

ÉTUDE DYNAMIQUE ET VARIATIONS SAISONNIÈRES DU PLANCTON DE LA RÉGION DE ROSCOFF.

— I —

Résumé

Variations saisonnières du phytoplancton et des caractéristiques hydrologiques des eaux de Roscoff (février 1962-septembre 1963), suivies en un point côtier (B, 20 m de profondeur) et en un point à 12 milles plus au nord (A, 90 m).

Les facteurs hydrologiques étudiés comprennent : la température et la salinité, la profondeur de visibilité du disque de Secchi et les phosphates (partiellement) auxquels s'ajoutent les facteurs météorologiques pouvant les influencer. Au cours de la période envisagée, le régime hydrologique dans cette région se définit par deux caractères essentiels : une très grande homogénéité des eaux, due aux forts courants de marée et aux vents, l'influence prépondérante des conditions météorologiques locales et par là le peu d'importance d'un apport d'eaux étrangères (surtout atlantiques).

L'utilisation simultanée de trois méthodes d'étude des populations phytoplanctoniques : filet fin, sédimentation selon Utermöhl et pigments assimilateurs d'après Richards et Thompson met en évidence les principaux points suivants :

L'existence, dans le cycle annuel, de deux phases bien délimitées par l'étude de la diversité spécifique, successivement une phase estivale à diversité faible et irrégulière et une phase hivernale à forte diversité. Sur le plan qualitatif, il faut noter la dominance des Diatomées, grandes espèces tycho-pélagiques en individus isolés ou chaîne courte en hiver et petites espèces vraiment planctoniques en longues chaînes l'été. A cette époque, cinq espèces dominent tour à tour le plancton. Quantitativement, ce sont ces mêmes espèces qui représentent les plus fortes concentrations en nombres de cellules et en pigments assimilateurs. Les maxima phytoplanctoniques (490.000 cellules dont 99 p. 100 de *Rhizosolenia delicatula* et 1,9 μg chlorophylle A/litre en 1962 ; 316.000 cellules et 2,4 μg chlorophylle A en 1963) constituent une biomasse d'au moins 5 à 6 fois supérieure (en valeurs pigmentaires) à la moyenne de l'hiver. Les deux périodes majeures du cycle s'opposent encore par la nature des pigments, qui sont beaucoup plus riches en chlorophylle A qu'en « pigments secondaires » en été. A cet égard, le phytoplancton de juin à août 1963 a été extrêmement riche en chlorophylle A et cette faible diversité pigmentaire coïncide avec une diversité spécifique également réduite.

Le mécanisme du cycle semble commandé principalement par la lumière dont disposent les Algues pour la photosynthèse. Au point côtier où le fond limite la zone de mélange à 20 m, la biomasse phytoplanctonique suit les variations de l'insolation. En été, la population est contrôlée par le « broutage » dû essentiellement aux Copépodes. Les phosphates ne semblent jamais limitants.

A. - MÉTÉOROLOGIE ET HYDROLOGIE.

par

Guy Jacques

INTRODUCTION

Dans ce travail, l'analyse des données météorologiques et hydrologiques (qui n'est pas un but en soi) est nécessaire pour interpréter les variations saisonnières du plancton, à savoir :

— déterminer ce qui est dû à un phénomène de transport et ce qui revient à l'évolution propre des populations endémiques ;

— expliquer, si possible, les variations qualitatives et quantitatives du plancton.

Les caractéristiques suivies sont : la température, la salinité, la transparence de l'eau (accessoirement phosphates), ainsi que les facteurs météorologiques les influençant, vents, évaporation, insolation et précipitations.

L'utilisation des très nombreuses données recueillies par les Anglais sur la Manche depuis le début du siècle, par Carruthers, Atkins, Harvey, Armstrong et celles de Faure à Roscoff (depuis 1955) permet d'avoir une vue suffisamment précise de l'hydrologie régionale et permet de faire d'utiles comparaisons avec nos résultats.

Choix des points

Nous avons étudié les variations saisonnières du plancton en deux points, l'un côtier, l'autre au large, suivant en cela les auteurs anglais qui distinguent « in shore » et « off shore » plancton.

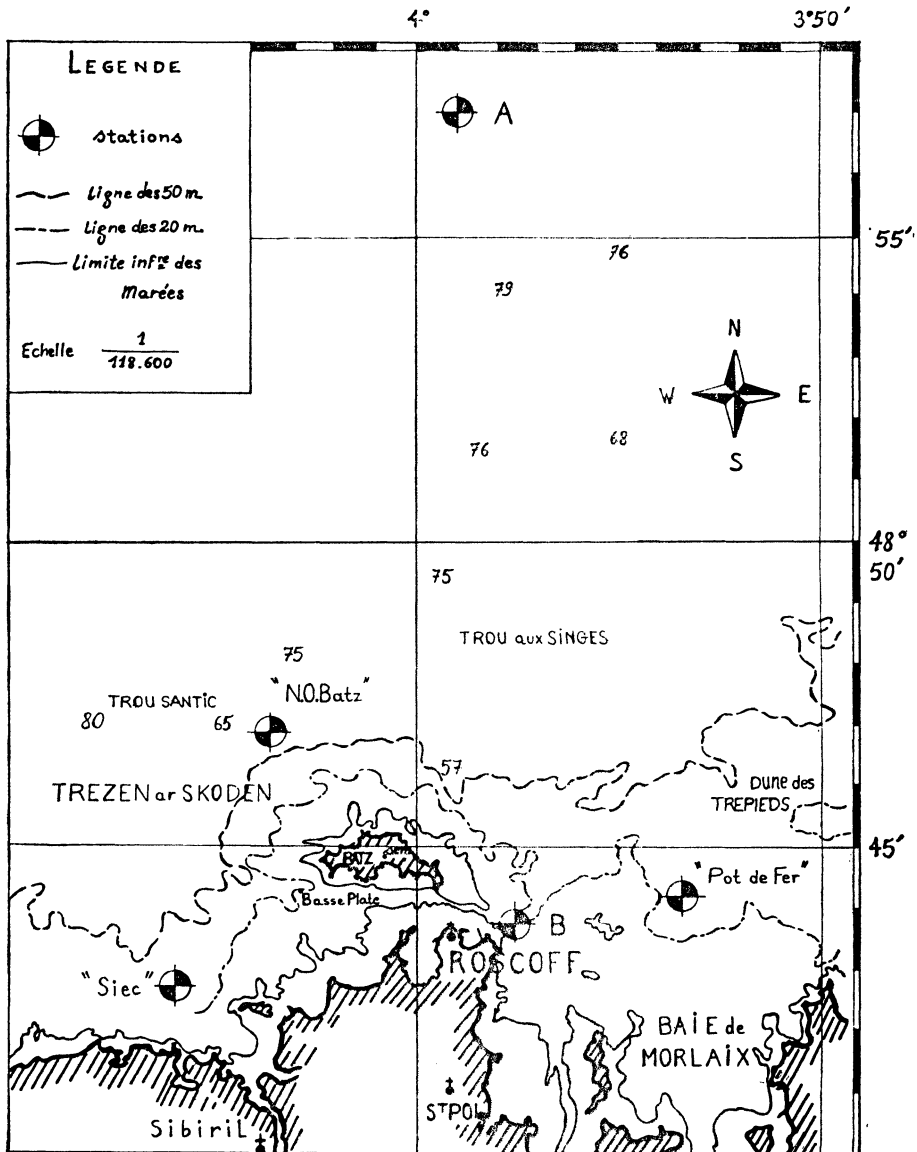
Le *point côtier* (point « B ») est défini par la Basse de Bloscon. ($G = 48^{\circ}43'45''N$. $\varphi = 3^{\circ}57'36''W$ Profondeur = 20 m).

Sa facilité d'accès et sa position à l'abri des vents dominants justifient ce choix.

Nous nous sommes efforcés de respecter un rythme hebdomadaire de sorties, dans des conditions similaires de courant.

Le *point au large* (point « A ») se situe à 13 milles au large du point « B ». ($G = 48^{\circ}57'N$. $\varphi = 3^{\circ}59'W$ Profondeur = 92 m).

Nous l'avons choisi en raison du fait que les courants y sont connus (Lacombe, 1953). Les sorties ont été effectuées tous les quinze jours lorsque l'état de la mer le permettait ; lors des stations, le courant était toujours inférieur à 1 nœud.



Position des stations de pêche

MÉTHODES D'ÉTUDE

Les méthodes employées sont maintenant trop classiques pour mériter une description détaillée ; elles sont résumées dans le tableau I.

TABLEAU 1
Méthodes d'analyse des données hydrologiques et phytoplanctoniques

Donnée mesurée	Prise et mesure à la mer	Analyse au laboratoire	Précision pratique
TEMPERATURE			
— avril-septembre 1962	Thermosonde.		$\pm 0,2^{\circ}\text{C}$
— reste du temps	Thermomètre à renversement.		$\pm 0,02^{\circ}\text{C}$
SALINITE (1)	Bouteille à renversement.	Méthode Knudsen suivant processus décrit par Hermann et col. (1958).	$\pm 0,02$ p. 1000
TRANSPARENCE DE L'EAU	Méthode du « disque de Secchi ».	Coefficient d'extinction : $k = 1,7 D$ (D = prof. disparition du disque).	peu précis
PHOSPHATES (2)	Bouteilles à renversement. Flacons de verre.	Méthode de Riley (1962).	
ETUDE DES POPULATIONS PLANCTONIQUES			
1) de filet	— Trait horizontal en surface, 10' avec filet de vide de maille = 70μ . — Fixateur : formol 5 p 100.	— Détermination spécifique au microscope. — Pourcentage des principales espèces.	
2) des échantillons d'eau (1)	— Bouteille à renversement. — Fixateur (qq. gouttes) : I ₂ bisublimé . 10 g IK 20 g NO ₃ HNa 10 g eau distillée . 140 cm ³	— Sédimentation de 24 h. — Comptage au microscope inversé Zeiss (300 individus comptés et déterminés en moyenne).	± 10 p. 100
ETUDE DES PIGMENTS	— Prélèvement de 5 l en surface.	— Détermination multichromatique selon Richards et Thompson (1952). — Extraction par acétone à 90 p. 100. — Mesures au spectrophotomètre Jobin et Yvon.	± 18 p. 100 chl.a ± 44 p. 100 chl.c ± 40 p. 100 carot.
(1) Prises à 50, 25, 10, 5, 0 m au point « A » et à 10 et 0 m au point « B ». (2) Prises en surface. (Les données météorologiques aimablement communiquées par la station de l'île de Batz servent à l'établissement de moyennes par périodes de 10 jours.)			

RÉSULTATS

I - Température et salinité.

a) VARIATIONS SAISONNIÈRES AU POINT CÔTIER (point B).

