 75 m, sur les côtes nord-occidentales d'Afrique, des valeurs de 500 à 3000 $\text{ng} \cdot \text{l}^{-1}$ environ, Grall *et al.* (1974), entre 0 et 75 m, le long du littoral atlantique du Sud marocain et des Iles Canaries, des

valeurs de l'ordre de 100 à 500 $\text{ng}\cdot\text{l}^{-1}$, Herbland et Pagès (1975), entre 0 et 120 m dans le Dôme de Guinée, des valeurs de 15 à 540 $\text{ng}\cdot\text{l}^{-1}$.

Différentes valeurs mesurées par des auteurs américains sont encore présentées dans le tableau ci-dessous :

de ces deux composés biologiques consiste à calculer pour chaque prélèvement le rapport des deux valeurs mesurées, par exemple le rapport chl *a* / ATP. En effet, logiquement, la présence ou l'absence d'une corrélation linéaire positive entre ATP et chlorophylle *a* doit respec-

Région	profondeur en m	valeur ($\text{ng}\cdot\text{l}^{-1}$)	Auteurs
32° 37'N, 117° 21.8'W (Côtes de Californie)	10 - 30	126 - 357	Holm-Hansen et Booth, 1966
Côtes sud de Californie	0 - 100	40 - 70	Holm-Hansen, 1969
Baie de Narragansett U.S.A	surface	540 - 2250	Durbin <i>et al.</i> , 1975
Dôme de Costa Rica	100	30	Devol <i>et al.</i> , 1976
Bassin de Bedford, Nouvelle Ecosse	surface	150 - 700	Sutcliffe <i>et al.</i> , 1976
Jetée de la Scripps, Californie	surface	500	Karl et Holm-Hansen, 1978
Golfe de Californie, 5 km au large	0 - 20	600 - 1000	
Golfe de Californie, 100 km au large	0 - 100	100 - 150	

Les valeurs d'ATP varient donc beaucoup selon les milieux : eaux du large, côtes, golfe ou baie. Elles dépendent aussi de la profondeur. Les valeurs d'ATP mesurées à la côte ou dans un golfe sont nettement plus fortes que celles mesurées au large.

Relations entre l'ATP et les autres paramètres biologiques

Relations ATP-Chlorophylle *a*

A propos de chacun des milieux successivement passés en revue ci-dessus, on a pu voir que les relations entre les teneurs en ATP et en chlorophylle *a* sont extrêmement variables, puisqu'elles vont de relations franchement inverses dans l'étang de Berre à des relations directes, en principe plus normales, dans les eaux marines.

Une bonne façon de comparer efficacement les variations dans le temps et l'espace des teneurs

tivement correspondre à la constance ou à la variabilité du rapport de leurs valeurs. Ce rapport doit normalement présenter dans le phytoplancton une valeur comprise entre 1 et 10, plutôt basse si les conditions sont favorables, plus élevées si certains facteurs, notamment nutritifs, sont limitants, et voisine de 4 à 5 dans des conditions moyennes (Steele et Baird, 1962 ; Hamilton et Holm-Hansen, 1967 ; Laborde, 1972 ; Grall *et al.*, 1974 ; Paerl et Williams, 1976).

La valeur de ce rapport a été calculée pour tous les échantillons de toutes les stations pendant 18 mois. Les résultats ont donné lieu à la construction des Figures 4 et 5.

La Figure 4 montre que le rapport présente dans l'étang de Berre de très importantes variations temporelles, de valeurs parfois inférieures à 5 jusqu'à des maximums dépassant parfois 200 (en septembre 1977 et août 1978 dans presque toutes les stations). L'amplitude de variation des teneurs en ATP mesurées étant

