

SUR LE CYCLE DE *DICTYOCHA FIBULA* Ehrenberg DANS LES EAUX DE SURFACE DE LA RADE DE VILLEFRANCHE-SUR-MER

par

Paul Nival

Station Zoologique, Villefranche-sur-Mer.

Résumé

Le cycle annuel d'abondance du Silicoflagellé, *Dictyocha fibula*, dans les eaux de surface de la rade de Villefranche-sur-Mer, est comparé à celui de certaines caractéristiques hydrologiques (température, salinité, densité, stabilité) pendant les années 1962 et 1963. *Dictyocha fibula* présente une période d'abondance au début de l'année (janvier à mars) avec 4.000 à 5.000 cellules par litre, disparaît pendant l'été et se trouve en petit nombre en automne. Le cycle d'abondance de ce Protiste, en surface, peut s'expliquer dans ses grandes lignes par la combinaison des cycles de la température et de la stabilité.

Depuis les travaux de Hovasse (1932) sur les Silicoflagellés du Bosphore, peu de recherches écologiques ont été entreprises sur les représentants de ce groupe de Protistes chlorophylliens. Récemment, Margalef (1963) décrit le cycle de *Dictyocha fibula* et sa distribution en différents points de la côte Est de l'Espagne, entre Castellon et l'embouchure de l'Ebre ; mais il n'explique pas cette répartition.

A certaines époques, on constate dans les eaux de la rade de Villefranche-sur-Mer, une grande abondance de cette même espèce. Nous avons ainsi été amenés à préciser les modalités du cycle de ce Flagellé, et à tenter de les expliquer.

Prélèvements : Ils ont été faits, avec une fréquence de l'ordre de la semaine, en surface, au point B, situé à l'entrée de la rade. A ce point sont aussi mesurées les caractéristiques hydrologiques des masses d'eau (Température T° - Salinité S‰) (Bougis P., Fenaux L., Dezilière M., à paraître) - (Bougis P. et Carré C., 1960 - Bougis P. et Fenaux R., 1961).

Période de prélèvements : Les prélèvements ont été faits de février 1962 à décembre 1963.

Méthode : Pour chaque prise est filtré 1 litre d'eau, provenant d'un échantillon de 10 litres, sur filtre millipore quadrillé, type HA, de 47 mm de diamètre. Le filtre est ensuite rincé avec une petite quantité d'eau distillée, desséché et monté dans l'huile d'immersion. Il devient translucide et les squelettes sont comptés dans un nombre défini de carreaux (1).

(1) Je voudrais remercier ici Mme Onteniente pour l'aide efficace qu'elle m'a apportée dans ce travail.

Limite : Cette technique ne permet pas de discerner les squelettes d'individus qui étaient vivants au moment du prélèvement des squelettes d'individus morts. Dans la mer, les squelettes se sédimentant plus rapidement que les cellules vivantes, on peut penser en première approximation que les squelettes trouvés dans les échantillons appartenait en bonne part à des individus vivants. Il serait nécessaire d'établir, pour des travaux ultérieurs, la proportion d'individus vivants et d'individus morts.

Dictyocha fibula : Nous rangeons sous ce nom toutes les cellules répondant à la description que donne R. Hovasse (1946) à la page 5 du fascicule 107 des Résultats des campagnes scientifiques du Prince Albert I^e de Monaco, sans distinguer les variétés et les anomalies des squelettes. La variété la plus abondante est *Dictyocha fibula* var. *messanensis* Haeckel, et les individus à squelette anormal sont relativement rares.

Cycle annuel.

Au moment où nous débutons nos prélèvements, en février 1962, *Dictyocha fibula* est peu abondant (500 cel/l). Le mois suivant, la population s'est considérablement accrue, et passe par un maximum de 4.700 cellules aux environs du 15 mars. Ce maximum est suivi d'une décroissance rapide et logarithmique, telle qu'en avril le nombre d'individus par litre est faible, comparable à celui de février. En mai, les *Dictyocha fibula* disparaissent de la surface et pendant tout l'été sont pratiquement indécelables dans nos prélèvements. En automne, en particulier en octobre, ils réapparaissent en petit nombre (250 cel/l), avec irrégularité (fig. 1).

En janvier 1963, *Dictyocha fibula* présente à nouveau un fort développement et culmine avec 5.500 cel/l. Ce maximum est de peu de durée : ainsi, en février, nous ne trouvons plus que 250 cel/l. Cette chute a lieu en moins de 15 jours. Pendant tout le mois de février, le nombre de *Dictyocha fibula* par litre est voisin de 250. Le début du mois de mars montre une augmentation rapide du nombre de cellules, qui se termine par un maximum de 5.200 cel/l aux environs du 25 mars. Comme nous avons pu le voir en 1962, la chute qui suit le maximum est très rapide, logarithmique, telle qu'en mai nous ne décelons aucun *Dictyocha fibula* dans les eaux de surface. Ce n'est qu'en automne, en particulier en octobre, que nous retrouvons un petit nombre de cellules en surface (250 cel/l en moyenne). Cette situation se poursuit jusqu'en décembre.