L'évolution de la température et de la salinité (Fig. 1) montre une bonne corrélation avec les facteurs météorologiques qui les influencent :

— l'insolation produisant le réchauffement ;

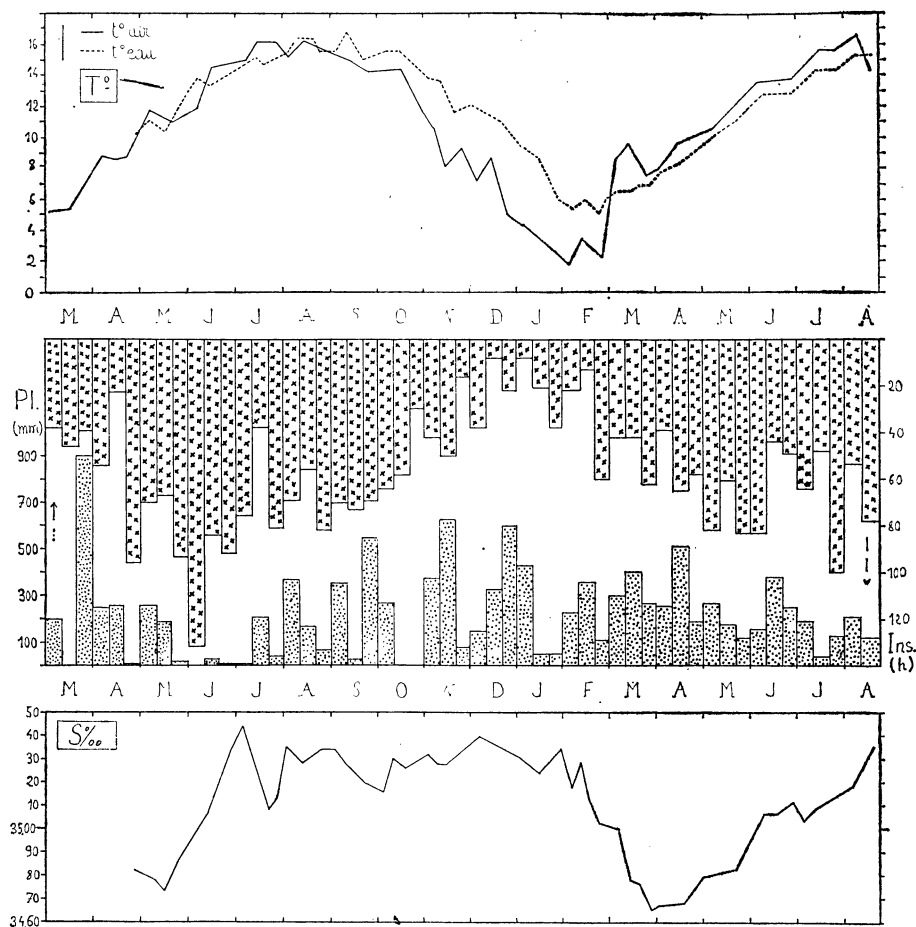


FIG. 1

Données hydrologiques (température, salinité) en relation avec quelques facteurs météorologiques (évaporation, insolation, pluviosité) au point côtier.

— l'évaporation produisant le refroidissement et l'augmentation de la salinité ; elle est représentée par la différence de température entre l'air et l'eau ; elle est d'autant plus forte que l'air est plus froid que l'eau (maximum en automne) ;

— les précipitations amenant la diminution de la salinité.

1) *Variations de la température.*

— De mars à juillet 1962, insolation forte, évaporation faible, réchauffement rapide des eaux qui atteignent 13°8 début juin.

— En juillet, août, septembre la température reste supérieure à 15°.

— A partir du début octobre, il y a une très forte déperdition de chaleur due à une évaporation intense, la température de l'eau tombe de 13°5 à 5° en janvier.

— En mars 1963, le cycle reprend mais l'élévation de température est moins rapide qu'en 1962 en raison d'une insolation plus faible.

2) *Variations de la salinité.*

— En mai-juin 1962, augmentation de la salinité de 34,75 p. 1000 à 35,43 p. 1000 due à des pluies extrêmement faibles liées à une légère évaporation.

— De juin à la mi-février, la salinité reste constante entre 35,10 p. 1000 et 34,50 p. 1000 ; cette phase se partage elle-même en deux périodes : de juin à octobre, l'évaporation étant très faible, les salinités suivent à peu près les précipitations ; d'octobre à février, les pluies deviennent abondantes mais l'évaporation est maxima ; de ce fait les salinités varient peu.

— De février à avril, la salinité baisse fortement de 35,35 p. 1000 à 34,50 p. 1000 en raison de fortes précipitations accompagnant le dégel et d'une évaporation presque inexistante.

— A partir du 15 avril 1963, la salinité augmente à nouveau mais moins rapidement qu'en 1962 puisque les pluies sont plus abondantes.

b) VARIATIONS SPATIALES. COMPARAISON AVEC LES ANNÉES PRÉCÉDENTES.

1) *Variations avec la profondeur.*

La force des courants de marée et celle du vent créent un brassage de l'eau qui empêche l'établissement d'une stratification verticale même en été, comme c'est le cas sur les côtes anglaises. Au point côtier, les différences de température 20 m-0 m sont de l'ordre de 0,1° ; au point du large, elles n'atteignent qu'exceptionnellement 1°. En octobre, le refroidissement des eaux de surface amène un brassage automatique et l'établissement d'une homogénéité parfaite.

La vitesse deux fois plus faible des courants de marée sur les côtes anglaises (Dietrich, 1951) permet l'établissement d'une thermocline estivale nette ; mais les salinités sont toujours très homogènes de la surface au fond, tant sur les côtes que vers Roscoff.

2) *Variations avec l'éloignement de la côte.*

Le cycle des températures et des salinités est le même aux deux points A et B, mais les variations sont plus atténuées quand la distance à la côte augmente ; l'écart entre les températures extrêmes n'est que de 9°4 au point A, contre 11°1 au point B. L'effet de la dessalure diminue avec l'éloignement de la côte et les salinités sont toujours

supérieures au point A où le minimum est de 34,78 p. 1000 contre 34,50 p. 1000 en B. Ce gradient provient de l'augmentation de la masse d'eau.

3) Comparaison avec les années précédentes.

Par rapport à la moyenne établie sur sept années (1952-1958) au N.O. de Batz, qui est très proche du point B (Faure, 1959), l'année 1962-1963 se caractérise (Fig. 2) par :

— un réchauffement et une augmentation de la salinité prononcés au début de l'été 1962 en raison du très beau temps de juin ;

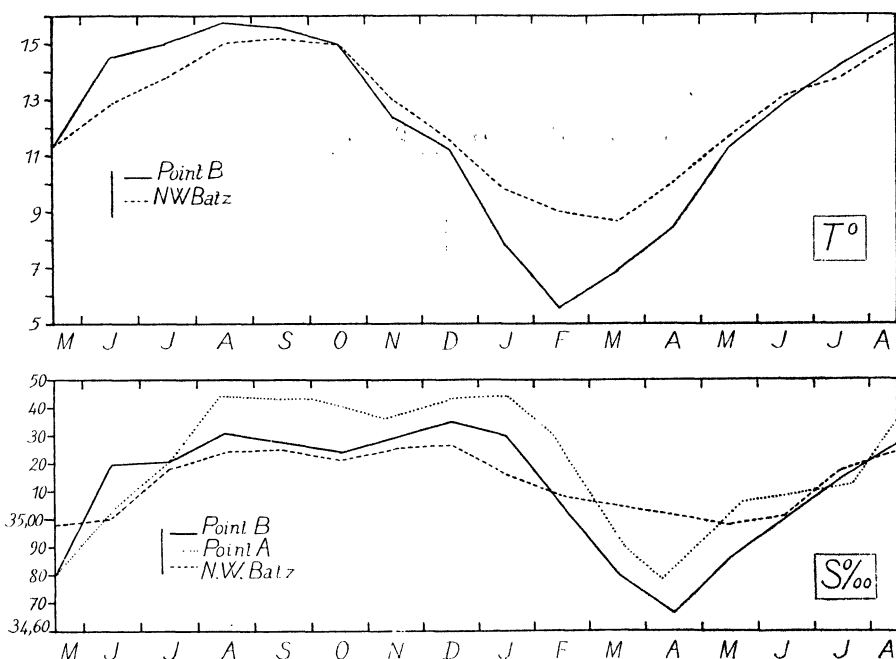


FIG. 2

Températures et salinités aux points « A » et « B » (1962-1963) comparées aux moyennes du « N.W. de Batz » (1952-1958).

— une salinité supérieure à la moyenne en été, mais aussi en décembre-janvier à cause d'une forte évaporation ;

— un refroidissement exceptionnellement marqué en hiver, qui n'a pas eu d'équivalents dans la Manche occidentale depuis que l'on y possède des données : 5°4 à « B » et 6°6 à « A » ;

— une forte chute de la salinité en mars-avril 1963 due à un important apport d'eau douce par pluies et dégel.

II - Transparence de l'eau.

Elle dépend de la quantité de seston présent ; ce seston est constitué, pour l'essentiel, de particules inorganiques de quelques μ ,

alors que le phytoplancton ne représente généralement qu'une faible proportion. Les valeurs de la transparence sont donc surtout en relation avec l'agitation de l'eau qui amène en suspension les particules détritiques du fond. Une comparaison transparence-vitesse moyenne des vents par période de 10 jours n'est pas fructueuse ; ce qui importe en effet c'est que le vent atteigne, même pendant un temps assez court, une vitesse suffisante pour brasser complètement la colonne d'eau (20 m au point côtier) et amener en suspension les particules du fond qui sédimenteront lentement ensuite.

Sur la Fig. 3 j'ai porté, d'une part le coefficient d'extinction k défini par l'équation $k = 1,5 D$ où D est la profondeur de disparition, en mètres, du disque de Secchi, d'autre part la somme des vents supérieurs à 10 m/s pour les trois jours précédant chaque sortie.

Sans être parfaite, la relation entre ces deux facteurs est suffi-

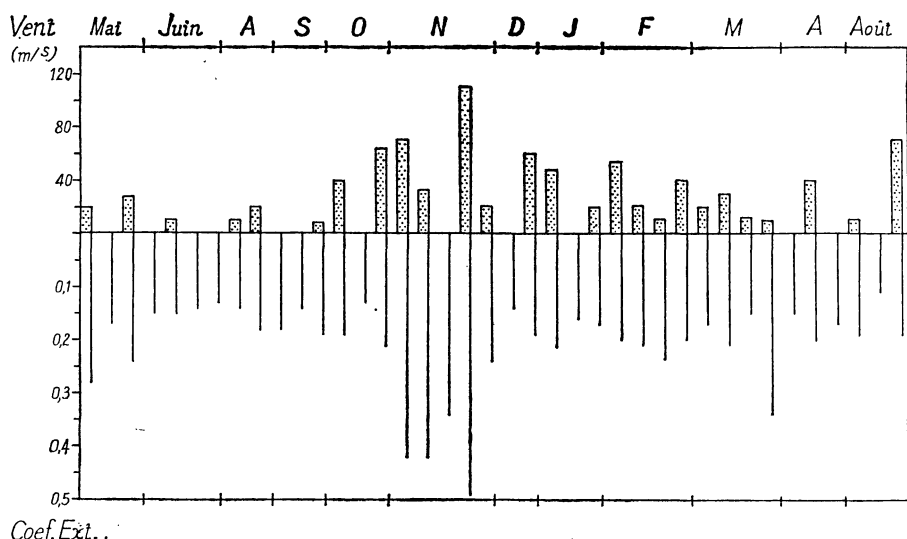


FIG. 3

Coefficient d'extinction en relation avec les vents (voir le texte).

samment nette. La visibilité moyenne est de 10 m ; en novembre, il y a une chute très importante de la transparence car, à cette époque, l'action des vents forts est facilitée par la grande instabilité thermique due au refroidissement des eaux de surface. Le début de cette période d'intense brassage a son écho dans le plancton où s'opère un brusque changement de population ; aux espèces estivales vraiment planctoniques (*Rhizosolenia*) font suite des espèces thycopélagiques caractéristiques des phases de mélange vertical (*Melosira sulcata*, *Biddulphia*, *Coscinodiscus*).

Tout en restant du même ordre de grandeur, la transparence de l'eau augmente avec la distance à la côte ; la moyenne annuelle est de 9,40 m à « B », de 10,80 m à « A » ; elle est de 14 m à la station E1 (20 milles au sud de Plymouth) d'après les travaux anglais. Or, en ces trois stations, les courants de marée, facteur d'agitation, sont de moins en moins forts.

III - Phosphates.

Le principe du dosage est classique (Harvey, 1948). Dans la méthode de Riley, que nous avons utilisée, le complexe phosphomolybdique est réduit par une solution de sel d'antimoine, ou émétique. Le processus ne nécessite qu'une seule mesure au spectrophotomètre pour chaque échantillon. La couleur du complexe réduit est très constante. Les extinctions corrigées des blancs et de la turbidité ont été mesurées dans des cuves de 4 cm, à 720 m μ . Les résultats s'expriment en μ at.g de phosphore par litre, par référence à une solution étalon de phosphate monopotassique.

Les concentrations maxima obtenues en surface, en janvier 1963, sont élevées (1,4 μ at.g/l au point B ; 0,60 μ at.g au point A). En Manche, hors de la zone côtière, la valeur de 0,5 μ at.g constitue le maximum habituel. Mais, la rigueur de l'hiver 1963 ayant eu pour conséquence une mortalité importante des organismes benthiques, peut expliquer cet excès.

Dès la fin de la première poussée planctonique, la concentration tombe à 0,3 μ at.g. Au cours de l'été, elle va osciller entre 0,15 et 0,37 μ at.g/l.