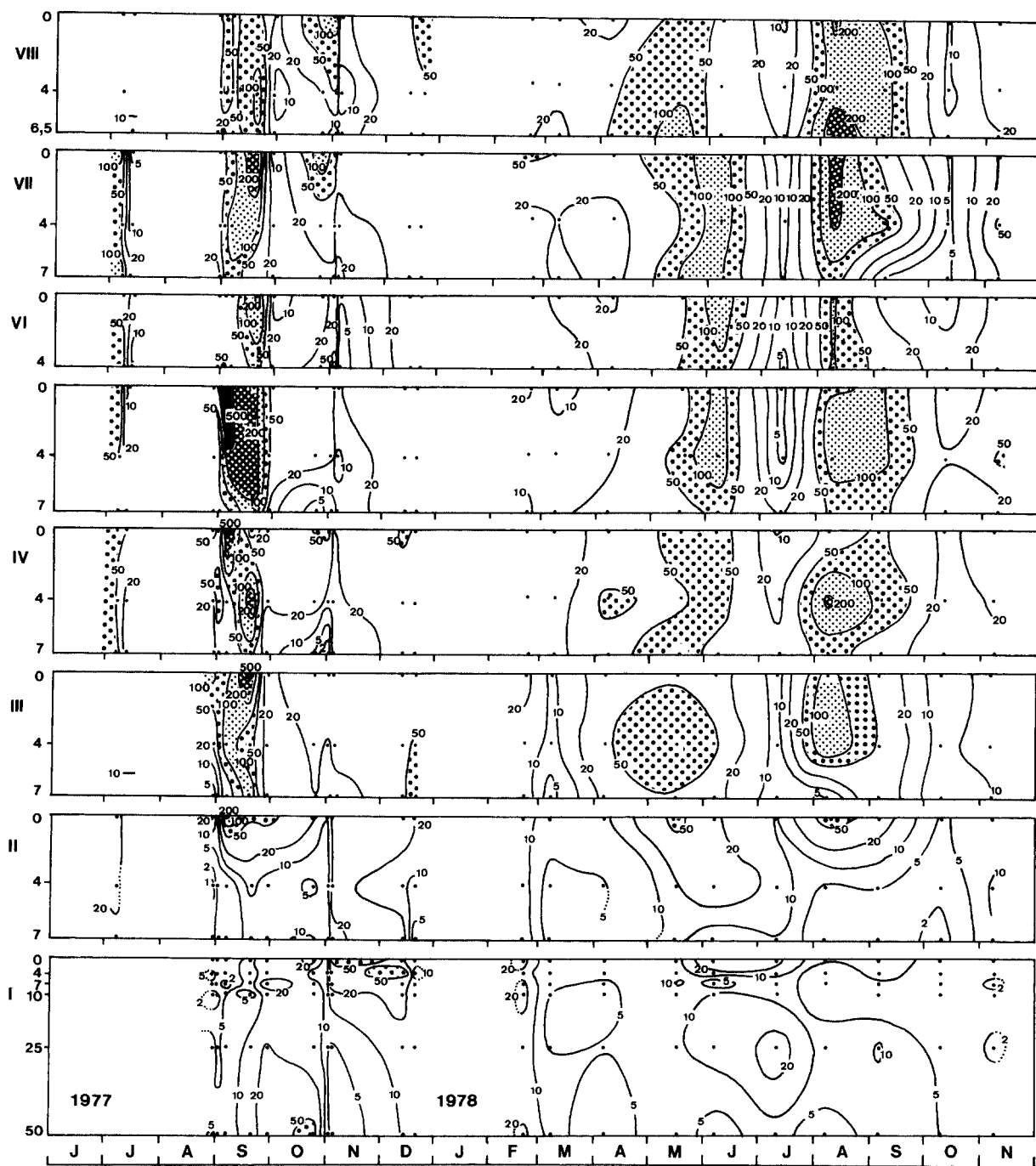


Figure 4. Evolution annuelle de la valeur du rapport chlorophylle *a* / ATP aux stations VIII-1 au cours des années 1977 (2^e semestre) et 1978.

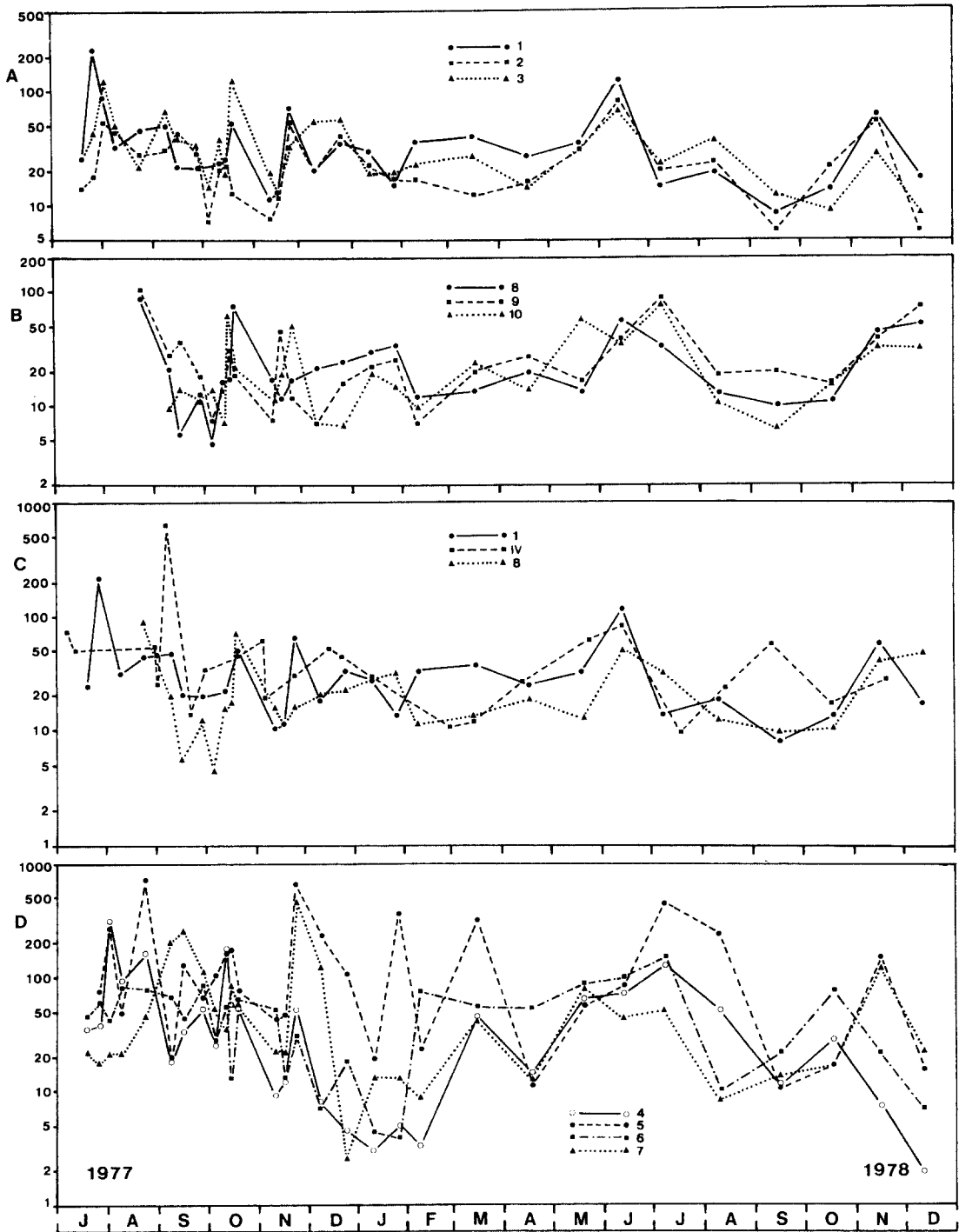


Figure 5. Evolution annuelle de la valeur du rapport chlorophylle a / ATP de surface au cours des années 1977 (2^e semestre) et 1978 aux stations : 1, 2 et 3 (A) ; 8, 9 et 10 (B) ; 1, IV et 8 (C) ; 4, 5, 6 et 7 (D).

supérieure à celle des concentrations de chlorophylle *a*, ce sont surtout les fluctuations de l'ATP qui déterminent les fortes variations du rapport chl *a*/ATP et les maximums présentés par ce dernier correspondent bien ici à des minimums des teneurs en 1978.