En résumé, le cycle de *Dictyocha fibula* dans les eaux de surface de la rade de Villefranche est relativement simple dans ses grandes lignes, se reproduit avec régularité, et peut se diviser en trois périodes :

1. Une période hivernale, comprenant l'hiver et le début du printemps, pendant laquelle les *Dictyocha fibula* peuvent se trouver en abondance et présentent un ou plusieurs maxima de courte durée.
2. Une période estivale, comprenant la fin du printemps, l'été et le début de l'automne, pendant laquelle les *Dictyocha fibula* sont pratiquement absents des eaux de surface.
3. Une période automnale, comprenant la fin de l'automne, caractérisée par un petit nombre de *Dictyocha fibula* en surface et par l'absence de maximum important.

Pour tenter de trouver une explication à un tel cycle, nous allons le comparer successivement à la variation des facteurs du milieu mesurés pendant la période de prélèvement.

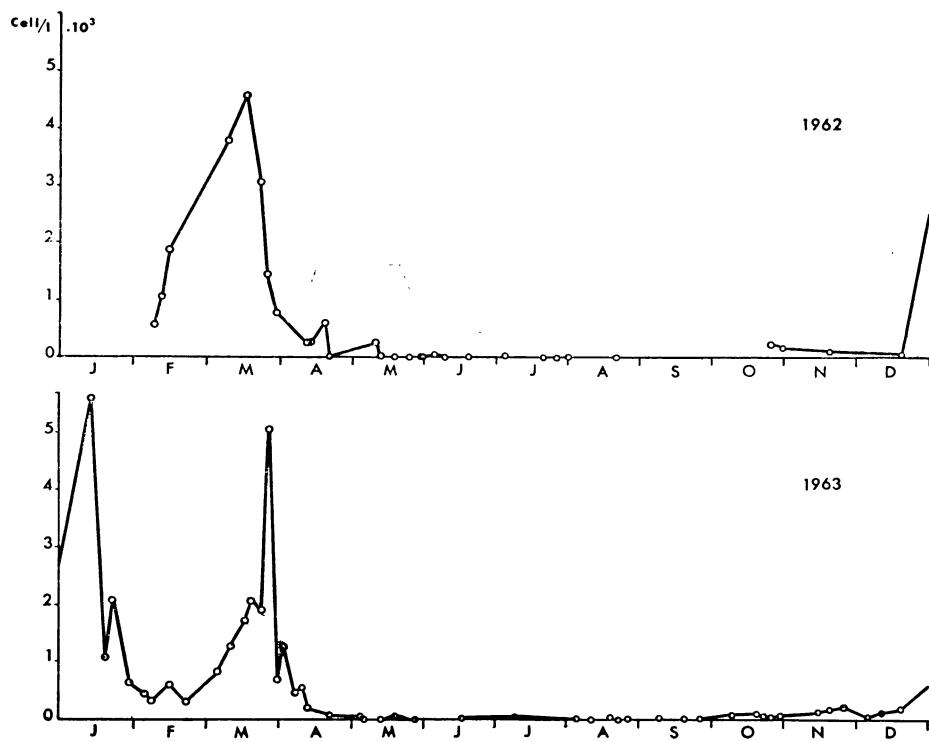


FIG. 1
Cycle de *Dictyocha fibula* en 1962 et 1963.

Comparaison avec le cycle de la température.

Comme le montre la fig. 2, la température des eaux de surface de la rade de Villefranche suit un cycle régulier d'une année à l'autre. Basse pendant l'hiver (13°), la température croît dès avril pour atteindre un maximum en août (27°), puis décroît jusqu'au minimum d'hiver.

La régularité du cycle de la température que l'on peut comparer à celle du cycle d'abondance de *Dictyocha fibula* nous fait penser à une relation entre ces deux variables. En effet, différents points confirment une telle relation. En 1962, février et mars montrent les plus fortes concentrations de cellules ; c'est pendant la même période, en 1963 (janvier à mars) que se développent les maxima les plus importants. En 1962, comme en 1963, c'est lorsque la température commence à croître que l'on note la raréfaction des *Dictyocha fibula*, puis finalement leur disparition. De même, pour les deux années, les eaux de surface se montrent dépourvues de cellules pendant la période de forte température. Aussi bien en 1962 qu'en 1963, c'est pendant l'automne que réapparaissent les *Dictyocha fibula*, lorsque la tempé-

rature décroît. En 1962, l'augmentation de température débute en avril, alors qu'en 1963 elle commence en mars ; parallèlement, nous constatons une disparition plus rapide des *Dictyocha fibula* en 1963 qu'en 1962. En plus du parallélisme des cycles, laissant supposer l'existence d'une relation inverse entre la température et l'abondance des *Dictyocha fibula*, on peut trouver des indices plus précis d'une telle relation. Pour les deux années, on constate que les maxima ne se produisent que lorsque la température est inférieure à 15° et que la disparition des cellules en surface coïncide avec des valeurs de la température supérieure à 15°. La fig. 3, sur laquelle on a porté