CONCLUSION

De cette brève étude se dégagent les deux caractéristiques de l'hydrologie régionale :

1° la grande homogénéité de la masse d'eau due à un brassage constant par les courants de marée et les vents ;

2° la concordance entre les facteurs météorologiques locaux et le régime hydrologique qui incite à penser que, pendant la période d'étude, il n'y a pas eu d'apport massif d'eau étrangère, ce qui n'exclut pas, cependant, la présence d'espèces atlantiques dont l'expansion se serait faite de proche en proche.

Sur ces deux points, l'hydrologie de la Manche du côté anglais diffère sensiblement :

— par la présence d'une stratification thermique estivale, élément d'hétérogénéité ;

— par des entrées d'eau atlantique, en direction de la Mer du Nord, plus importantes que sur le côté français.

B. - PHYTOPLANCTON.

par

Jean-René Grall et Guy Jacques

INTRODUCTION

Les travaux de la station de Plymouth (effectués depuis le début du siècle) sont à la base de nos connaissances sur l'écologie du phytoplancton, principalement ceux de Atkins, Harvey et Lebour. Les recherches de ces auteurs permettent de définir, pour la Manche, un schéma de cycle annuel caractérisé par :

— la présence de deux périodes d'abondance maxima ; la plus importante au printemps : « poussée printanière », la seconde en automne : « poussée automnale » ;

— le rôle déterminant de l'énergie lumineuse sur la « poussée printanière » dans les eaux enrichies en sels nutritifs pendant l'hiver ;

— la diminution du phytoplancton en été, coïncidant avec le développement de ses prédateurs, principalement les *Copépodes* ;

— la dominance des *Diatomées* qui représentent l'essentiel du microplancton. Mais une part importante de la photosynthèse semble due au nannoplancton (Atkins 1945), qui passe à travers les mailles des filets fins.

Tenant compte de ces nombreuses données, le but de notre travail est de décrire, près des côtes françaises, les variations du phytoplancton en relation avec les facteurs qui les influencent. Etant donnée la diversité d'aspect du problème, il est intéressant d'utiliser en parallèle plusieurs méthodes dont l'emploi est maintenant généralisé et d'apporter ainsi des données quantitatives qui manquaient en Manche.

MÉTHODES D'ÉTUDE

(Détails techniques de ces méthodes, voir Tableau 1 page 426.)

I - Étude des populations phytoplanctoniques.

a) PRISE AU FILET FIN.

Le filet laisse passer à travers ses mailles une part importante du phytoplancton et donne peu de précision sur le volume filtré.

Ces inconvénients ont fait presque complètement abandonner son emploi pour l'analyse quantitative (Braarud 1958, Steeman-Nielsen 1938).

Cependant il a l'avantage de permettre la récolte d'espèces rares, en raison du grand volume d'eau filtré. En outre, dans le cadre de ce travail, il facilite les comparaisons avec d'autres régions de la Manche.

b) MÉTHODE DE SÉDIMENTATION D'UTERMÖHL.

Dans un travail concernant le cycle annuel, la nécessité d'un procédé rapide de recensement limite à trois les méthodes quantitatives que l'on peut employer (Braarud 1958) :

- la centrifugation (Lohman 1908) ; emploi indiqué pour les comptages de matériel en culture ;

- la filtration (Goldberg, Baker et Fox 1952) ; méthode longue, numération des organismes difficile ;

- la sédimentation (Utermöhl 1931), adaptée au phytoplancton marin par Steeman-Nielsen (1933) ; son emploi se généralise car elle présente de nombreux avantages :

- elle donne une « photographie » de tout le seston de l'eau ;

- elle permet une détermination des organismes et un comptage rapide et précis, du moins pour les espèces de taille moyenne qui dominent en Manche.

Les limites de la méthode proviennent de ce que :

- le fixateur employé détériore de nombreux petits flagellés photosynthétiques ;

- les grandes espèces sont généralement trop peu abondantes pour être valablement comptées dans les petits volumes d'eau utilisés (de 10 à 100 cm³), or ces espèces présentent souvent un intérêt comme indicateur écologique ; par exemple les *Biddulphia* et *Coscinodiscus* qui constituent l'essentiel de la population de filet en hiver sont presque totalement absents des échantillons d'eau ;

- dans le cas d'une forte hétérogénéité spatiale, l'étude de faibles volumes d'eau risque de superposer des phénomènes de répartition dans l'espace à ceux de la succession dans le temps, objet essentiel de cette étude. Cet inconvénient est très fortement diminué en Manche en raison du très fort brassage.

II - Étude des pigments.

Le but poursuivi par cette méthode est double :

- détermination quantitative de la biomasse ;

- estimation de l'état physiologique de la communauté.

a) DESCRIPTION DE LA MÉTHODE.

Les premières mesures des pigments phytoplanctoniques ont été réalisées par des évaluations à l'œil de la couleur verte (Harvey 1934) ou par colorimétrie dans le rouge.

La méthode de Richards et Thompson (1952) a pour but de doser simultanément plusieurs groupes de pigments, contenus dans des extraits acétoniques de populations planctoniques essentiellement végétales. Son principe est la mesure à autant de longueurs d'onde qu'il y a de principaux pigments, des absorptions dans l'intervalle 430-700 m μ . Les absorptions exprimées en densités optiques sont proportionnelles aux concentrations pigmentaires, compte tenu des coefficients d'absorption des pigments aux différentes longueurs d'onde (Tableau 2).

TABLEAU 2
Méthode de détermination des pigments

	Opérations effectuées	Observations
I Collecte du Plancton	— Filtration sur Millipore AA (0,80 μ). — Volume filtré entre 1 et 4 l. — Filtre découpé aux dimensions de la surface de filtration. — Sans addition de MgCO ₃ .	(1) — Selon la densité et la nature du matériel en suspension (2). (3)
II Extraction des Pigments	— Dissolution du filtre humide dans 5 cm ³ d'acétone à 90 p. 100. — Extraction pendant 24 h à l'obscurité et au froid. — Centrifugation à 4.000 tours par minute. Tubes de 15 cm ³ ; centrifugeuse (« International »).	— Le filtre ne se dissout jamais complètement (4). — Le surnageant est limpide. (5)
III Mesures au spectro- photomètre	— Décantation dans les cuves de 1 cm spectrophotomètre Jobin et Yvon. — Lecture des densités optiques à 665, 645, 630, 480 et 430 m μ . — Utilisation des équations de Parsons et Strickland.	— Blanc : acétone 90 p. 100. — La densité optique à 750 m μ donne la turbidité de l'extrait. — Pour le calcul des concentrations des chlorophylles a, b, c, et des caroténoïdes végétaux.

(1) Avec une porosité de 0,80 μ , cette membrane filtrante recueille la plus grande partie, sinon la totalité du matériel pigmentaire figuré.
 (2) Dans les eaux côtières de Roscoff, on ne peut filtrer beaucoup plus. Lors des poussées, 1 l suffit.
 (3) A l'heure actuelle, l'addition de carbonate de magnésium ne paraît pas indispensable à la conservation des échantillons.
 (4) D'après Creitz et Richards (1955), les solutions de filtre millipore ont des absorptions négligeables aux longueurs d'onde utilisées.
 (5) Après centrifugation l'extrait présente parfois une certaine turbidité qui disparaît après nouvelle centrifugation.

b) DISCUSSION.

Les deux problèmes principaux soulevés par cette méthode sont :
 — d'une part, assurer la récupération complète et préserver l'intégrité des pigments ;
 — d'autre part, interpréter les résultats des mesures d'absorption.

1. Récolte et conservation des pigments.

La filtration ayant toujours lieu dans les 24 heures suivant le prélèvement, on admet que la composition pigmentaire subit peu de

modifications. C'est pendant la manipulation qu'elle peut être modifiée. Certains auteurs préconisent l'utilisation de carbonate de magnésium pour empêcher la formation de phaeopigments, mais cela ne semble pas indispensable.

A l'usage il apparaît que les extraits se conservent bien à l'obscurité et au froid pendant 24 heures, à condition que la solution d'acétone soit rigoureusement pure et bien dans la proportion de 90 volumes d'acétone pour 100.

2. Interprétation des résultats.

Mesures des concentrations : les équations calculées par Richards et Thompson révèlent plusieurs anomalies, notamment des valeurs trop faibles pour les coefficients d'absorption des chlorophylles « a » et « b », une prépondérance exagérée de la chlorophylle « c » et une sous-estimation des caroténoïdes végétaux. Parsons et Strickland (1963) en ont tenu compte pour calculer de nouvelles équations que nous avons utilisées (les valeurs de Richards et Thompson sont entre parenthèses) :

— en mg/litre de solution :

chl. « a » = 11,6	D.O 665-0,14	D.O 630-1,31	D.O 645
(15,6)	(0,80)	(2,0)	
chl. « b » = 20,7	D.O 645-4,34	D.O 665-4,42	D.O 630
(25,4)	(4,4)	(10,3)	

— en « mspu »/litre :

chl. « c » = 55,0	D.O 630-16,3	D.O 645-4,64	D.O 665
(109)	(28,7)	(12,5)	
caroténoïdes végétaux = 10 (D.O 480-3 D.O 750)			

(Dans les nouvelles équations les auteurs ne tiennent pas compte des caroténoïdes animaux.)

Précision de la méthode. L'erreur instrumentale peut être importante quand les absorptions sont faibles. Nous avons obtenu des valeurs en moyenne inférieures à 0,100 à 665 mμ et à 0,300 à 430 mμ, en filtrant même jusqu'à 4 litres d'eau. Pour augmenter ces valeurs, il faudrait utiliser des cuves de plus grande longueur relativement au volume.

D'après Richards et Thompson l'erreur est la plus faible pour la chlorophylle « a ». Ils estiment l'erreur expérimentale globale à 14 p. 100 sur la chlorophylle « a », 43 p. 100 pour « c » et 26 p. 100 pour les caroténoïdes. Nos déterminations en double ou triple exemplaire donnent des erreurs maximum de 18 p. 100, 44 p. 100 et 40 p. 100 respectivement pour les trois pigments.

Valeur de la méthode. De nombreux travaux existent qui se basent sur cette méthode, tant pour des populations naturelles que pour des cultures. A l'exception des déterminations de la chlorophylle « a », une étude critique des résultats obtenus laisse planer un doute sur la signification biochimique des éléments pigmentaires issus des expressions de Richards et Thompson (Margalef, 1963). Il faut se garder d'une interprétation trop stricte des termes employés quand on parle ici de chlorophylles « b » ou « c » et de caroténoïdes non astacènes (végétaux).

En raison de la multiplicité des pigments phytoplanctoniques la méthode vaut par l'esprit dans lequel elle oriente les futures recherches (analyse complète des spectres d'absorption). Elle permet aussi bien qu'une autre de mesurer les concentrations de chlorophylle « a » et met en évidence la présence d'autres constituants pigmentaires non négligeables.

Elle est simple et peut être utilisée à bord des bateaux. De ce fait, elle est utilisée en de nombreux endroits, ce qui facilite les comparaisons géographiques.

DÉTERMINATION DES PRINCIPALES PHASES DU CYCLE PAR L'ÉTUDE DE LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE

Dans le domaine du phytoplancton, l'emploi d'*indices de diversité spécifique* (caractérisant la distribution des individus en espèces) facilite l'étude de l'évolution des populations et permet de façon simple de synthétiser leurs caractéristiques essentielles. Aussi l'étude des variations de la diversité spécifique va-t-elle nous permettre de délimiter les différentes phases du cycle, phases qui seront précisées et détaillées dans les chapitres suivants.

I - Indices de diversité spécifique.

Deux indices sont ici utilisés :

— indice de Gleason ; d'emploi simple, il donne de bons résultats.

La diversité d d'un échantillon s'exprime par :

$$d = \frac{s - 1}{\log_e N}$$

(s = nombre d'espèces présentes et N = nombre total d'individus.)