Par rapport à l'intervalle des valeurs considérées comme normales, celles observées dans l'étang de Berre sont souvent élevées ou même très élevées, en raison surtout de la faiblesse des teneurs en ATP car on a vu que le contenu chlorophyllien ne s'accordait pas mal avec les données issues de l'emploi de la méthode d'Utermöhl.

Pendant, hors des poussées phytoplanktoniques les plus importantes, les valeurs du rapport chl *a*/ATP s'abaissent à des niveaux beaucoup plus compatibles avec les normes habituellement considérées.

Comme pour les variations temporelles, la répartition verticale des valeurs du rapport chl *a*/ATP dans l'étang de Berre est surtout le reflet de celle des teneurs en ATP.

Les schémas se ressemblent assez fort d'une station à l'autre, mais on peut distinguer un faible gradient décroissant de la station VIII à la station III. Il peut être illustré par les moyennes pondérées respectivement des stations VII et IV : 57,2 et 44,9.

En revanche, la station 3 offre un rapport moyen de 31,0, nettement plus faible que ces derniers, mais aussi plus faible que celui de la station 1 : 40,1. Il faut dire que la station 3 est relativement pauvre en chlorophylle par rapport aux autres stations de l'étang de Berre. La Figure 5A montre que l'évolution du rapport chl *a*/ATP dans ces deux stations se conforme à ce qu'on a vu pour le reste de l'étang. La station 3 offre également des variations assez comparables. Le rapport chl *a*/ATP y atteint seulement une moyenne de 27,0.

Dans l'étang de Vaïne (Figure 5B), ce rapport présente des variations sensiblement différentes, en accord avec ce qu'on a vu pour les teneurs en ATP. En dépit de quelques décalages, ces varia-

tions se ressemblent bien d'une station à l'autre. Les moyennes des stations 8 et 10 (26,6 et 26,5) sont presque égales, celle de la station 9 est un peu plus élevée : 31,9. Leur moyenne (28,3) est proche de la valeur de la station 2 et assez inférieure à celles de l'étang de Berre. La Figure 5C confirme cette légère différence entre les étangs.

Dans les quatre cours d'eau afférents, on observe des valeurs du rapport encore plus variables que dans les étangs, comme en témoigne la Figure 5D, essentiellement à cause de la grande variabilité des teneurs en ATP. Si l'on excepte la Durançole, ces variations du rapport chl *a*/ATP offrent un certain parallélisme malgré quelques décalages. On voit que la Durance offre très souvent les valeurs les plus élevées. Cela apparaît clairement dans les moyennes générales qui s'élèvent respectivement à 139,3 dans la Durance, 54,2 dans la Durançole, 45,4 dans l'Arc et 35,3 dans la Touloubre.

La valeur remarquablement forte qui caractérise la Durance est essentiellement due à sa teneur relativement basse en ATP. Peut-être faut-il considérer que les turbines hydro-électriques détruisent davantage l'ATP que la chlorophylle, ce qui paraît logique. Quant à la Touloubre, on a vu qu'au contraire elle contenait beaucoup d'ATP, ce qui explique la valeur relativement faible du rapport moyen par comparaison avec les autres cours d'eau.

En mer (Figure 4), on observe des valeurs beaucoup plus faibles du rapport chl *a*/ATP. Néanmoins, dans les eaux superficielles de la station II, en grande partie issues de l'étang de Berre, on retrouve souvent un rapport indiquant clairement cette origine. Au contraire, les eaux des couches sous-jacentes offrent un rapport bien plus faible, de sorte que la valeur moyenne pondérée, pour les trois niveaux d'étude, n'est que de 15,5.

Avec la station I, en dépit de quelques valeurs élevées liées aux apports superficiels d'eaux rhodaniennes, on va surtout observer des

valeurs encore plus faibles, conformes à ce que l'on observe généralement dans le domaine marin, et la moyenne pondérée s'abaisse jusqu'à 11,1.

Avant d'envisager la causalité des relations observées dans les divers milieux, entre ATP et chlorophylle *a*, on peut supprimer les variations temporelles en ayant directement recours à des diagrammes de dispersion. Celui de la Figure 6, limité à la station I, montre une assez bonne corrélation positive entre les deux paramètres, du moins lorsqu'ils présentent des valeurs relativement élevées. Lorsque celles-ci sont plus faibles, la part du phytoplancton au sein des organismes vivants (donc possesseurs d'ATP) se réduit sensiblement et il est donc logique que le niveau de la corrélation en fasse autant.

Les diagrammes (non Figurés ici) construits avec les données des eaux saumâtres ne révèlent aucune corrélation nette, ni positive, ni négative, ce qui est bien conforme aux observations faites

ci-dessus.

Les rapports entre ATP et chlorophylle *a* diffèrent donc beaucoup selon les milieux dans lesquels on les étudie. Quelles peuvent être les causes de ces divergences? En milieu marin on a observé à la fois des valeurs prévisibles du rapport chl *a*/ATP et une corrélation positive entre les deux paramètres. En revanche, ces deux types d'observations ne se retrouvent ni dans les eaux douces ni dans les eaux saumâtres.

Dans les eaux douces, les situations montrent certaines différences d'une rivière à l'autre. On a vu quels rôles pouvait avoir le passage dans l'usine hydro-électrique pour les eaux du canal de dérivation. Dans les autres cours d'eau, le rapport moyen est beaucoup plus faible mais demeure élevé, sans qu'apparaisse clairement l'explication des faibles teneurs d'ATP.