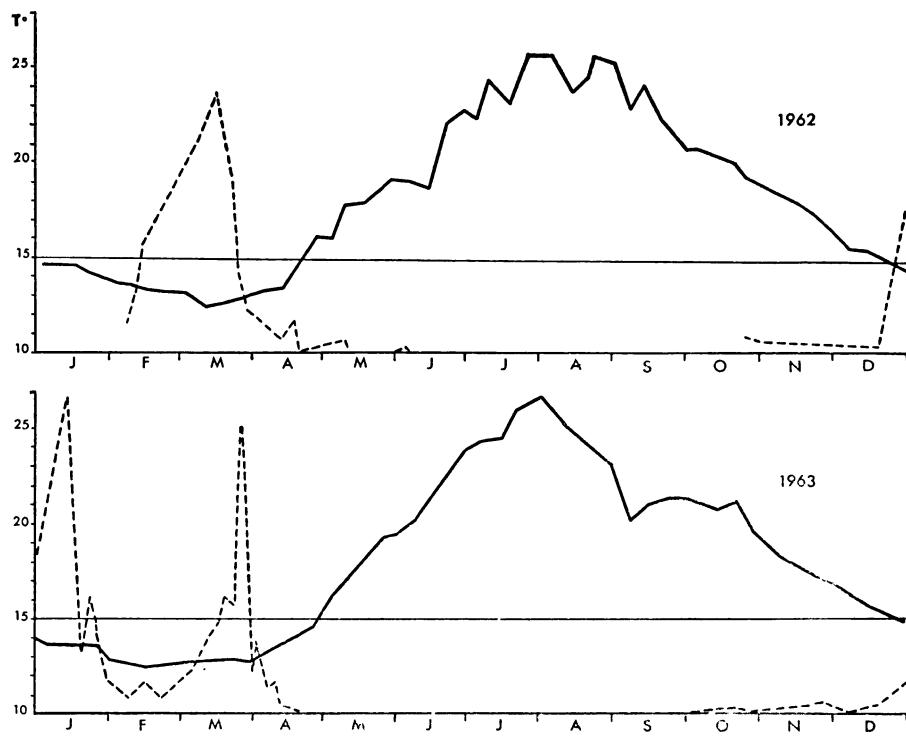


FIG. 2

Cycle de la température en 1962 et 1963. En pointillé : cycle de *Dictyocha fibula*.

l'abondance des *Dictyocha fibula* en fonction de la température de l'eau au moment du prélèvement, montre que les plus grandes concentrations de cellules se rencontrent dans des eaux voisines de 13°.

Ces différents points nous permettent de supposer que la température de 13° est optimale pour le développement de *Dictyocha fibula* en surface et que la température de 15° est limitante. Le cycle de *Dictyocha fibula* peut ainsi s'expliquer aisément par l'influence de la température ; mais on note cependant deux anomalies à cette règle :

1. Pourquoi trouve-t-on régulièrement un petit nombre de *Dictyocha fibula* en octobre et novembre, dans les eaux de surface, alors que la température est supérieure à 15° ?

2. Pourquoi observe-t-on une forte diminution du nombre de *Dictyocha fibula* en février 1963, alors que la température, voisine de 13°, est optimale ?

Nous allons examiner le cycle des autres caractéristiques du milieu pour tenter d'expliquer ces points.

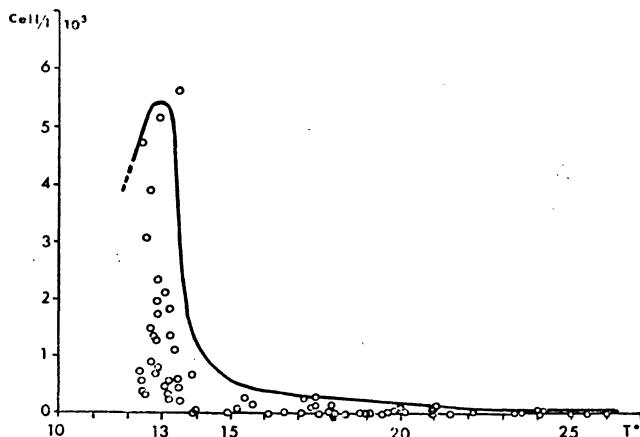


FIG. 3

Relation entre l'abondance de *Dictyocha fibula* et la température de l'eau.

Comparaison avec le cycle de la salinité.

Les variations de salinité des eaux de surface au point B sont très rapides et paraissent uniquement accidentelles et subordonnées aux conditions météorologiques. On peut cependant, à travers ces variations irrégulières, dégager un cycle annuel caractérisé par deux maxima (salinité voisine de 38 p. 1.000) l'un en février-mars, l'autre en septembre-octobre, et deux minima, le premier (salinité inférieure à 37,70 p. 1.000) en mai-juin, le deuxième (salinité, 37,8 p. 1.000) en novembre-décembre (fig. 4).

On remarque que le deuxième minimum est moins accentué que le premier et que les deux maxima ont des valeurs identiques.

A cette fluctuation se superposent les accidents induits par la météorologie, dont l'amplitude est souvent égale ou supérieure à celle de la fluctuation de fond (mai 1962 - septembre 1962 - juin 1963). Remarquons aussi une variation de la fluctuation de fond : elle est plus ample en 1963 qu'en 1962.

En résumé, nous constatons une irrégularité considérable dans la variation de la salinité de surface dans la rade de Villefranche, aussi bien sur de courtes périodes que d'une année à l'autre. La variation de l'abondance des *Dictyocha fibula* ne suit pas de façon suffisamment fidèle la variation de salinité pour que nous puissions considérer la salinité comme un facteur écologique important pour cette espèce. Il n'est pas exclu qu'elle puisse être un facteur secondaire, influant sur d'autres caractéristiques des masses d'eau ou renseignant sur leur variation.