L'établissement de cette formule suppose une répartition logarithmique des individus en espèces, ce qui est souvent vrai dans les populations naturelles ;

— indice de Margalef ; d'emploi plus complexe, il a l'avantage de ne pas supposer une distribution particulière des individus en espèces. La diversité I d'un échantillon (en bits par individu) s'exprime par :

$$I = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{N_a! N_b! \dots N_s} \quad \left| \begin{array}{l} N = \text{Nombre total d'individus.} \\ N_a = \text{nombre d'individus de l'espèce a.} \\ N_b = \text{nombre d'individus de l'espèce b, etc.} \end{array} \right.$$

Les résultats donnés par ces deux indices sont très proches (Fig. 4).

II - Variations de la diversité spécifique à Roscoff.

L'étude de la variation des indices de diversité au point côtier permet de découper deux phases principales dans le cycle :

— une *phase estivale* (avril-octobre 1962) à diversité basse, cer-

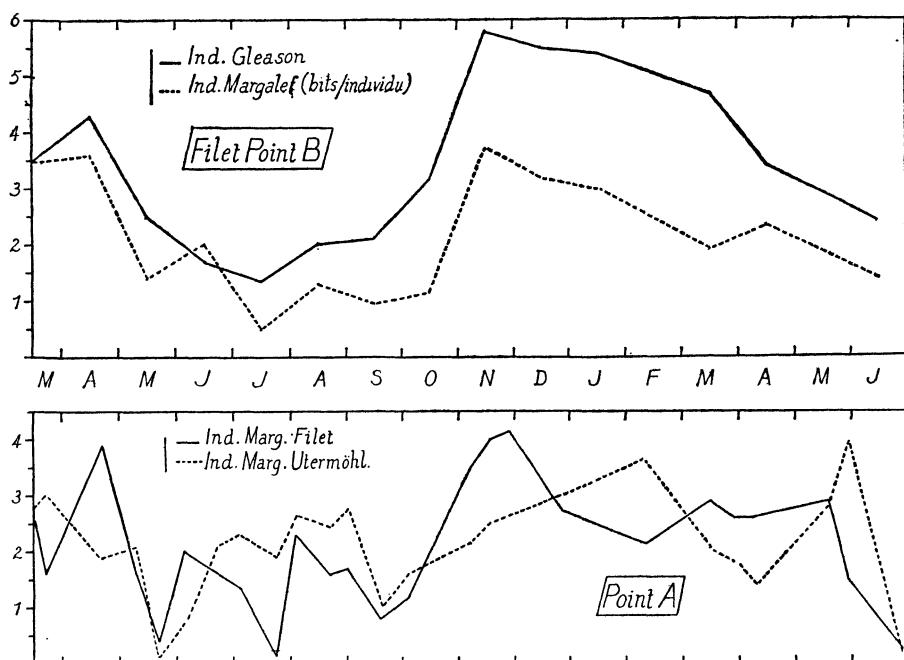


FIG. 4

Variation des indices de diversité spécifique.

taines valeurs étant proches de 0 ; en 1963 cette baisse de l'indice se retrouve quoique moins marquée ;

— une phase hivernale (octobre 1962-avril 1963) à forte diversité ; le passage d'une phase à l'autre coïncide avec le fort brassage de septembre consécutif au refroidissement des eaux de surface.

La signification précise des changements de la diversité, dans l'optique de l'évolution des populations sera étudiée plus loin (p. 450).

POPULATIONS DES DIFFÉRENTES PHASES DU CYCLE (Fig. 5).

L'essentiel de la flore planctonique de Roscoff se compose de Diatomées (32 genres, 88 espèces) ; les Péridiniens, peu abondants (maximum 500/litre) sont cependant assez diversifiés dans les échantillons de filet (12 genres, 31 espèces) ; l'hétéroconté *Halosphaera viridis* revêt une certaine importance. La question des Flagellés autotrophes sera envisagée ultérieurement.

I - Phase estivale.

a) DESCRIPTION AU POINT CÔTIER EN 1962.

Elle s'étend de mai à novembre ; le nombre d'espèces qui la caractérisent est très limité. Successivement, cinq espèces vont dominer

le plancton, représentant au maximum de leur dominance plus de 95 p. 100 de la population totale, du moins dans les prises de filet (Tableau 3).

TABLEAU 3
Population de la phase estivale

ESPÈCES DOMINANTES	1962	Max.	1963	Max.
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	Mai	175-10 ³	Juin	130-10 ³
<i>Rhizosolenia shrubsolei</i>	Mai - Juin	0,7-10 ³	Juin - Juillet	3-10 ³
<i>Guinardia flaccida</i>	Juin - Juillet	2-10 ³	Juin - Juillet	7-10 ³
<i>Nitzschia seriata</i>	Août	3-10 ³	Juillet - Août	230-10 ³
<i>Rhizosolenia stolterfothii</i> ...	Septembre	35-10 ³	Août	30-10 ³
ESPÈCES SECONDAIRES				
Caractéristiques de cette phase	Présentes mais non caractéristiques			
<i>Leptocylindrus danicus</i>	<i>Melosira sulcata</i>			
<i>Chaetoceros subtilis, crinitus,</i>	<i>Skeletonema costatum</i>			
<i>pseudo-crinitus</i>	<i>Rhizosolenia fragilissima, setigera</i>			
<i>Peridinium trochoidum</i>	<i>Chaetoceros decipiens</i>			
	<i>Thalassiothrix nitzschioides</i>			

b) VARIATIONS DANS LE TEMPS ET DANS L'ESPACE.

En 1963 la succession des cinq espèces se retrouve dans ses grandes lignes, mais elle est moins étendue (juin-août) ; *Nitzschia seriata* y est plus important (230.000 c/l contre 3.000) et *Chaetoceros debilis* se développe bien (30.000 c/l) alors qu'il était absent en 1962.

Cette phase estivale a les mêmes caractéristiques aux points A et B et aucune différence notable n'apparaît en fonction de la profondeur de prise.

Les espèces caractéristiques de cette période sont fréquentes sur les côtes de la Manche ; en baie de Seine, Lafon et col. (1955) schématisent ainsi la population estivale : « population néritique, avec peu d'espèces ; développement massif d'une espèce anihilant celui des autres » (*Rhizosolenia shrubsolei* et *stolterfothii*). A Plymouth les « pics » estivaux sont dus à de petites espèces, *Rhizosolenia delicatula*, *stolterfothii*, *Skeletonema costatum*, *Guinardia flaccida*, *Nitzschia delicatissima* et *Ceratium fusus* (Mare 1940, Harvey et col. 1935).

c) CONCLUSION.

Les espèces caractéristiques de cette phase sont des Diatomées néritiques, vraiment planctoniques, de tailles petite et moyenne, en chaînes généralement longues.

L'essentiel de la population n'étant représenté que par quelques espèces, l'image qu'en donnent les prises de filet et celle qu'en donnent les prises d'eau sont très proches.

II - Phase hivernale.

Le remplacement des espèces vraiment planctoniques de l'été par une population à caractère thycopélagique est brusque. Au début

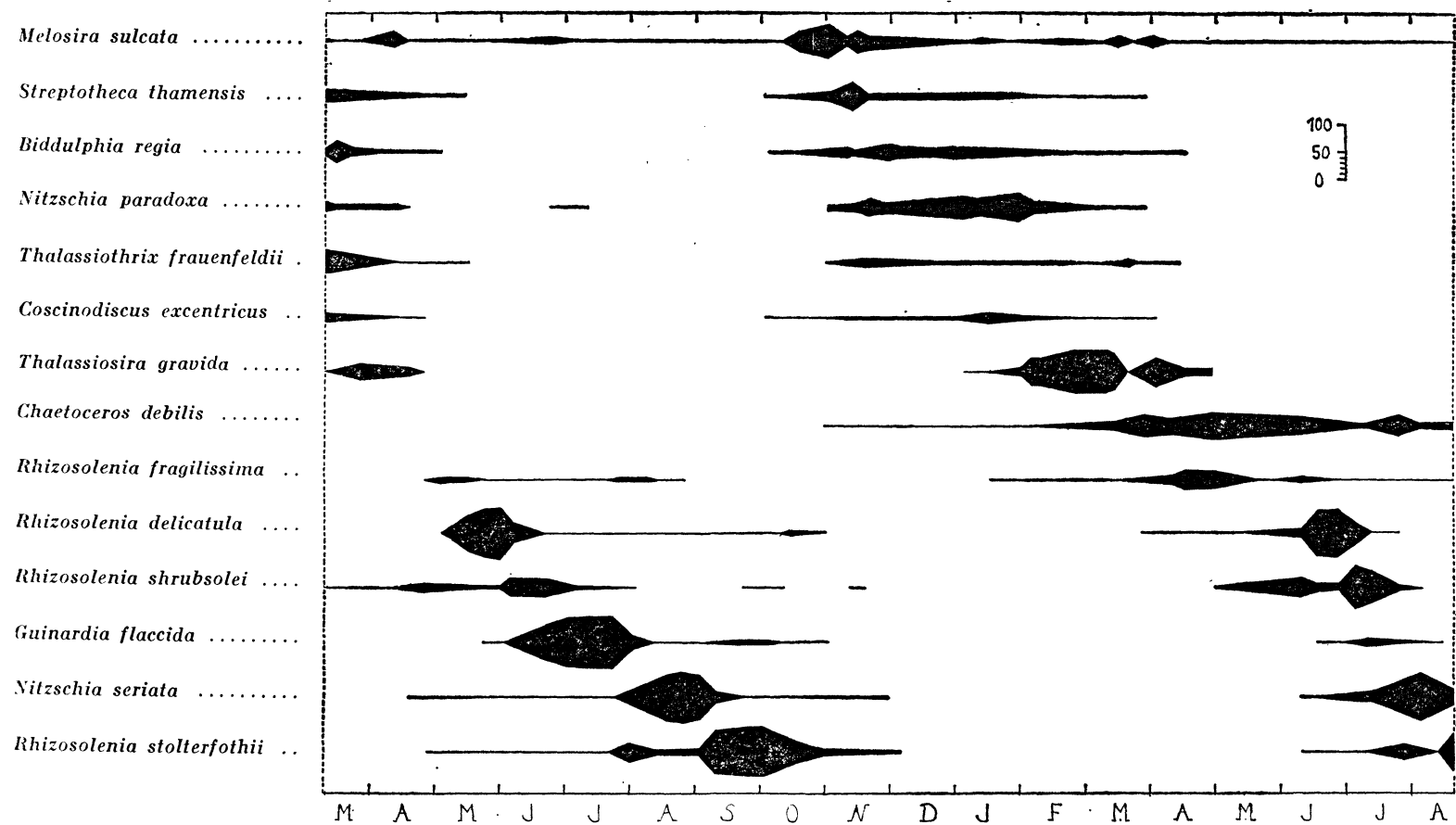


FIG. 5
Variations des principales espèces de flet au point «B» (pourcentage de la population totale).

d'octobre, le plancton se compose surtout de *Rhizosolenia stollterfothii* ; à la fin du mois, sa composition est bien plus hétéroclite et, dans toute la phase hivernale, aucune espèce ne représentera plus de 30 p. 100 de la population totale. Ce changement brusque est dû au fort brassage des eaux qui amène en surface des Diatomées benthiques et qui, joint à la diminution de l'insolation, conduit au développement d'espèces n'exigeant pas de bonnes conditions de photosynthèse.

La population hivernale est formée de trois contingents d'espèces d'origines diverses ; dans leur ordre d'importance quantitative, les contingents benthique, néritique et océanique (ce dernier quantitativement négligeable). Ces espèces ne dépassent pas 10.000 cellules/litre : *Melosira sulcata* est l'espèce principale (Tableau 4).

TABLEAU 4
Population de la phase hivernale (filet)

CONTINGENT BENTHIQUE	CONTINGENT NÉRITIQUE
+ <i>Melosira sulcata</i> <i>Navicula</i> (plus. esp.) Autres espèces benthiques : (<i>Liemophora</i> , <i>Grammatophora</i>)	+ <i>Streptotheca thamensis</i> + <i>Biddulphia regia, sinensis</i> + <i>Coscinodiscus radiatus</i> + <i>Nitzschia paradoxa</i> + <i>Halosphaera viridis</i> ; + <i>Thalassiothrix frauenfeldii</i> — <i>nitzschiioides</i> + <i>Ceratium fusus, furca, horridum</i> ; + <i>Chaetoceros eibenii, simplex</i> , etc.
CONTINGENT OcéANIQUE	
<i>Coscinodiscus centralis, stellaris</i> <i>Planktonellia sol</i> <i>Corethron criophilum</i> <i>Rhizosolenia robusta, styliiformis, calcaravis, alata</i> <i>Chaetoceros danicus, peruvianus, decipiens, convolutus, didymus</i> . <i>Dinophysis acula, tripos</i> <i>Ceratium pentagonum, candelabrum</i> , etc.	
Les espèces quantitativement importantes sont précédées d'une croix (+).	