De même, les teneurs en ATP des eaux saumâtres sont relativement faibles pour leur contenu de phytoplancton. Dans l'étang de

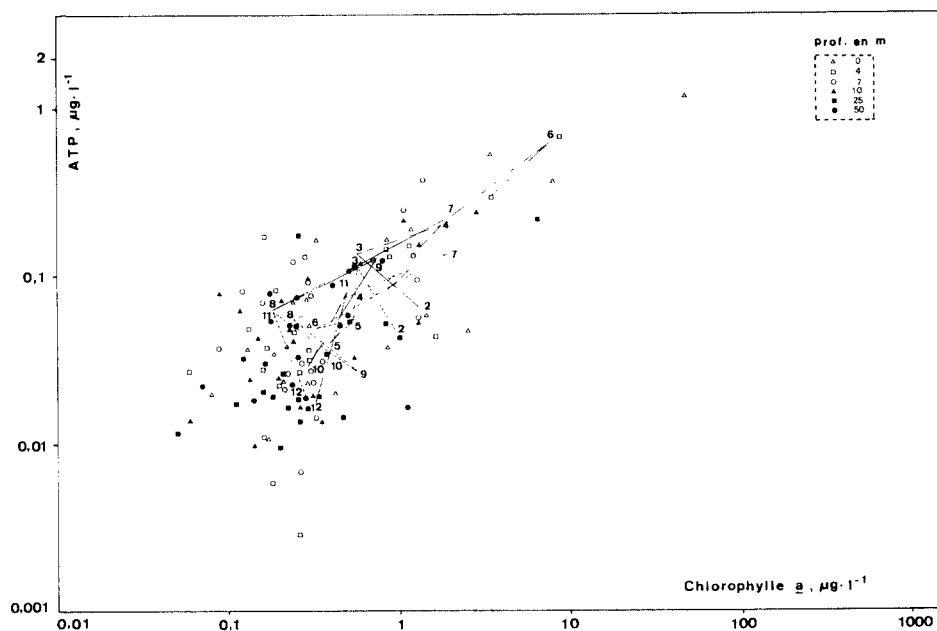


Figure 6. Relations entre la teneur en ATP et la teneur en chlorophylle *a* à la station I. Les graphiques joignent les valeurs moyennes de chaque mois (exprimé en chiffres arabes) pour deux ensembles de niveaux : le tracé continu correspond aux eaux les plus superficielles (couche A: profondeur de 0, 4, 7 et 10 m) et le tracé discontinu aux eaux subsuperficielles (couche B: 25 et 50 m). Il manque les données de janvier.

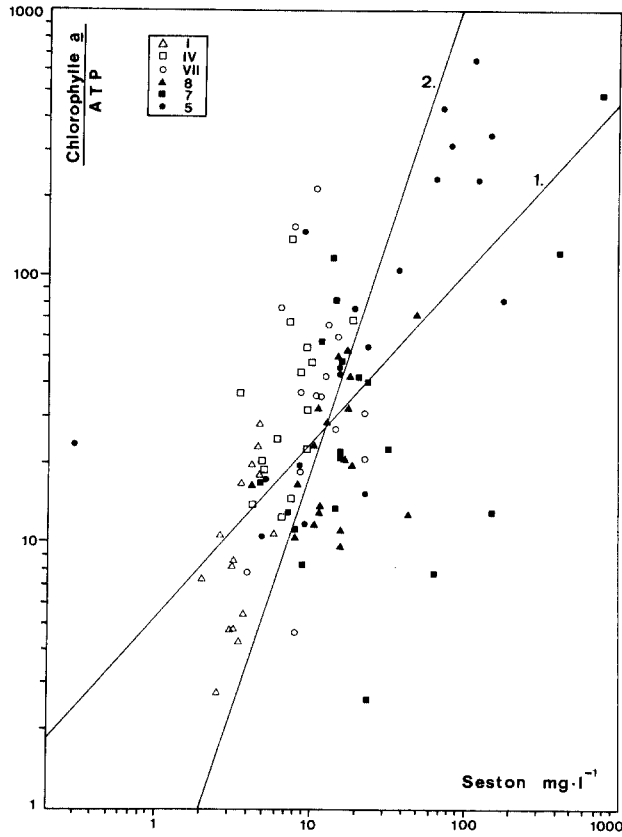


Figure 7. Corrélation entre le rapport chlorophylle *a* / ATP et la teneur en seston des eaux (en 6 stations différentes identifiables par des signes différents). 1: $y=5.13x^{0.646}$; 2: $x=1.86y^{0.586}$; $r=0.615$; $n=101$; *** (***)=corrélation très hautement significative).