Comparaison avec le cycle de la densité.

On peut se demander si la masse importante que représente le squelette des *Dictyocha fibula* ne les rend pas sensibles aux variations de densité de l'eau (fig. 4).

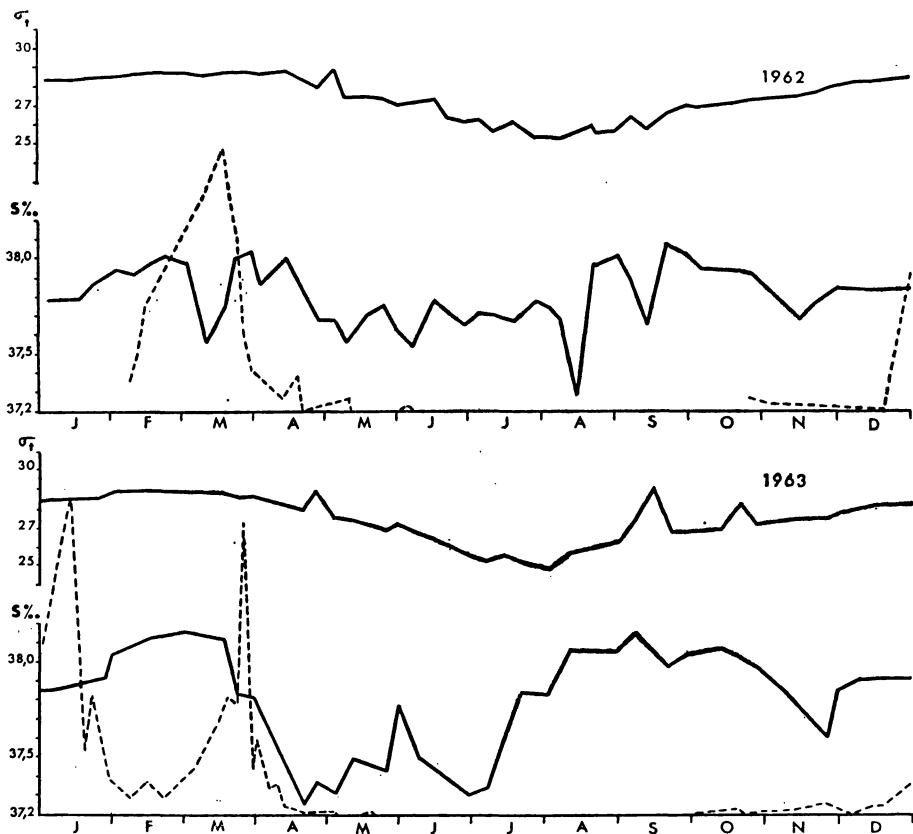


FIG. 4

Cycle de la salinité et de la densité de l'eau de surface en 1962 et 1963. En pointillé : cycle de *Dictyocha fibula*.

La densité est exprimée par σ_t (1). En 1962, la présence de *Dictyocha fibula* en surface se remarque pour des σ_t supérieurs à 27,00. La densité présente des valeurs stables depuis la fin de l'automne jusqu'au milieu du printemps, aussi nous pensons que les faibles variations de densité enregistrées pendant cette période ne peuvent pas expliquer les variations d'abondance des cellules. Il ne paraît donc pas y avoir de relation directe entre l'abondance de *Dictyocha fibula* et la densité des eaux de surface.

N'est-il pas possible d'envisager une action indirecte de la densité sur les cellules, sachant que les différences de densité entre deux niveaux donnent une indication de la stabilité de la masse d'eau ?

(1) $\sigma_t = 1.000 (\rho_t - 1)$; ρ_t étant la densité de l'eau.

Comparaison avec le cycle de la stabilité.

Nous avons représenté les valeurs de la différence, $\Delta\sigma_t = \sigma_{t_{30m}} - \sigma_{t_{0m}}$ qui permet d'avoir une image simple de la variation annuelle de la stabilité de la couche de 0 m à 30 m (1). Cette représentation nous signale dans la masse d'eau une tendance au mélange lorsque les valeurs sont faibles et à la stratification, lorsque les valeurs sont fortes (Fig. 5).