Les espèces hivernales sont généralement représentées par des individus isolés ou en chaînes courtes, de grande taille et à fortes ornementsations, tous caractères opposés à ceux de la population estivale.

Les grandes espèces de cette période sont très bien retenues par le filet ; l'image réelle de cette population, telle qu'elle apparaît au microscope inversé en est très différente car les espèces précédentes sont trop peu abondantes pour être bien représentées dans de faibles volumes d'eau, où apparaissent surtout *Melosira sulcata* et de petites Diatomées benthiques (*Navicula*, *Nitzschia closterium*, *Gyrosigma*, etc.).

Les caractéristiques de cette phase sont les mêmes dans les zones côtière et du large ; il n'y a pas de variations avec la profondeur.

III - Période de transition "printanière".

Il y a à Roscoff une période de faible production, « l'hiver » et une de forte production, « l'été ». L'augmentation du stock phyto-

planctonique, qui dépend des conditions extérieures, marque le début de la phase estivale ; ce passage hiver-été s'est fait rapidement en 1962 au mois de mai, lors du développement massif de *Rhizosolenia delicatula* et en 1963 au point du large en juin.

a) POINT CÔTIER, 1963.

En 1963, au point côtier, le développement du phytoplancton s'est amorcé dès janvier ; à côté des espèces hivernales qui demeurent, se développent de petites Diatomées vraiment planctoniques, à fort pouvoir de multiplication. Ce développement précoce tient aux conditions d'insolation et à la faible profondeur. De janvier à juin il y a donc en 1963 une période de transition vers la flore estivale type (Tableau 5).

TABLEAU 5
Population de la période de transition printanière

ESPÈCES DOMINANTES	Max.	ESPÈCES SECONDAIRES
<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i>	23.000 c/l	<i>Chaetoceros danicus</i> , <i>densus</i> , <i>teres</i> , <i>compressus</i>
<i>Thalassiosira gravida</i>	20.000 —	<i>Ditylum brightwelli</i>
<i>Skeletonema costatum</i>	14.000 —	<i>Cerataulina bergoni</i>
<i>Lauderia borealis</i>	4.000 —	<i>Asterionella japonica</i>
<i>Rhizosolenia fragilissima</i>	26.000 —	
<i>Chaetoceros debilis</i>	30.000 —	

Si le nombre d'espèces recueillies au filet et dans les prises d'eau est semblable, les *Thalassiosira gravida*, en raison de leur taille, ont une importance plus grande que les *Thalassiosira nordenskiöldii* et *Skeletonema costatum* dans les prises de filet alors qu'elles sont aussi abondantes.

b) POINT DU LARGE 1963.

Les conditions pour le développement d'une population active n'ayant été atteintes qu'en juin, la population hivernale très pauvre est demeurée ; en mai-juin les échantillons de filet se composent même de 55 p. 100 d'*Halosphaera viridis* et 38 p. 100 de Péridiniens ce qui est tout à fait aberrant pour la Manche (moins de 100 c/l). En juin, la phase estivale débute par l'explosion de *Rhizosolenia delicatula*, comme en 1962.

c) CONCLUSION.

Les conditions précoces favorables au développement d'une population active dès janvier en 1963, ne sont réalisées que dans une étroite bande côtière. Qualitativement parlant, il y a une phase hivernale à forte diversité de grandes espèces se multipliant peu et une phase estivale à petites Diatomées très actives ; ce n'est que le départ précoce de cette prolifération, au point côtier, qui autorise à individualiser cette période printanière.

VARIATIONS QUANTITATIVES

Introduction

Les deux méthodes qui nous servent à mesurer les variations quantitatives sont couramment employées, mais rarement en parallèle. Leur utilisation simultanée permet, dans une certaine mesure, de corriger leurs défauts, chacune d'elles étant l'objet de nombreuses critiques (Strickland, 1960).

La numération cellulaire dans de petits volumes d'eau élimine en grande partie les cellules de dimensions extrêmes; à l'opposé, les évaluations de pigments conduisent à une surestimation du phytoplancton vivant.

Cependant, l'évolution du phytoplancton au cours de l'année, suivie par l'une ou l'autre méthode, est similaire, avec ses deux phases principales. Ces périodes s'opposent aussi bien par les concentrations moyennes en cellules/litre que par les teneurs en pigments et les rapports interpigmentaires.

I - Description du cycle planctonique (Fig. 6)

a) Il suffit de considérer le Tableau 6, calculé sur des moyennes, pour délimiter les phases hivernale et estivale.

TABLEAU 6
Moyennes des pigments et rapports pigmentaires aux points A et B

		Annuelle		Hiver		1962 été		1963	
		B	A	B	A	B	A	B	A
µg/l.	chl. "a" ...	0,76	0,57	0,39	0,31	0,87	0,74	1,02	0,68
	chl. "b" ...	0,27	0,20	0,22	0,18	0,33	0,31	0,28	0,21
µs.p.u/l	chl. "c" ...	0,72	0,54	0,43	0,46	0,89	0,53	0,85	0,64
	caroténoïdes	1,10	0,85	0,79	0,56	1,27	1,00	1,24	1,00
Rapports	b/a	0,35	0,35	0,56	0,60	0,37	0,41	0,27	0,30
	c/a	0,94	0,94	1,10	1,50	1,00	0,70	0,80	0,90
	carot./a	1,40	1,40	2,00	1,80	1,40	1,10	1,20	1,60

b) PHASE HIVERNALE.

La phase hivernale se caractérise par son extrême pauvreté et les faibles variations de la biomasse :

— en nombre de cellules ; la concentration moyenne à la station côtière ne dépasse guère 10.000 c/l. Les variations sont peu importantes d'une sortie à l'autre ;

— en concentration de pigments ; la chlorophylle « a », pigment fondamental, se maintient à un niveau très bas, constamment inférieur

à $0,76 \mu\text{g/litre}$ (ou $1,10$ d'après les expressions de Richards et Thompson) qui est la moyenne de l'année.

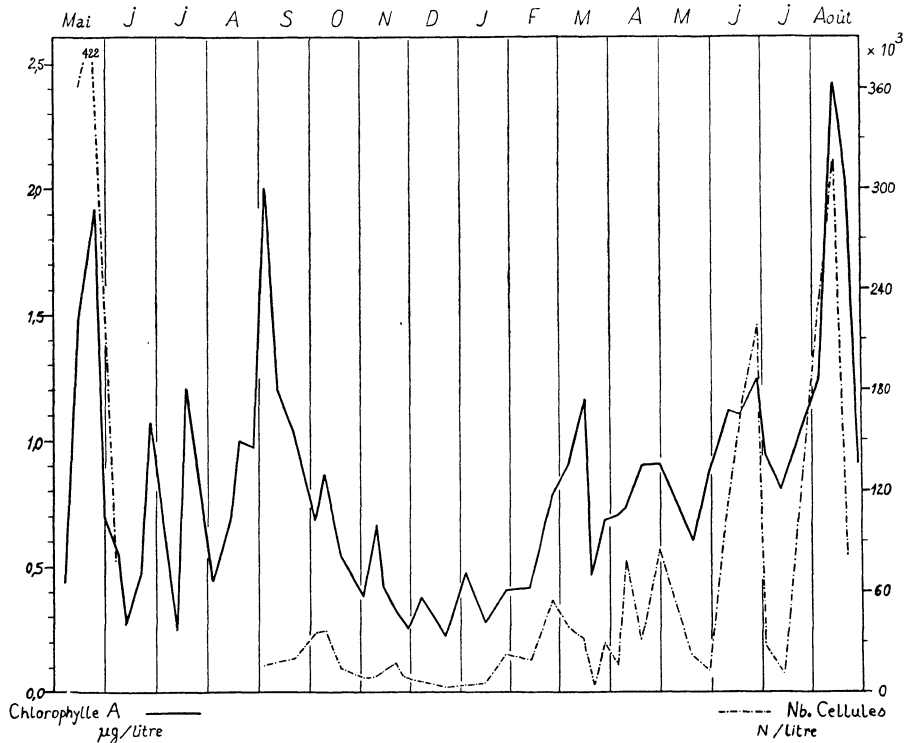


FIG. 6 A

Variations quantitatives du phytoplancton (en nombre de cellules par litre et microgrammes de chlorophylle A par litre).

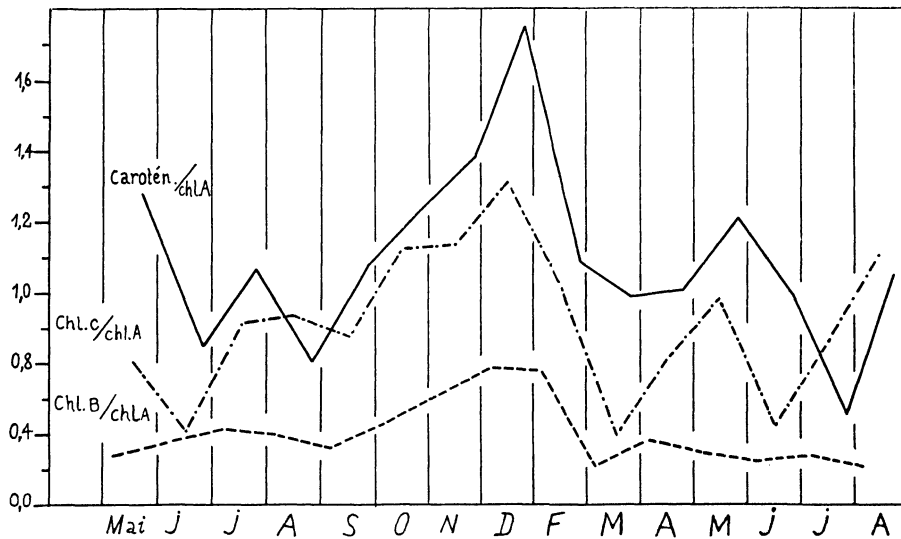


FIG. 6 B

Moyennes mensuelles des rapports interpigmentaires.

La chlorophylle « c » et les caroténoïdes végétaux n'atteignent pas non plus à cette époque la valeur moyenne de nos eaux (respectivement 0,72 et 1,10 $\mu\text{spu/litre}$).

Seule la chlorophylle « b » est quantitativement moins réduite avec une moyenne de 0,22 μg , la moyenne générale étant de 0,27.

Si les différents pigments sont tous en régression pendant la période hivernale, cette régression est différentielle. La quantité de chlorophylle « a » ne représente que 51 p. 100 de la moyenne annuelle, la chlorophylle « c » atteint 60 p. 100, les caroténoïdes végétaux 71 p. 100 et la chlorophylle « b » 81 p. 100. C'est donc la chlorophylle « a » qui subit la plus forte réduction.

Le deuxième point notable est que cette évolution est progressive. Dès la fin de septembre, les rapports des chlorophylles « b » et « c » et des caroténoïdes à la chlorophylle « a » augmentent régulièrement jusqu'à la mi-janvier, date à laquelle la diversité pigmentaire est maximum (Fig. 6). L'absorption devient relativement plus considérable dans les courtes longueurs d'onde, comme s'il y avait alors une déficience en chlorophylle « a ».

La population hivernale clairsemée où dominent les Diatomées benthiques semble mener une vie ralentie et s'enrichit en pigments « secondaires ». A la fin de décembre, toute vie planctonique disparaît ; les minima sont atteints ; au point côtier on enregistre 3.000 c/l et 0,20 μg de chlorophylle « a »/l.

Les moyennes hivernales au point « A » sont encore plus faibles qu'à la côte et les rapports entre les pigments « secondaires » et la chlorophylle « a » plus élevés, à l'exception des caroténoïdes végétaux.

Mais les prises d'eau en ce point ont été beaucoup moins fréquentes et l'on ne peut rien en conclure. Une radiale, faite jusqu'à 13 milles, en novembre, montre une distribution homogène des concentrations cellulaires.

c) PHASE ESTIVALE.