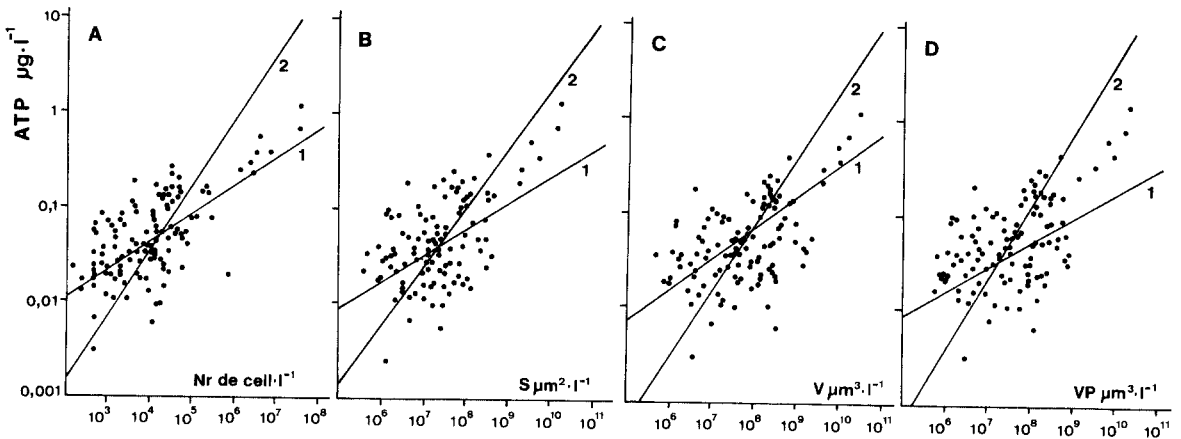


Figure 8. Relations entre l'ATP et la densité des populations, la surface cellulaire, le volume total et le volume plasmique de l'eau de mer (station I). (A) 1: $y=2.63 \times 10^{-3}x^{0.31}$; 2: $x=1.445 \times 10^6y^{1.53}$; $r=0.689$; $n=114$; *** (B) 1: $y=3.16 \times 10^{-3}x^{0.278}$; 2: $x=7.94 \times 10^5y^{1.24}$; $r=0.586$; $n=114$; *** (C) 1: $y=5.25 \times 10^{-3}x^{0.21}$; 2: $x=1.48 \times 10^6y^{1.15}$; $r=0.488$; $n=114$; ** (D) 1: $y=4.37 \times 10^3x^{0.236}$; 2: $x=1.12 \times 10^6y^{1.18}$; $r=0.529$; $n=114$; *** (***)=corrélation hautement significative; ***=corrélation très hautement significative).

Berre, il semble même exister des relations inverses entre ATP et chlorophylle *a*. Ce caractère inverse pourrait être lié à l'existence d'organismes hétérotrophes divers se développant davantage lorsque le phytoplancton décline, ou même provoquant ce déclin, mais il n'y a pas là d'explication des valeurs souvent élevées de ce rapport, comme si le phytoplancton ne possédait pas d'ATP.

On pourrait penser qu'il n'y a guère d'ATP et que les autres adénylates compensent cette absence. Toutefois, hormis le fait que rien ne semble justifier cette absence, les travaux effectués par Benon *et al.* (1976) dans le golfe de Fos ne montrent nullement un rôle mineur de l'ATP par rapport aux autres adénylates.

On pourrait aussi être tenté d'attribuer les faibles résultats obtenus pour l'ATP des eaux douces et saumâtres à des conditions insuffisantes de conservation des échantillons. Cependant, d'une part, il n'y aurait pas de raison qu'il n'en soit pas de même pour tous les prélèvements marins, d'autre part, les résultats obtenus par Benon *et al.* (1976) dans le golfe de Fos, au voisinage de Port-de-Bouc, sont parfaitement concordants avec ceux des stations II et 2, visitées l'une en bateau, l'autre à partir du lit-

toral.

On peut alors penser que la seule hypothèse valable d'explication réside dans l'influence de la durée de filtration. Laborde (1972) a en effet montré que les teneurs diminuaient beaucoup en fonction de cette durée. Or selon l'abondance du seston dans l'eau, la filtration dure plus ou moins longtemps, quelquefois jusqu'à 15 ou 20 minutes.

La Figure 7 montre qu'il y a bien une corrélation positive indiscutable entre la teneur en seston et la valeur du rapport chl *a*/ATP, surtout si l'on compare entre eux les différents milieux étudiés. Par exemple, la station I qui présente le rapport moyen le plus bas est bien la plus pauvre en seston tandis que la Durance, au rapport chl *a*/ATP très élevé, est très riche en seston.

Relations entre l'ATP et les données de la méthode d'Utermöhl

Puisque la teneur en chlorophylle *a* est assez bien corrélée avec la densité des populations et surtout les résultats liés aux dimensions cellulaires, on peut s'attendre à trouver entre l'ATP et ces paramètres les même types de relations

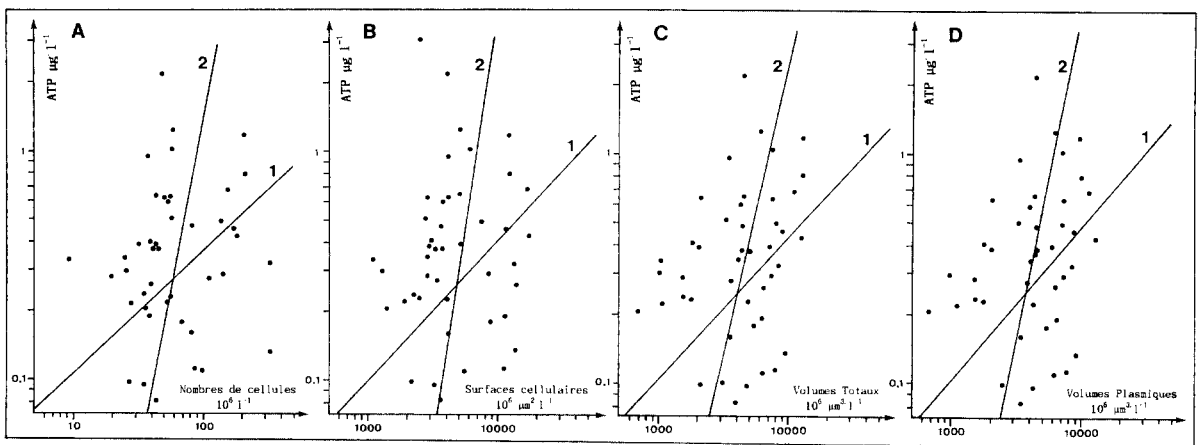


Figure 9. Relations entre l'ATP et la densité des populations, entre l'ATP et la surface cellulaire, entre l'ATP et le volume total, entre l'ATP et le volume plasmiqme des eaux saumâtres (stations VII et IV). (A)1: $y=5.37 \times 10^{-5}x^{0.475}$; 2: $x=7.9 \times 10^7y^{0.293}$; $r=0.373$; $n=44$; ** (B)1: $y=1.74 \times 10^{-3}x^{0.588}$; 2: $x=6.61 \times 10^3y^{0.272}$; $r=0.490$; $n=44$; ** (C)1: $y=2.98 \times 10^{-3}x^{0.513}$; 2: $x=6.76 \times 10^3y^{0.378}$; $r=0.449$; $n=44$; ** (D)1: $y=1.24 \times 10^{-3}x^{0.64}$; 2: $x=6.52 \times 10^3y^{0.365}$; $r=0.484$; $n=44$; ** (** = corrélation hautement significative).