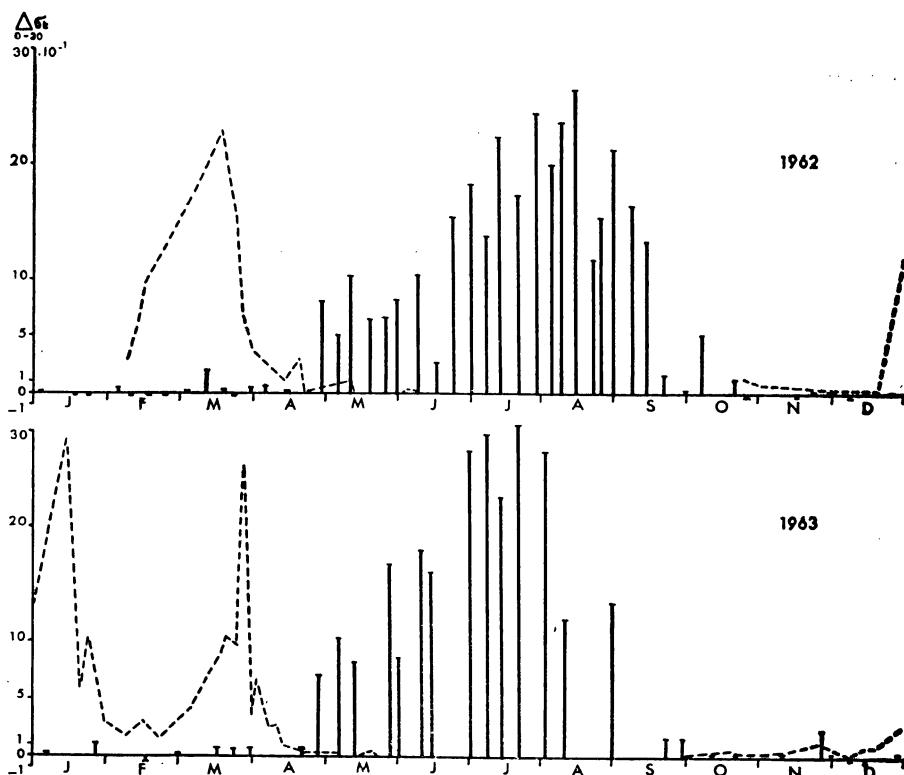


FIG. 5

Cycle de la stabilité de la couche de 0 m à 30 m en 1962 et 1963. En pointillé : cycle de *Dictyocha fibula*.

La stabilité est pratiquement nulle pendant l'hiver et le printemps, croît jusqu'à un maximum en août, puis décroît rapidement en septembre. De nombreux auteurs ont mis en évidence le développement d'une thermocline à la fin du printemps dans les couches de surface et son approfondissement progressif au cours de l'été, entraînant l'homogénéisation d'une couche importante en automne (Bougis P. et Carré C., 1960, « conditions automnales »). A la ther-

(1) La stabilité de l'eau est exprimée par $E' = 10^{-3} \frac{d\sigma_t}{ds}$ (Sverdrup H.U., Johnson M.W. and Fleming R.H. (1942) : 417); $\Delta\sigma_t$ est l'expression E' simplifiée, pour laquelle $d_s = 30$ m de 0 m à 30 m.

mocline est associé un niveau de fort gradient de densité (pycnocline), qui limite hydrologiquement la couche superficielle de l'eau sous-jacente. La décroissance que l'on remarque en septembre dans les valeurs de $\Delta\sigma_t$ est due au passage de la pycnocline par l'immersion 30 m, au cours de son approfondissement.

Nous constatons que c'est pendant la période où la stabilité est la plus faible que se trouvent les deux points restés inexpliqués par la seule influence de la température. Nous verrons plus loin que cette variable permet de proposer une interprétation de ces anomalies.

Discussion.

Il est clair que le cycle de ces facteurs du milieu suit le schéma de la variation des conditions hydrologiques déjà décrit (Bougis P. et Carré C., 1960 ; Bougis P., Fenaux L. et Dézilière M., 1964).

D'avril à août, température, salinité de surface et stabilité de la couche de 0 à 30m croissent lentement, traduisant une stratification de la masse d'eau et une difficulté d'échange entre les couches. Une couche superficielle d'eau légère et chaude se trouve ainsi isolée de l'eau sous-jacente par un niveau de fort gradient de densité. Elle est directement soumise aux échanges avec l'atmosphère et la variation de ses caractéristiques est liée aux conditions météorologiques. Des mouvements de turbulence (convection), maintiennent une homogénéisation des caractéristiques dans la couche, mais ne sont pas suffisants pour perturber le niveau à fort gradient de densité. A sa base, les échanges ne sont pas entièrement nuls mais, au contraire, les caractéristiques de l'eau superficielle gagnent en profondeur au fur et à mesure de l'avancement de l'été. Fin août ou début septembre, la zone de fort gradient de densité atteint le niveau 30m.

Cette période se caractérise donc par la présence de deux couches relativement isolées : couche superficielle et couche sous-jacente. La couche superficielle, au sein de laquelle la température croît, s'épaissit jusqu'en septembre.

A partir d'octobre, les conditions météorologiques devenant instables, on rencontre des perturbations dans la stratification. La présence de mouvements turbulents de brassage vertical caractérise les « conditions automnales » qui se traduisent ainsi par des eaux homothermes, fréquemment homohalines, et une stabilité verticale entre 0m et 30 m nulle. Avec l'approche de l'hiver, au refroidissement de la masse homogénéisée par mélange avec les eaux profondes froides s'ajoute le refroidissement par la surface. En conséquence de conditions météorologiques plus rigoureuses, la contribution de la surface au refroidissement de l'eau ne fait qu'augmenter au cours de l'hiver. Plus la formation d'eau froide lourde instable en surface est intense, plus le brassage qui résulte de sa plongée est actif. On rencontre à cette époque des valeurs de $\Delta\sigma_t$ nulles ou légèrement négatives, traduisant l'instabilité des eaux de surface. Ainsi, à l'intensification accidentelle du brassage vertical par les coups de vent, s'ajoute, pendant l'hiver, une intensification durable, par la plongée d'eau froide formée en surface.