L'étude de deux étés consécutifs permet de dégager les caractères communs de cette période estivale. La comparaison montre que si l'été se caractérise par la saison des « poussées » du phytoplancton, celles-ci varient en importance et en durée d'une année à l'autre.

1. Production planctonique estivale.

Elle se définit par sa richesse et les variations de la biomasse :

a) en nombre de cellules. Début juin, la quantité de cellules passe de 490.000 c/l à 10.000, en 1962. Des quatre pics estivaux du premier été le premier, dû à *Rhizosolenia delicatula* et le dernier, en septembre, à *Rhizosolenia stolterfothii* sont les plus considérables avec 490.000 c/l et 260.000. En 1963, on enregistre un maximum de 215.000 *Rhizosolenia delicatula* ;

b) en concentration de pigments. Les maxima de chlorophylle « a » diffèrent peu d'une année à l'autre : 1,9 μg en 1962, 2,4 μg en 1963, ce qui représente une biomasse cinq fois supérieure à la moyenne hivernale.

Parallèlement les chlorophylles « b » et « c » et les caroténoïdes sont du même ordre de grandeur les deux années ; leurs maxima coïncident avec ceux de la chlorophylle « a », tout en étant moins marqués.

2. Opposition entre les deux étés.

Ils se différencient par la durée, l'amplitude des variations et la richesse moyenne en pigments.

La fin de chaque période estivale se marque par la chute irrémédiable des valeurs en septembre-octobre ; c'est un fait général. La durée de la saison tient surtout au départ de la phase estivale ; ce départ est brusque en 1962 où la population très pauvre d'avril (4.000 c/l ; 0,43 µg de chlorophylle « a ») est rapidement remplacée par une population active et abondante, en mai (490.000 c/l).

En 1963, il y a une phase de transition de janvier à juin, phase mieux individualisée sur le plan qualitatif. L'augmentation de la richesse planctonique est progressive à partir de janvier ; les minima sont de 13.000 c/l, 0,60 µg de chlorophylle « a » contre 0,20 en 1962. Pour un même nombre de prises, la moyenne de 0,71 µg est dépassée 11 fois en 1962 et 16 fois en 1963 (sur 22 prises).

Les relations interpigmentaires diffèrent aussi les deux années.

TABLEAU 7
Pourcentage des rapports interpigmentaires moyens d'été en prenant pour base les valeurs d'hiver

	Été 1962	Été 1963	Hiver
chl. « b »/chl. « a » ...	66 p. 100	48 p. 100	100 p. 100
caroténoides/chl. « a » ...	70 p. 100	60 p. 100	100 p. 100
C chl. « c »/chl. « a » ...	99 p. 100	72 p. 100	100 p. 100

Il est remarquable cependant de constater que l'ordre de réduction des pigments « secondaires », par référence aux quantités de chlorophylle « a », reste le même chaque année. Les populations de l'été 1963 ont été particulièrement riches en chlorophylle « a », presque à l'exclusion de tout autre forme de pigments.

II - Le problème du nanoplancton

1. NATURE DU NANNOPLANKTON.

Le nanoplancton est la fraction du phytoplancton qui passe à travers les mailles des filets fins (60 µ). Ce critère de dimension n'individualise pas une unité bien tranchée.

a) dans nos mesures, une part importante du nanoplancton est constituée par de petites Diatomées (*Skeletonema costatum*, *Thalassiosira nordenskioldii*, *Rhizosolenia delicatula*) : la teneur en chlorophylle dans 25 échantillons, filtrés au préalable sur la soie à plancton, a toujours été élevée. Elle représentait de 75 à 100 p. 100 de la valeur obtenue sur le même échantillon non filtré. Cela semble être le cas général (Yentsch et Ryther, 1958). Le pourcentage n'a baissé qu'exceptionnellement.

Exemple : 55 p. 100 le 9-10-1962 (dominance de *Rhizosolenia stolterfothii*) ; 61 p. 100 le 4-1-1963 (matériel détritique : D.O. 430/665 = 9,1) ;

b) au sein des Dinophyceae, ce sont surtout les Gymnodiniaceae qui sont représentés, spécialement en hiver, à raison d'une centaine d'individus par litre ;

c) les Flagellés autotrophes sont certainement importants. Nous avons eu la possibilité de compter les quantités d'une Cryptomonadine. Elle était plus abondante près de la côte et en été, avec un maximum de 1.600.000 cellules le 12 juillet 1963.

Mais la méthode d'Utermöhl n'est pas propice à l'étude de ces Flagellés dont la biomasse se révèle difficile à évaluer directement.

2. CELLULES ET PIGMENTS.

La comparaison entre les résultats quantitatifs des comptages et des mesures de pigments peut éventuellement fournir une estimation indirecte de l'importance des Flagellés autotrophes (Riley et all. : 1949, Hulburt et all., 1960).

Sur l'ensemble des échantillons de surface récoltés au point B, le rapport nombre de cellules par unité de pigment est faible, particulièrement aux périodes de pauvreté planctonique, c'est-à-dire en hiver et lors des dépressions succédant aux poussées estivales. Il présente une certaine variation saisonnière, qui est parallèle à celle du nombre de cellules, allant en croissant de l'hiver à l'été (Tableau 7).

TABLEAU 8

Rapport : $\frac{\text{nombre de cellules par } \mu\text{g chlorophylle a}}{\text{nombre de cellules par } \mu\text{g chlorophylle totale}}$

Valeur caractéristiques	Cellules / μ chl. a	Cellules / μ chl. totale	Observations (Dates et dominances)
Minima	7,10 ³	3,10 ³	Janvier 1963
Maxima	250,10 ³	132,10 ³	Mai 1962 : <i>Rhizosolenia delicatula</i> 99 p. 100.
	160,10 ³	70,10 ³	Août 1963 : <i>Rhizosolenia delicatula</i> et <i>Nitzschia seriata</i> 78 p. 100.
Moyenne hivernale .	21,10 ³	11,10 ³	Septembre à janvier 1963
Moyenne printanière	41,10 ³	27,10 ³	Février à mai 1963
Moyenne estivale ..	97,10 ³	52,10 ³	Juin à août 1963

Le nombre de cellules par unité de pigments étant d'autant plus faible que les cellules sont plus grandes (Paasche, 1960), la tendance à une diminution des tailles au cours du cycle pourrait expliquer cette variation saisonnière. Mais les grandes Diatomées hivernales abondantes dans le filet, ne sont pas quantitativement importantes. Elles peuvent contribuer cependant à une diminution du rapport.

D'autre part, la biomasse pigmentaire est représentative de l'ensemble du seston et les pigments détritiques mis en évidence par les valeurs élevées du quotient des densités optiques 430 et 665 m μ (Margalef, 1963) caractérisent la même période d'octobre à janvier. Leur rôle ne doit pas être négligeable. Néanmoins, les valeurs moyennes du rapport cellules/pigments restent en-dessous des résultats enregistrés dans d'autres régions. Cet « excès » de pigments, particulièrement apparent lorsque la densité des Diatomées est réduite, peut provenir de la présence de Flagellés autotrophes.

RELATIONS AVEC LES FACTEURS DU MILIEU

Les variations du « standing crop » (quantité instantanée) dépendent du jeu de deux groupes de facteurs antagonistes :

— *les facteurs de production* dont les variations, dans certaines limites, sont de même sens que celles qu'ils provoquent dans le phytoplancton : sels nutritifs, énergie lumineuse (température) ;

— *les facteurs de réduction* dont les variations sont de sens opposé à celles du phytoplancton : « grazing » (consommation par le zooplancton), turbulence verticale de l'eau, sédimentation.

I - Facteurs de production

a) *Phosphates.*

Dans de nombreuses régions, le manque de sels nutritifs (surtout phosphates) limite la croissance du phytoplancton, même quelquefois en Manche (Atkins 1928). Il ne semble pas qu'à Roscoff ils aient jamais été limitants ; très abondants en janvier au point « B » (1,50 μ at.g/l) ils sont ensuite consommés par la poussée printanière mais restent à des valeurs non limitantes (0,25 μ at.g/l).

b) *Energie lumineuse.*

L'insolation est le facteur qui joue le rôle essentiel dans l'évolution du cycle annuel. Au point côtier, les sels nutritifs sont abondants et le fond limite la zone de mélange à 20 m ; il en résulte que la croissance du phytoplancton évolue parallèlement à l'énergie lumineuse disponible, ce qui est très net en 1963, au printemps (Fig. 7).

La diminution de l'éclairement en juillet-août 1962 peut expliquer en partie la diminution du phytoplancton au cours de ces deux mois.

La pauvreté hivernale générale en Manche est due au manque de lumière et la croissance ne peut reprendre que lorsque l'énergie lumineuse dépasse une certaine valeur.

La température a peu d'action directe ; elle est en moyenne favorable à la prolifération des Diatomées ; les températures basses favo-

risent *Thalassiosira gravida* et *nordenskiöldii*, les températures plus élevées, *Guinardia flaccida* et les *Rhizosolenia*.

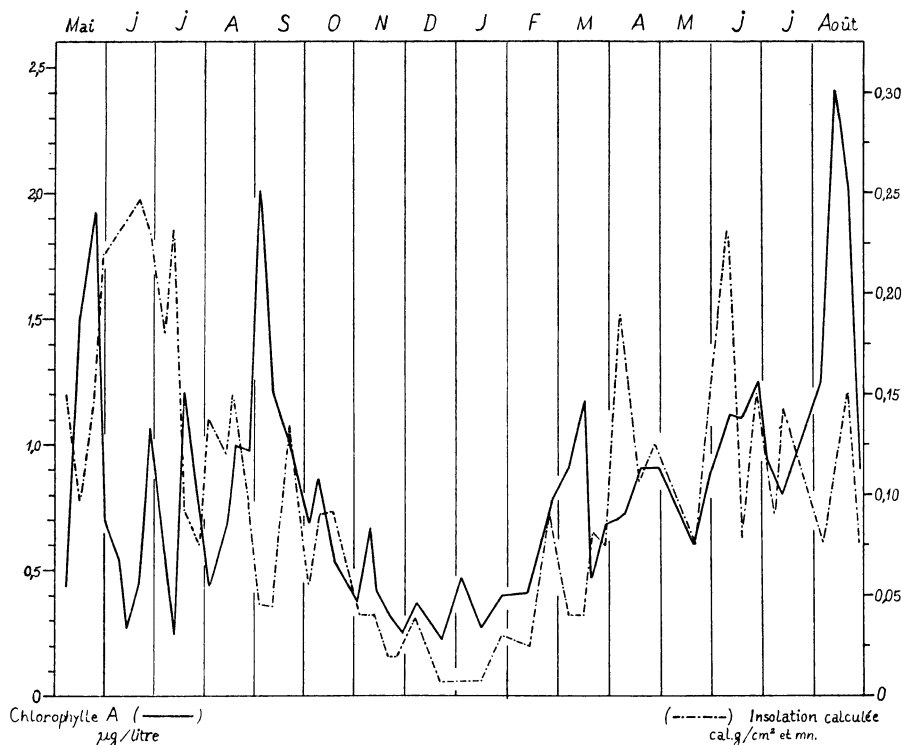


FIG. 7

Cycles du phytoplancton et de l'énergie lumineuse (nébulosité).

II - Facteurs de réduction

a) « Grazing ».

Pour Harvey et col. (1935), la diminution du phytoplancton en été est essentiellement due au « grazing ». De son côté, Steeman-Nielsen (1958) explique la relation inverse phytoplancton-zooplancton plutôt comme le résultat de la dynamique plus rapide du premier.

Cette relation inverse est apparente à Roscoff (Fig. 8). En été 1962, le maximum du zooplancton suit celui du phytoplancton. En 1963, l'augmentation du stock phytoplanctonique dès janvier-février au point côtier, est suivi, en mars, d'une augmentation des Copépodes qui restent, à même époque, à des valeurs basses au point « A » où le phytoplancton est resté pauvre.

b) Turbulence verticale de l'eau.