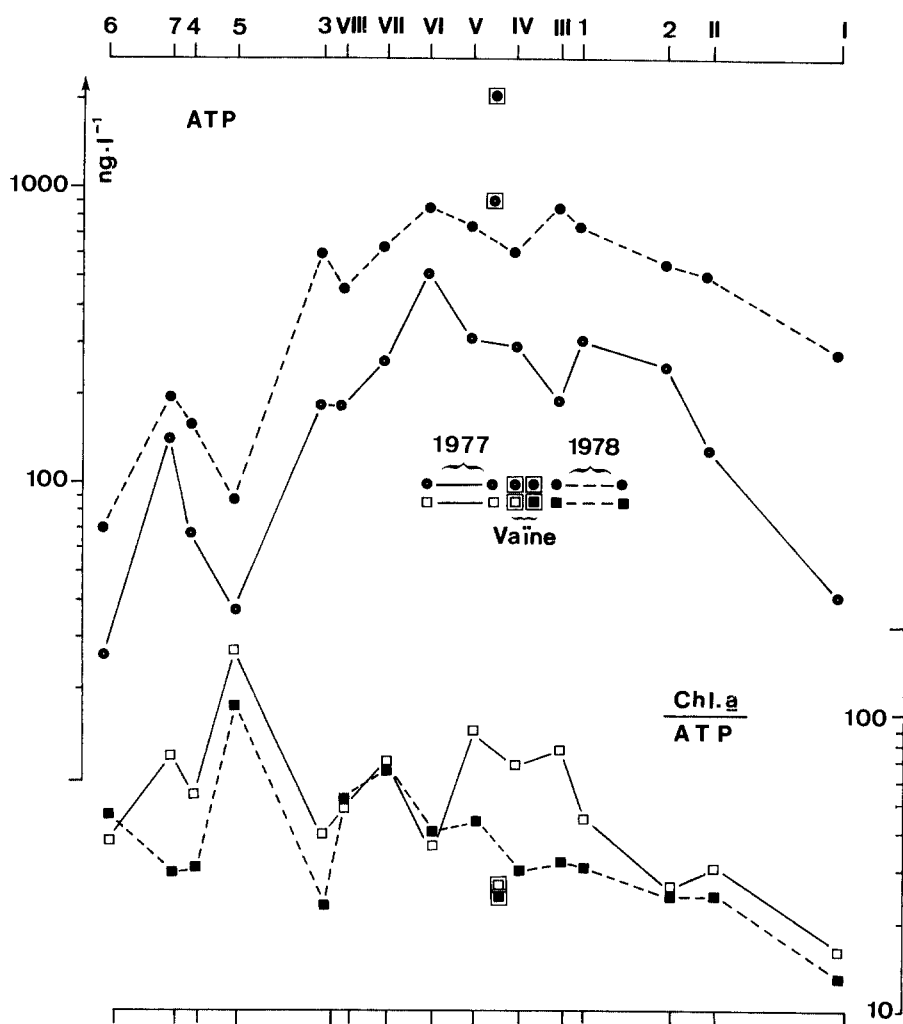


Figure 10. ATP et rapport chlorophylle *a* / ATP en surface dans la plupart des stations étudiées (en 1977: moyenne du second semestre; 1978: moyenne annuelle).

qu'entre l'ATP et la chlorophylle *a*. C'est bien en effet ce qu'on observe.

Dans les eaux typiquement marines, il existe une corrélation positive entre l'ATP et ces divers types de résultats (Figure 8). Toutefois, comme pour la chlorophylle, elle est plus significative pour des valeurs assez élevées des deux paramètres que pour des valeurs faibles. En outre, elle est à peu près inexistante dans la couche 'profonde' alors qu'elle est bien nette dans les eaux superficielles.

Dans l'étang de Berre, au contraire, il n'existe pratiquement pas de corrélation significative (Figure 9) comme c'est aussi le cas avec la chlorophylle *a*.

Conclusion

La teneur des eaux douces et saumâtres en ATP s'est révélée extrêmement variable et peu liée aux autres estimations d'abondance du phytoplancton. Ce sont les étangs qui contiennent

en moyenne la charge d'ATP la plus importante (cf. Figure 10) mais elle est relativement faible lorsqu'on la compare à leur teneur en chlorophylle *a*.

Les eaux douces, en moyenne beaucoup plus pauvres en ATP, montrent pour cela des valeurs élevées du rapport chl *a*/ATP, mais variables d'un cours d'eau à l'autre. La Durance montre à cet égard des rapports très élevés, même plus forts que ceux observés dans les étangs. Les eaux marines, peu chargées en ATP mais aussi en chlorophylle *a*, présentent pour le rapport chl *a*/ATP la valeur moyenne la plus faible, valeur qui s'accorde bien avec celles que l'on connaît habituellement en mer.

Les valeurs observées dans les eaux saumâtres concordent bien également avec celles qui sont connues dans les eaux comparables ou même certains lacs d'eau douce (Pearl *et al.*, 1976), mais l'explication des valeurs élevées observées, c'est-à-dire de la concentration relativement faible des eaux en ATP, n'est pas connue avec certitude. Elle pourrait être liée aux difficultés de filtration dues à l'existence d'un seston abondant.