On se trouve donc, pendant cette période de l'année (octobre à avril), en présence d'une importante couche homogène et brassée, dont la température décroît au fur et à mesure de l'approche de l'hiver. Les conditions météorologiques règlent la profondeur de l'homogénéisation et l'intensité des mouvements verticaux.

Comment se comporte un organisme vivant, chlorophyllien, comme *Dictyocha fibula*, dans une telle masse d'eau pendant son évolution ? Les différents facteurs écologiques qui caractérisent la masse d'eau, prennent au cours de leur cycle des valeurs qui favorisent ou qui inhibent le développement des cellules. *Dictyocha fibula* trouve des conditions d'éclairage favorables à la photosynthèse dans la zone euphotique. C'est donc dans la partie superficielle de la masse d'eau que l'on peut espérer le rencontrer. Nous avons vu précédemment que la température de 13° peut être considérée comme optimale pour son développement et celle de 15° comme limitante. Les sels minéraux sont considérés par les auteurs comme limitant la production du phytoplancton (Ketchum et al., 1958 ; Kain J.M. and Fogg G.E., 1958). Le développement de *Dictyocha fibula* est susceptible de subir des modifications induites par le cycle de ces sels nutritifs ou même de certains oligoéléments. Nous n'avons pas de données sur le cycle des sels nutritifs, mais on a montré qu'il était lié au cycle hydrologique (Menzel D.W. and Ryther J.H., 1960 ; Gostan J. et Nival P., 1963). Ainsi peut-on supposer que leur rôle dans le cycle de *Dictyocha fibula* est de renforcer les modifications dues aux facteurs physiques. On ne peut pas considérer les cellules de *Dictyocha fibula* comme isolées dans la masse d'eau ; au contraire, il est nécessaire de les replacer dans l'ensemble des espèces puisant leur énergie aux mêmes sources. Au cours de l'évolution des caractéristiques du milieu, a lieu une compétition qui conduit à la succession de groupes d'espèces, chacun adapté aux conditions écologiques présentes (Margalef, 1958). Il est vraisemblable que la compétition entre espèces ne fait qu'accélérer les processus induits par les modifications hydrologiques.

Pour reconstituer le cycle de *Dictyocha fibula*, il serait nécessaire de connaître la réaction de ces cellules à tous les facteurs du milieu ; mais en tenant compte des hypothèses précédentes, nous pouvons représenter son cycle, dans ses grandes lignes, de la façon suivante :

1. - Période estivale.

Dès avril, une partie des individus est isolée de la population par la formation de la couche superficielle, alors moins épaisse que la zone euphotique. En présence d'un niveau à fort gradient de densité, ceux-ci ne sont plus en relation directe avec la couche sous-jacente. Au fur et à mesure de l'avancement de l'été, la température de la couche augmente et les conditions de vie deviennent défavorables pour les individus ainsi isolés, qui disparaissent de la surface.

Pendant l'été, la température présente des valeurs supérieures à 15°. Les *Dictyocha fibula* ont disparu de la couche de surface. Au cours de son approfondissement, le niveau à fort gradient de densité gagne sur la zone où persistent les cellules. Une partie des individus sont ainsi prélevés à la base de la couche superficielle et dispersés

par les courants d'homogénéisation ; mais les conditions de température qu'ils rencontrent ne leur permettent pas de se multiplier.

Les observations que nous avons faites viennent à l'appui de ces phénomènes. A partir d'avril, l'augmentation des valeurs de la stabilité traduit l'individualisation de plus en plus nette de la couche superficielle. Nous constatons, à cette époque, une diminution du nombre de cellules parallèlement à une augmentation de la température de surface et, finalement, leur disparition aussi bien en 1962 qu'en 1963. Des données obtenues à cette époque à une station (Point A) située à un mille et demi de la côte, sur un fond de 800 m, montrent que la population de *Dictyocha fibula* persiste dans la couche sous-jacente (Tableau I, le 29-5-63).

TABLEAU I

Profondeur	0	10	20	30	50	75	100
PA 29- 5-63 ..	0	75	108	900	830	428	304
PA 9-10-63 ..	66	8	73	147	40	42	14

— Nombre de *Dictyocha fibula* par litre en fonction de la profondeur, en mai et octobre, au Point A.

Pendant l'été, aucun *Dictyocha fibula* n'est décelable par notre méthode, mais, accidentellement, un petit nombre de cellules peut se rencontrer en surface, témoignant d'un rapport des couches sous-jacentes (23 cel/l le 4-7-62 ; 14 cel/l le 19-8-63).

2. - Période automnale.

La température présente encore des valeurs supérieures à 15°. A partir d'octobre, l'homogénéisation automnale a pour conséquence un prélèvement plus actif de cellules sur la couche inférieure et, finalement, une dilution de la population dans toute sa masse. En présence d'une température trop élevée, les individus ne se multiplient pas abondamment et la population ne s'accroît pas rapidement. Donc, à cette époque, la faible stabilité tend à augmenter le nombre des individus en surface, alors que la température, en inhibant leur développement, tend à les réduire.