Pour expliquer le peu d'ampleur de la pousse printanière dans les eaux agitées, mais riches en sels nutritifs, de la baie de Fundy, Gran et Braarud (1935) montrèrent qu'une pousse n'était possible que si la

zone de mélange était inférieure à la zone euphotique. Au point « B », il en est toujours ainsi (profondeur = 20 m).

Au point du large, la profondeur est de 90 m et la multiplication intense des Diatomées n'est possible que si la stabilité de l'eau et l'intensité lumineuse sont suffisantes pour les maintenir dans une zone favorable à la photosynthèse ; ces conditions ne se réalisent qu'en juin 1963 à la suite du réchauffement des eaux de surface.

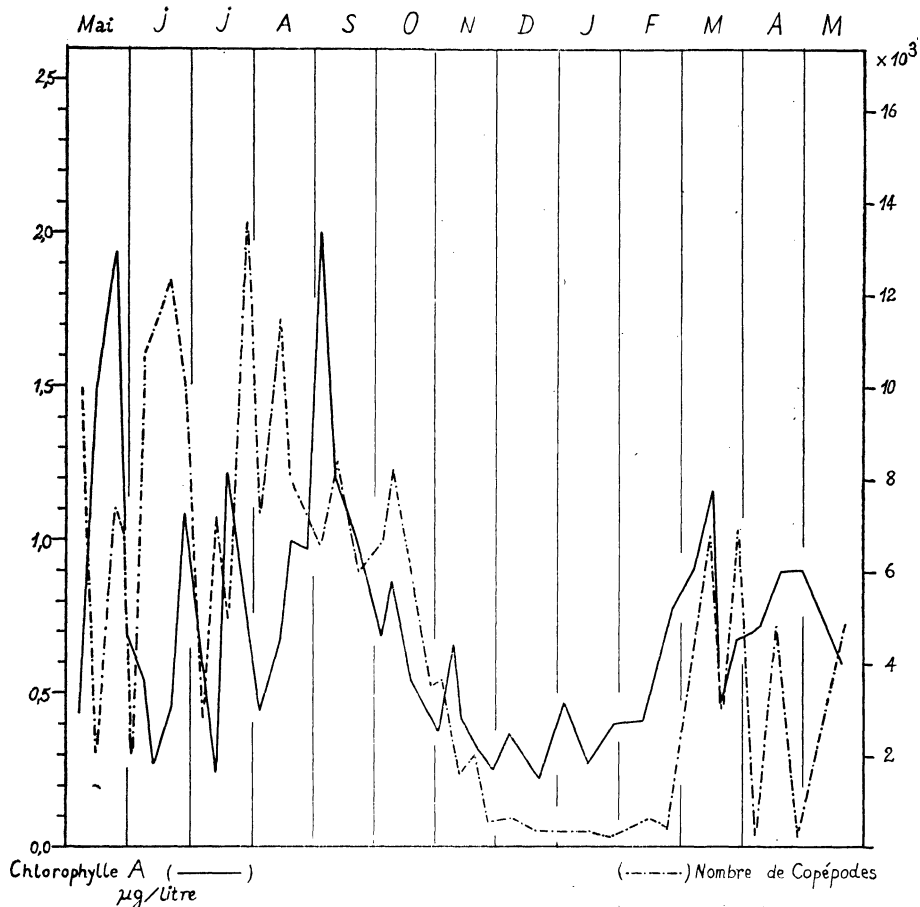


FIG. 8

Relations phytoplancton - Copépodes dans les eaux de surface.

Cette période printanière 1963 exceptée, le phytoplancton est très semblable aux deux stations « A » et « B », avec cependant un gradient quantitatif positif vers la côte. L'homogénéité verticale est presque constante.

En dépit de l'intensité du brassage vertical, la sédimentation n'est pas un phénomène négligeable, surtout pour les espèces lourdes telle *Melosira sulcata* qui, par ce fait, est un bon indicateur de l'intensité du mélange vertical.

CARACTÉRISTIQUES PRINCIPALES DU CYCLE ÉTUDIÉ

1) Variations qualitatives

a) *Diversité spécifique* (Fig. 4).

A Roscoff, les phénomènes de *transport* paraissent limités ; la *séquence* de population observée n'est donc le reflet que de la *succession* naturelle des espèces ; on devrait s'attendre, comme l'ont montré les auteurs espagnols principalement Margalef (1958, 1961) à une augmentation de la diversité spécifique, lorsque la succession avance, ce qui représente une adaptation du système vers une meilleure utilisation de l'énergie. Ce schéma ne semble pas respecté en Manche où la diversité baisse (surtout celle des échantillons de filet) en été, pour augmenter quand apparaît la population caractéristique des phases de mélange, en octobre. Cette succession anormale en Manche a déjà été signalée (Margalef, Munoz, Herrera, 1957) comme étant le résultat d'un phénomène de transport. La constance de ce type d'évolution, jointe aux résultats hydrologiques font douter de cette explication. Les variations de la diversité spécifique peuvent s'expliquer ainsi :

— en hiver la diversité est forte, d'une part en raison de l'apport benthique (assimilable à un transport), d'autre part en raison du peu d'insolation qui, ne permettant pas une photosynthèse active, réduit la compétition interspécifique ;

— au « printemps », la diversité spécifique est encore forte car les facteurs de croissance sont en moyenne favorables à une multiplication des petites Diatomées ; l'éclairement est encore trop faible pour permettre le développement massif d'une espèce à pouvoir de multiplication élevé ;

— en été, la diversité diminue vraisemblablement parce que les facteurs du milieu (lumière, sels nutritifs, « grazing ») atteignent des valeurs extrêmes ce qui favorise la compétition entre espèces. Cette idée, qu'en été l'environnement exerce des « pressions sélectives » sur le phytoplancton, a été avancée pour expliquer la succession en Mer des Sargasses (Hulburt, Ryther, Guillard, 1959). D'ailleurs, en 1963, l'éclairement estival est inférieur à celui de 1962, la diversité y est plus forte.

b) *Diversité pigmentaire*.

La diversité spécifique représente une synthèse des données fondamentales relatives à une population dont l'élément de base est l'individu. Si l'on prend comme unité le système des pigments assimilateurs, il évolue le plus souvent dans le temps d'une façon régulière. Le mécanisme de la succession du phytoplancton reste encore mal connu mais l'observation des communautés planctoniques naturelles et en cultures a montré que la succession s'accompagne d'une diversification croissante des pigments (Margalef, 1963).

Il y a accroissement des concentrations relatives des chlorophylles « b » et « c » au détriment de la chlorophylle « a » dans une population

vieillissante. Au contraire en période de croissance active la chlorophylle « a » est prépondérante. Cette évolution est très générale, se produisant aussi bien en culture où le nombre d'espèces est très limité que pour les populations naturelles bien plus diversifiées.

Afin de représenter cette évolution enregistrée par les pigments, l'étude du rapport entre les densités optiques à 430 et à 665 m μ semble prévaloir dans de nombreux travaux ; on l'utilise sous le nom d'indice de diversité pigmentaire (Margalef, 1961).

A Roscoff, la moyenne obtenue pour ce rapport est de 4 pour la durée d'étude. D'octobre jusqu'à janvier cette valeur est très régulièrement dépassée. En été, ce rapport est presque toujours inférieur à cette valeur, tant en 1962 qu'en 1963.

Sur le plan des informations pigmentaires se retrouvent donc les deux périodes principales du cycle (Tableau 9).

TABLEAU 9
Rapport (Densités optiques 430/665) au cours du cycle

	Phase hivernale (Octobre-Janvier)	Phase estivale	
		(Avril-Septembre)	(Février-Août)
Moyenne	5,1	3,6	3,3
Intervalle (mini-maxi)	4,0 à 9,1	1,1 à 5,0	2,0 à 3,8

c) *Composition spécifique.*

Lors de l'évolution du cycle il y a passage d'une flore de Diatomées petites, peu ornementées, en chaînes longues et à pouvoir de multiplication élevé (ex. : *Skeletonema costatum*, *Rhizosolenia delicatula*, *Thalassiosira gravida*...) à une flore d'espèces de grande taille ornementées, en individus isolés ou chaînes courtes, à faible pouvoir de multiplication (ex. : *Biddulphia*, *Coscinodiscus*, *Ceratium*...). Cette évolution est classique.

2) Variations du stock phytoplanctonique

TABLEAU 10
Facteurs principaux déterminant l'évolution du stock planctonique ou « Standing crop » (S.C.).

		Sens de variation des facteurs		Sens de variation du S. C.	
		Favorables à une augmentation du S. C.	Favorables à une diminution du S. C.		
Phase de production	Printemps	Sels nutritifs ++	Turbulence +	B (20 m)	A (10 m)
		Lumière +			
	Été	Lumière ++	"grazing" +		
		Stabilité +	Sels nutritifs -	(1)	(1)
Phase de réduction	Hiver	Apport Diatomées benthiques +	Lumière --	—	—
			Turbulence ++		

(1) S. C. maximum, mais très fluctuant.

De notre étude il ressort que la quantité de lumière reçue par les algues joue un rôle fondamental dans les eaux de Roscoff. Cette quantité dépend :

— d'une part, de l'insolation ;

— d'autre part, de la profondeur de la zone de mélange ; près de la côte le fond se limite à 20 mètres et les algues ne sont jamais dans de mauvaises conditions de photosynthèse, pour peu que l'éclairement en surface soit suffisant ; au point « B » les courbes insolation-phytoplancton se suivent et l'augmentation du stock commence dès janvier. Au point du large, elle ne commence qu'après une certaine stabilisation thermique limitant la zone de mélange.

CONCLUSION

1. Au terme de cette étude, deux points semblent devoir être soulignés. Le premier concerne le caractère particulier de l'aire marine envisagée, qui simplifie certains problèmes posés par l'écologie du phytoplancton et met en opposition cette zone avec les côtes anglaises de la Manche.

Le second porte sur l'éventail des méthodes utilisées. La succession des Diatomées, élément principal du phytoplancton de notre région, est représentée avec une bonne précision quantitative. Le filet fin d'autre part complète cette vue, en éliminant le facteur d'hétérogénéité spatiale à petite échelle. Enfin la mesure des pigments permet de considérer l'ensemble du seston pigmenté.

Sur cette masse d'eau peu profonde et très brassée, les conditions météorologiques jouent un rôle essentiel. Le cycle de l'insolation entraîne la coupure, en deux périodes bien définies, du système phytoplanctonique. En hiver, l'énergie lumineuse limite la croissance des Diatomées.

Elle favorise l'accumulation des pigments détritiques et peut-être allogènes (Flagellés autotrophes). Diversité spécifique et diversité pigmentaires sont élevées. Dès que l'énergie lumineuse s'accroît, les Diatomées planctoniques se développent. Au cours de la période estivale, d'autres facteurs (stabilité de l'eau, sels nutritifs) entrent en jeu, qui déterminent la durée de la phase productive et la nature des populations planctoniques.

Ainsi la « poussée printanière » n'est pas un phénomène obligatoire. Le développement maximum du phytoplancton paraît lié au niveau atteint par les facteurs de l'environnement. Les concentrations maximales, surtout monospécifiques, représentent l'aspect le plus poussé de la compétition entre espèces. Elles coïncident avec une diversité pigmentaire réduite, liée à une bonne corrélation entre les biomasses pigmentaires et les nombres de cellules de Diatomées.

2. Mais cette étude a surtout soulevé plus de problèmes qu'elle n'en a résolus. Les méthodes employées sont imparfaites. La détermination multichromatique des pigments souffre d'un certain manque de rigueur vis-à-vis des multiples formes de pigments du phyto-

plancton. L'absence de recensement des flagellés autotrophes constitue une lacune importante.

En raison des relations directes qui unissent les conditions météorologiques, le milieu environnant et les populations phytoplanctoniques, et des variations brutales qui affectent ces éléments, une investigation plus serrée dans le temps s'avère indispensable. Il faudrait également accumuler des données précises sur certains facteurs du milieu, en particulier des sels nutritifs, l'énergie lumineuse et la stabilité verticale de l'eau.