Références bibliographiques

- Anonyme, 1979 (Groupe EPOPEM). Système planctonique et pollution urbaine. 1. Présentation du site de Cortiou, calanque de Marseilleveyre. *Téthys*, 9(1): 23-30.
- Ansell A.D., 1977. The adenosine triphosphate content of some marine bivalve molluscs. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 28: 269-283.
- Benon P., Blanc F., Bourgade B., Charpy L., Kantin R., Kerambrun P., Leveau M., Romano J.C., Sautriot D., 1976. Golfe de Fos. Impact de la pollution. *Fondation sci. Ricard. Observatoire de la Mer, Bull.* 3(1): 1-12.
- Benon P., Blanc F., Bourgade B., David P., Kantin R., Leveau M., Romano J.C., Sautriot D., 1977. Impact de la pollution sur un écosystème méditerranéen côtier. 2. Relations entre la composition spécifique des populations phytoplanctoniques et les taux de pigments et de nucléotides adényliques (ATP, ADP, AMP). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 62(5): 631-648.
- Benon P., Bourgade B., Kantin R., 1977. Impact de la pollution sur les écosystèmes méditerranéens côtiers. Aspects planctoniques. Thèse 3^e cycle. Univ. d'Aix-Marseille II : 1-400.
- Berland B.R., Bonin D.J., Daumas R.A., Laborde P.L., Maestrini S.Y., 1970. Variations du comportement physiologique de l'algue *Monallantus salina* (xanthophycée) en culture. *Mar. Biol.*, 7: 82-92.
- Berland B.R., Bonin D.J., Laborde P.L., Maestrini S.Y., 1972. Variations de quelques facteurs estimatifs de la biomasse et en particulier de l'ATP, chez plusieurs algues marines planctoniques. *Ibid.*, 13(4): 338-345.
- Champiat D., 1976. Echange de nucléotides adényliques et croissance bactérienne. *C.R. Soc. Biol.*, 171(1): 1-54.
- Champiat D., Larpent J.P., 1978. Aquatic microflora enumeration by means of adenylic nucleotides dosage. *Hydrobiologia*, 58(1): 37-42.
- Clark J.R., Messenger D.I., Dickson K.L., Cairns Jr.J., 1978. Extraction of ATP from Aufwuchs communities. *Limnol. Oceanogr.*, 23(5): 1055-1059.
- Cushing D.H., Humphrey G.F., Banse K., Laevastu T., 1958. Report of the committee on terms and equivalents, in : Measurements of primary production in the sea. *Rapp. Proc. verb. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 144: 15-16.
- Daumas R.A., 1973. Evaluation de la teneur en adénosine triphosphate des organismes marins : possibilités actuelles et limites de la méthode. *Téthys*, 5(1): 71-80.
- Daumas R.A., Fiala M., 1969. Evaluation de la matière organique vivante dans les eaux marines par la méthode de l'adénosine

- triphosphate. *Mar. Biol.*, 3(3): 243-246.
- Devol A.H., Packard T.T., Holm-Hansen O., 1976. Respiratory electron transport activity and adenosine triphosphate in the oxygen minimum of the eastern tropical North Pacific. *Deep-Sea Res.*, 23: 963-973.
- Durbin E.G., Krawiec R.W., Smayda T.J., 1975. Seasonal studies of the relative importance of different size fractions of phytoplankton in Narragansett Bay (USA). *Mar. Biol.*, 32: 271-287.
- Eppley R.W., Renger E.H., Venrick E.L., Mullin M.M., 1973. A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 534-551.
- Falkowski P.G., 1977. The adenylate energy charge in marine phytoplankton : The effect of temperature on the physiological state of *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 27: 37-45.
- Fiala M., Jacques G., 1974. Relations entre ATP, chlorophylle et production dans la couche euphotique d'une zone d'upwelling (campagne CINECA-Charcot II, 14 mars-30 avril 1971). *Téthys*, 6(1-2): 261-268.
- Grall J.-R., Laborde P., Lecorre, P., Neveux J., Treguer P., Thiriou A., 1974. Caractéristiques trophiques et production planctonique dans la région sud de l'Atlantique marocain (Résultats des campagnes CINECA-Charcot I et III). *Téthys*, 6(1-2): 11-28.
- Hamilton R.D., Holm-Hansen O., 1967. Adenosine triphosphate content of marine bacteria. *Limnol. Oceanogr.*, 12(2): 319-324.
- Herbland A., Pages J., 1975. L'adénosine triphosphate (ATP) dans le dôme de Guinée. Distribution verticale et signification écologique. *Cah. O.R.S.T.O.M.* (Sér. océanogr.) 8(2): 163-169.
- Holm-Hansen O., 1969. Determination of microbial biomass in ocean profiles. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 510-519.
- Holm-Hansen O., 1970. ATP levels in algal cells as influenced by environmental conditions. *Plant Cell Physiol.*, 11: 689-700.
- Holm-Hansen O., Booth D.R., 1966. The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 510-519.
- Holm-Hansen O., Paerl H.W., 1972. The applicability of ATP determination for estimation of microbial biomass and metabolic activity. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 29 (Suppl.): 149-168.
- Holm-Hansen O., Strickland J.D.H., Williams P.M., 1966. A detailed analysis of biologically important substances in a profile off Southern California. *Limnol. Oceanogr.*, 11: 548-561.
- Jassby A.D., 1975. An evaluation of ATP estimations of bacterial biomass in the presence of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 20(4): 646-648.
- Karl D.M., Holm-Hansen O., 1978. Methodology and measurement of Adenylate energy charge ratios in environmental samples. *Mar. Biol.*, 48: 185-197.
- Kim K.-T., 1980. Contribution à l'étude de l'écosystème pélagique dans les parages de Carry-le-Rouet (Méditerranée nord-occidentale). 3. Composition spécifique, biomasse et production du microplancton. *Téthys*, 9(4): 317-344.
- Kim K.-T., Travers M., 1990. Un modèle intéressant : les étangs saumâtres de Berre et Vaïne (Méditerranée nord-occidentale) : L'hydrologie, le phytoplancton et la production. *Mar. Nat.*, 3 : 61-73.
- Kim K.-T., Travers M., 1984. Le phytoplancton des étangs de Berre et Vaïne (Méditerranée nord-occidentale). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 69(3): 361-388.
- Kim K.-T., Travers M., 1995 a. Utilité des mesures dimensionnelles et des calculs de surface et biovolume du phytoplancton : Comparaisons entre deux écosystèmes différents. *Mar. Nat.*, 4: 43-65.