Nos observations se conforment à un tel schéma. Ainsi, lorsque le niveau de fort gradient dépasse l'immersion 30m, comme l'indique la chute rapide des valeurs de la stabilité (Fig. 5), les *Dictyocha fibula* apparaissent en petit nombre en surface (octobre 1962-octobre 1963). Les données obtenues au point A, le 9-10-63, nous montrent que leur présence en surface est due à une dilution des cellules dans toute la masse d'eau intéressée par l'homogénéisation. L'absence de maximum en surface, pendant cette période, aussi bien en 1962 qu'en 1963, confirme la présence d'une inhibition que subissent les cellules.

Nous pensons que la première anomalie du cycle de *Dictyocha fibula*, c'est à dire la présence d'un petit nombre de cellules en surface en automne, résulte de l'équilibre entre les deux facteurs température et stabilité et est liée à la persistance de la population de cellules en profondeur pendant la période estivale.

3. - Période hivernale.

Nous avons vu plus haut, dans le déroulement du cycle hydrologique, que la saison froide est caractérisée par la présence d'une couche homogène et brassée plus ou moins profonde. Appelons P la production de matière organique, par photosynthèse, de la population de cellules, par unité de temps et unité de biomasse et, de même, appelons R la consommation de matière organique de la population par unité de temps et unité de biomasse (respiration ou autre processus catabolique). Pour un organisme photosynthétisant, la couche homogène hivernale peut être divisée en deux zones :

a) *une zone de surface*, d'épaisseur z_1 , dans laquelle l'éclairement est favorable à la photosynthèse. A chaque niveau de cette zone, la production de matière organique par les cellules est supérieure à la consommation :

$$P > R$$

ou $P - R > 0$: la *production nette* de matière organique est positive ; les cellules peuvent se développer et se multiplier. Puisqu'à tous les niveaux $P - R > 0$, pour l'ensemble de la zone de surface la production nette P_1 est positive :

$$P_1 = P_{z1} - R_{z1} \text{ et } P_{z1} - R_{z1} > 0$$

b) *une zone profonde*, d'épaisseur z_2 , dans laquelle l'éclairement est défavorable à la photosynthèse (1). A chaque niveau de cette zone, la production de matière organique est inférieure à la consommation :

$$P < R$$

ou $P - R < 0$: la production nette de matière organique est négative : c'est une *perte nette* que subissent les cellules de cette couche : elles ne se développent pas ou dépérissent. A tous les niveaux, $P - R < 0$, donc pour l'ensemble de la couche, la production nette totale P_2 est négative :

$$P_2 = P_{z2} - R_{z2} \text{ et } P_{z2} - R_{z2} < 0$$

Il y a donc pour l'ensemble de la zone une perte de matière organique.

A la limite entre les deux zones, on trouve la « profondeur de compensation » dans le cas particulier où $P = R$.

En présence de la turbulence, une condition supplémentaire s'impose au développement des cellules : elles ne sont plus liées à un niveau, mais sont transportées passivement dans toute l'épaisseur de la couche homogène, jusqu'à une profondeur D , qui peut être supérieure à la profondeur de compensation. Lorsque les cellules sont entraînées d'une zone dans l'autre, elles synthétisent de la matière organique en excédent (P_1) dans toute la zone de surface, alors qu'elles en consomment en excédent dans toute la zone profonde (P_2). On peut ainsi envisager trois cas dans lesquels se trouvent les cellules :

1^{er} cas : la turbulence atteint une profondeur telle que la perte

(1) La couche profonde est limitée dans sa partie inférieure par le fond ou par une discontinuité hydrologique (pycnocline...).

en matière organique que subissent les cellules dans la zone profonde est compensée par la production dans la zone de surface :

$$P_1 = P_2$$

Les cellules sont en équilibre métabolique, la population est stationnaire. La profondeur de turbulence qui correspond à une telle situation a été définie par Sverdrup (1953) comme la « profondeur critique » Dcr (1).

2^e cas : la turbulence atteint une profondeur supérieure à la profondeur critique :

$$D > Dcr$$

et $P_1 < P_2$: les cellules consomment plus de matière organique dans la zone profonde qu'elles n'en ont produite dans la zone de surface : elles ne se développent plus, la population est stationnaire ou décroît.

3^e cas : la turbulence atteint une profondeur inférieure à la profondeur critique :

$$D < Dcr$$

et $P_1 > P_2$: les cellules consomment moins de matière organique dans la zone profonde qu'elles n'en produisent dans la zone de surface : elles se développent, se multiplient, et la population augmente.

TABLEAU II

Date	25-1-63	1-2-63	15-2-63	1-3-63	15-3-63
$\Delta \sigma_t$ $_{0-\infty}$	10^2	12	— 1	— 4	1
$\Delta \sigma_t$ $_{0-75}$	10^2	14	0	— 1	5

— Stabilité des couches de 0 à 30 m et de 0 à 75 m, de janvier à mars 1963.

En rade de Villefranche, où une certaine turbulence se manifeste tout l'hiver (Fig. 5), il est vraisemblable que pendant les périodes de mars 1962, janvier et mars 1963, les cellules de *Dictyocha fibula* se sont trouvées dans le 3^e cas, c'est-à-dire en présence d'une couche dont l'épaisseur était inférieure à leur profondeur critique, ce qui a permis leur prolifération et l'enregistrement d'un maximum.