Summary

Seasonal variations of phytoplankton and coastal hydrography at Roscoff (from February, 1962, to September, 1963), followed at two places: Stations B, 20 m. depth, and A, 90 m. depth. Regular data on temperature, salinity, Secchi depth readings, phosphates (in part only) are given and related to the main meteorological factors (light, evaporation, rains and winds). During the period under consideration, hydrographic conditions may be characterized by the complete homogeneity of this coastal marine area, as a result of mixing by strong tidal currents and winds. Contrary to what occurs on the English coasts, there is no Summer thermocline in the Roscoff region, where tidal currents are twice as fast. Local meteorological conditions exert a preponderant influence on hydrography, while there is no summer influence from Atlantic waters.

Phytoplankton has been studied in three ways: net samples; Utermöhl's sedimentation technique; and pigment measurements, following Richards & Thompson's method. Specific diversity studies (as used by Margalef) show a seasonal trend in the annual succession of the phytoplanktonic population: a "winter" period with considerable diversity and a "summer" one with fluctuating and rather low diversity. Diatoms are dominant. Large, tychopelagic species are dominant in winter (*Melosira sulcata*, *Biddulphia*, *Coscinodiscus*). Small, truly planktonic species predominate in summer. Five of them (*Rhizosolenia delicatula*, *Rhizosolenia shrubsolei*, *Guinardia flaccida*, *Nitzschia seriata*, *Rhizosolenia stolterfothii*) regularly succeeded one another. Quantitatively there are the same species that contribute the concentrations of numbers of cells and of highest pigments. Maxima are: 490.000 cells and 1.9 μg chlorophyll A/Liter in 1962; 316.000 cells and 2.4 μg chlorophyll A/liter in 1963.

The mean pigment biomass in winter does not exceed 50 p. 100 of the mean summer value (41 p. 100 for chlorophyll A). The composition of pigments, indicated by optical density measurements, varies with the period considered, measurements being reduced towards the short wavelength in summer.

The mechanism of the cycle seems to be controlled principally by the amount of light available to the algae for photosynthesis. Near the coast, where the depth limits the zone of mixing to 20 m, the biomass of phytoplankton follows the variations in insolation. Away from the coast, extensive multiplication of diatoms is possible only when vertical mixing is reduced. In summer, the population seems to be controlled by grazing, especially by Copepods. In 1963, phosphates were not limiting.

Zusammenfassung

Jahreszeitliche Variationen des Phytoplanktons und der hydrologischen Gegebenheiten von Roscoff (von Februar 1962 bis September 1963).

Es wurden regelmässig Proben entnommen an einer Küstenstelle (B, Wassertiefe 20 m) und an einer 12 Meilen nördlich gelegenen Stelle (A, Wassertiefe 90 m). Die untersuchten hydrologischen Faktoren betreffen die Temperatur, den Salzgehalt, die mittels der Visibilität der Scheibe von Secchi bestimmte Transparenz des Wassers und die Phosphate, sowie die meteorologischen Faktoren, die die ersten beeinflussen können: Insolation, Verdampfung, Regen und Wind. Im Verlaufe der in Betracht gezogenen Periode kann das hydrologische Regime dieser Region des Aermelkanals durch die folgenden zwei wesentlichen Merkmale definiert werden:

— eine starke Homogenität der Gewässer, die den starken Gezeitenströmungen und den Winden zuzuschreiben ist. Im Gegensatz zu den Verhältnissen an den

englischen Küsten, bildet sich infolge der doppelten Geschwindigkeit der Gezeitenströmungen im Sommer kein Wärmekline.

— ein vorherrschender Einfluss der lokalen meteorologischen Bedingungen auf die Wassermasse, was für die genannte Periode eine massive Zufuhr atlantischer Gewässer verhindert.

Die simultane Verwendung dreier Methoden für das Studium der Phytoplankton-Populationen : feines Netz, Sedimentation nach Utermöhl und Assimilatorpigmente nach Richards und Thompson stellen die folgenden wichtigsten Punkte klar :

— das Studium der spezifischen Verschiedenheit gestattet es, zwei Phasen des Jahreszyklus abzugrenzen : eine "Winterphase" mit starken Unterschieden und eine "Sommerphase" mit schwachen und unregelmässigen Unterschieden.

— die Diatomeen dominieren im Plankton. Im Winter sind sie durch tycho-pelagische Arten vertreten, *Melosira sulcata*, *Biddulphia* und *Coscinodiscus* etc. Im Sommer folgen auf bemerkenswerte Art und Weise fünf Arten aufeinander : *Rhizosolenia delicatula*, *Rhizosolenia shrubsolei*, *Guinardia flaccida*, *Nitzschia seriata* und *Rhizosolenia stollerfothii*.

— Quantitativ sind es die gleichen Arten, die die stärksten Zellkonzentrationen und Pigmente bilden. Die Maxima erreichen 490 000 Zellen per Liter (wovon 99 p. 100 durch *Rhizosolenia delicatula* gestellt werden) und 1,9 mg von Chlorophyll A im Jahre 1962 ; 316 000 Zellen und 2,4 mg Chlorophyll A im Jahre 1963. Die mittlere pigmentäre Biomasse erreicht im Winter etwas mehr als 50 p. 100 des Sommermittels (41 p. 100 für das Chlorophyll A). Die beiden Perioden unterscheiden sich ausserdem durch die Natur der Pigmente, die im Sommer viel reicher sind an Chlorophyll A. In dieser Beziehung zeigte sich das Phytoplankton übermässig reich an Hauptpigment von Juni bis August 1963, was der niedrige Wert des Verschiedenheitsindex der Pigmentierung zeigt der mit einer ebenfalls reduzierten spezifischen Verschiedenheit koinzidiert.

Der Mechanismus des Zyklus scheint hauptsächlich von der Lichtmenge bestimmt zu sein, die den Algen für ihre Photosynthese zur Verfügung steht. Nahe der Küste ist die Mischungszone durch den Grund auf 20 m beschränkt und die Phytoplankton-Biomasse folgt den Insulationsvariationen. In der offenen See ist die intensive Vermehrung der Diatomeen nur möglich, wenn sich die vertikale Instabilität vermindert. Im Sommer scheint die Population in erster Linie durch das den Copepoden zuzuschreibende Abweiden kontrolliert zu sein. 1963 waren die Phosphate kein begrenzender Faktor.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

I. - Météorologie et Hydrologie

- ATKINS, W.R.G. and JENKINS, P.G., 1952. — Note on sea temperatures in the English Channel and Plymouth sunshine and light. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 31 (3), pp. 327-333.
- COOPER, L.H.N., 1960. — The water flow into the English Channel from the South-West. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 39 (1), pp. 173-208.
- DIETRICH, G., 1951. — Influences of tidal streams on oceanography and climatic conditions in the sea as exemplified by the English Channel. *Nature, London*, 168, pp. 8-11.
- FAURE, L., 1959. — Variations de la température et de la salinité de l'eau de mer aux environs de Roscoff. *Rev. Trav. Office Pêches Mar.*, 23 (2), pp. 153-160.
- HARVEY, H.W., 1930. — Hydrography of the mouth of the English Channel, 1925-1928. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 16 (3), pp. 791-820.
- HERMANN, F., KALLE, K., KOCZY, F., MANIECE, W. et TCHERNIA, P., 1958. — Report from the sub-committee for considering standard methods for salinity determination. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 24, pp. 429-445.
- SOUTHWARD, A.J., 1960. — On changes of sea temperature in the English Channel. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 39 (3), pp. 449-458.

II. - Phytoplankton

- ATKINS, W.R.G., 1928. — Seasonal variations in phosphate and silicate content of sea water during 1926 and 1927, in relation to the phytoplankton crop. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 15 (2), pp. 191-205.
- ATKINS, W.R.G., 1945. — Autotrophic flagellates as the major constituent of the oceanic phytoplankton. *Nature, London*, 156, pp. 446-447.

- BRAARUD, T., 1958. — Counting methods for determination of standing crop of phytoplankton. *Cons. Int. Explor. Mer : Rapp. Proc. Verb.*, 144, pp. 17-20.
- CREITZ, G.I. and RICHARDS, F.A., 1955. — The estimation and the characterisation of plankton populations by pigment analysis. III : A note on the use of "Millipore" membrane filters in the estimation of plankton pigments. *J. Mar. Res.*, 14 (3), pp. 211-216.
- CUPP, E., 1943. — Marine plankton diatoms of the West Coast. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 5 (1), pp. 1-238.
- GOLDBERG, E.D., BAKER, M., FOX, D.L., 1952. — Microfiltration in oceanographic research. *J. Mar. Res.*, II, pp. 194-204.
- GRAN, H.H. and BRAARUD, T., 1935. — A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine (including observations on hydrography, chemistry and turbidity). *J. Biol. Bd. Canada*, 1, pp. 279-467.
- HARVEY, H.W., COOPER, L.H.N., LEBOUR, M.V. and RUSSEL, F.S., 1935. — Plankton production an its control. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 20 (2), pp. 407-441.
- HULBURT, E.M., RYTHER, J.H. and GUILLARD, R.R.L., 1959. — The phytoplankton of the Sargasso sea off Bermuda. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 25, pp. 115-128.
- LAFON, M., DURCHON, M. et SAUDRAY, Y., 1955. — Recherches sur les cycles saisonniers du plancton. *Ann. Inst. Océanogr.*, 31 (3), pp. 125-130.
- LEBOUR, M.V., 1925. — The Dinoflagellates of Northern seas. *Mayflower Press, Plymouth*.
- LEBOUR, M.V., 1930. — The planktonic Diatoms of Northern seas. *Ray. Soc. Publ.*, 116.
- MARE, M.F., 1940. — Plankton production off Plymouth and the mouth of the English Channel in 1939. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 24 (3), pp. 461-482.
- MARGALEF, R., 1956. — Información y diversidad específica en las comunidades de organismos. *Inv. Pesq.*, 3, pp. 99-106.
- MARGALEF, R., 1958. — Temporal succession and spatial heterogeneity in natural phytoplankton. *Proc. Symp. "Perspectives in Marine Biology", Univ. Calif. Press*.
- MARGALEF, R., 1961. — Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations du phytoplancton. *Hydrobiologia*, 18, pp. 155-164.
- MARGALEF, R., 1963. — Modelos para el estudio de la sucession y distribucion del fitoplancton. *Inv. Pesq.*, 23, pp. 11-52.
- MARGALEF, R., MUÑOZ, F. e HERRERA, J., 1957. — Fitoplancton de las costas de Castellón de enero de 1955 a junio de 1956. *Inv. Pesq.*, V, 7, pp. 3-31.
- PAASCHE, E., 1960. — On the relationship between primary production and standing stock of phytoplankton. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 26 (1), pp. 33-47.
- PARSONS, T.R. and STRICKLAND, J.D.H., 1963. — Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *J. Mar. Res.*, 21 (3).
- RICHARDS, F.A. and THOMPSON, T.G., 1952. — The estimation and characterization of plankton populations by pigment analysis. II - A spectrophotometric method for estimation of plankton pigments. *J. Mar. Res.*, II (2), pp. 156-172.
- RILEY, G.A., 1942. — Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. *J. Mar. Res.*, 6 (1), pp. 54-73.
- RILEY, G.A., 1962. — Determination of reactive phosphorus. Provisional method II. 2A. *Fish. Res. Bd Canada*.
- RILEY, G.A., STOMMEL, H. and BUMPUS, D.F., 1949. — Quantitative ecology of the waters north-atlantic. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 12 (3).
- STEEMAN-NIELSEN, E., 1933. — Über quantitative Untersuchung von marinen plankton mit Utermöhl's umgekehrten Mikroskop. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 8 (2), pp. 201-210.
- STEEMAN-NIELSEN, E., 1938. — Über die Anwendung von Netzfängen bei quantitativen Phytoplanktonuntersuchungen. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 13 (2).
- STEEMAN-NIELSEN, E., 1958. — The balance between phytoplankton and zooplankton in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 23 (2), pp. 178-188.
- STRICKLAND, J.D.H., 1960. — Measuring the production of Marine phytoplankton. *Fish. Res. Bd Canada Bull.*, 122.
- UTERMÖHL, M., 1931. — Über das umgekehrte Mikroskop. *Arch. Hydrobiol. Plankt.*, 22, pp. 643-645.
- YENTSCH, C.S. and RYTHER, J.H., 1958. — Relative significance of the net phytoplankton and nanoplankton in the waters of Vineyard Sound. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 24 (2), pp. 231-238.

A suivre dans un prochain numéro :
Le Zooplancton