- Kim K.-T., Travers M., 1995 b. Apport de l'étude des chlorophylles et phéopigments à la connaissance du phytoplancton de l'étang de Berre et des eaux douces ou marines voisines (Méditerranée nord-occidentale). *Mar. Nat.*, 4: 67-99.
- Laborde P., 1972. L'adénosine triphosphate des microorganismes marins planctoniques. Rapports avec la biomasse et la productivité primaire. Univ. Aix-Marseille II, Thèse 3^e Cycle: 1-88.
- Lorenzen C.J., 1968. Carbon/chlorophyll relationship in an upwelling area. *Limnol. Oceanogr.*, 13(1): 202-204.
- Paerl H.W., Tilzer M.M., Goldman C.R., 1976. Chlorophyll *a* versus adenosine triphosphate as algal biomass indicators in lakes. *J. Phycol.*, 12: 242-246.
- Paerl H.W., Williams N.J., 1976. The relation between ATP and microbial biomass in diverse aquatic ecosystems. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 61(5): 659-664.
- Riemann B., 1978 a. Carotenoid interference in the spectrophotometric determination of chlorophyll degradation products from natural populations of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 23(5): 1059-1066.
- Riemann B., 1978 b. Differentiation between heterotrophic and photosynthetic plankton by size fractionation, glucose uptake, ATP and chlorophyll content. *Oikos*, 31: 358-367.
- Riemann B., 1978 c. Absorption coefficients for chlorophyll *a* and *b* in methanol and a comment on interference of chlorophyll *b* in determinations of chlorophyll *a*. *Vatten*, 3: 187-194.
- Romano J.C., 1975. Les adénosines 5'-phosphate chez des algues planctoniques en culture et en zone eutrophe (golfe de Fos). Signification métabolique et écologique. Univ. Aix. Marseille II, Thèse 3^e cycle: 1-102.
- Ryther J.H., Menzel D.W., 1965. On the production, composition and distribution of organic matter in the western Arabian Sea. *Deep-Sea Res.*, 12: 199-209.
- Ryther J.H., Menzel D.W., Hulburt E.M., Lorenzen G.J., Corwin N., 1971. The production and utilisation of organic matter in the Peru coastal current. *Inv. pesq.*, 35(1): 43-59.
- Sakshaug E., Holm-Hansen O., 1977. Chemical composition of *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve and *Pavlova* (*Monochrysis*) *lutheri* (Droop) Green as a function of nitrate-, phosphate-, and iron limited growth. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 29(1): 1-34.
- Shoaf W.T., Liem B.W., 1976. The measurement of adenosine triphosphate in pure algal cultures and natural aquatic samples. *J. Res. U. S. geol. Survey*. 4(2): 241-245.
- Smayda T.J., 1965. A quantitative analysis of the phytoplankton of the gulf of Panama. 2. On the relationship between C¹⁴ assimilation and the diatom standing crop. *Bull. inter-amer. trop. Tuna Comm.*, 9(7): 465-531.
- Steele J.H., Baird I.E., 1962. Further relation between primary production, chlorophyll and particulate carbon. *Limnol. Oceanogr.*, 7(1): 42-47.
- Strehler B.L., Mc Elroy W.D., 1957. Assay of adenosine triphosphate, pp. 871-873, in : Colowick S.P., Kaplan N.O., ed. *Methods in enzymology*, vol. 3, London, New-York, Academic Press.
- Strehler B.L., Totter J.R., 1952. Firefly luminescence in the study of energy transfer mechanisms. 1. Substrate and enzyme determination. *Anal. Bioch. Biophys.*, 40: 28-41.
- Sutcliffe W.H. Jr., Orr E.A., Holm-Hansen O., 1976. Difficulties with ATP measurements in inshore waters. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 21(1): 145-149.
- Sutcliffe W.H. Jr., Sheldon R.W., Prakash A., 1970. Certain aspects of production and standing stock of particulate matter in the

- surface waters of the northwest Atlantic Ocean. *J. Fish. Res. Board Can.*, 27(11): 1917-1926.
- Thomas A.H., 1970. Effect of ammonium and nitrate concentrations on chlorophyll increase in natural tropical Pacific phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, 15(3): 386-394.
- Traganza E.D., Graham K.J., 1977. Carbon/adenosine triphosphate ratios in marine zooplankton. *Deep-Sea Res.*, 24(12): 1187-1193.
- Travers M., Kim K.-T., 1985. Le phytoplancton apporté par l'Arc à l'étang de Berre (côte méditerranéenne française) : dénombrement, composition spécifique, pigments et adénosine-5'-triphosphate. *Ecologia Mediterranea*, 11(4): 43-60.
- Travers M., Kim K.-T., 1988. Le phytoplancton du Golfe de Fos (Méditerranée nord-occidentale). *Mar. Nat.*, 1(1): 21-35.

This article was presented by professor M. Travers.
It was accepted for printing on 30 September 1994.