Parallèlement à l'intensification de la turbulence en février 1963, comme le montrent les valeurs légèrement négatives de la stabilité (Fig. 5) et à son extension en profondeur (Tableau II), nous constatons une diminution de la population. La population exubérante en janvier, dans les conditions du 3^e cas, se trouve en février dans des conditions semblables à celles du 2^e cas, c'est-à-dire en présence d'une couche brassée dont l'épaisseur est supérieure à la profondeur critique. Le nombre de cellules par litre passe de 4.000 en moyenne en janvier, à 250 en février. Il est légitime de penser que les épaisseurs des couches

(1) La « profondeur critique » dépend de l'intensité de l'homogénéisation, de l'intensité de la lumière incidente, puisqu'elle est liée à la profondeur de compensation et de l'espèce des organismes envisagés, puisqu'elle est liée à leur métabolisme.

mélangées sont dans les mêmes proportions. Avec une dilution de $250/4.000 \simeq 6/100$ et en supposant que la couche optimale pour le développement de *Dictyocha fibula* soit au moins de 20m, l'homogénéisation a dû intéresser une couche de 300m ou plus. En effet, des mesures hydrologiques, faites au Point A, montrent que l'homogénéisation a eu lieu au moins jusqu'à 300m (1). Nous ne disposons malheureusement pas de données sur la répartition verticale de *Dictyocha fibula* avant et après l'intensification de la turbulence verticale. De même, des périodes de coup de vent peuvent se traduire par D >

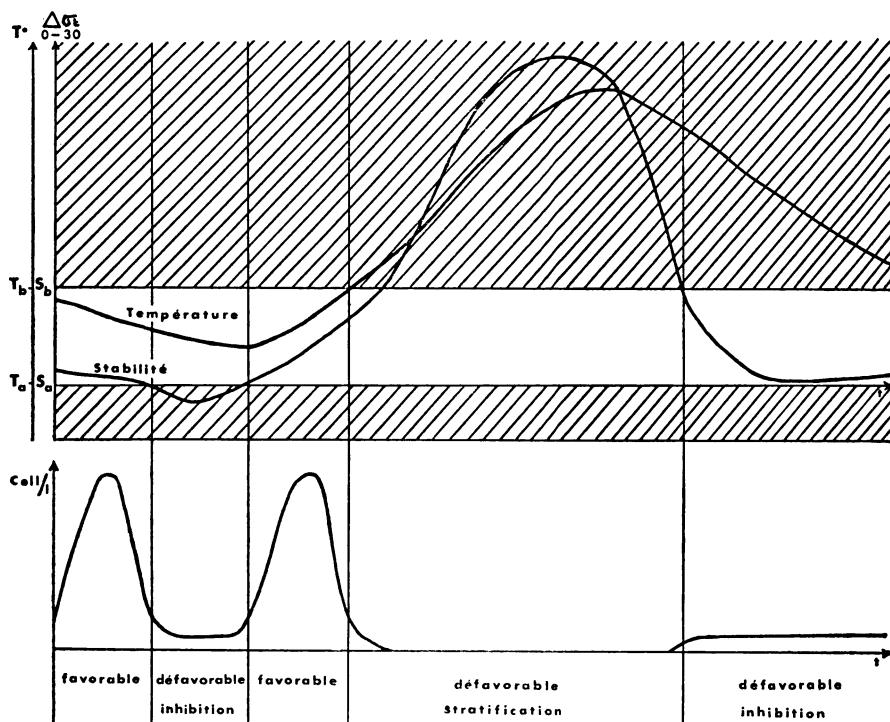


FIG. 6

Schéma des cycles annuels de la température, de la stabilité et de *Dictyocha fibula*.

Dcr, mais leur durée est trop faible pour que la population puisse réagir de façon mesurable dans nos prélèvements, à une telle situation.

Ainsi, nous pensons qu'en présence d'une température basse et d'une turbulence modérée les cellules présentent un développement intense dans la couche euphotique. Une augmentation de l'intensité de la turbulence, qui épaisse la couche homogène, se traduit par une dilution de la population dans une couche d'eau où elle ne peut plus se développer (2^e cas). Il est vraisemblable que la deuxième anomalie du cycle de *Dictyocha fibula* correspond à une telle situation et s'explique ainsi par l'influence prédominante de la stabilité.

(1) Valeurs de la densité au Point A le 19-2-63 : 0 m : ? - 10 m : ? - 20 m : 28,90 - 30 m : 28,90 - 50 m : 28,89 - 75 m : 28,90 - 100 m : 28,88 - 150 m : 28,90 - 200 m : 28,88 - 250 m : 28,89 - 300 m : 28,87.

Conclusions

Nous avons vu que la température et la stabilité sont des facteurs importants pour le cycle de *Dictyocha fibula*. Dans l'étendue des valeurs qu'ils peuvent prendre au cours de leur cycle, chacun d'eux présente un intervalle de valeurs favorable au développement des cellules. Appelons Ta et Tb les limites de cet intervalle pour la température et Sa et Sb pour la stabilité. En utilisant des unités convenables, on peut faire en sorte que l'intervalle (a-b) soit le même pour les deux facteurs (Fig. 6).

Pour *Dictyocha fibula* en surface, les caractéristiques de cet intervalle sont les suivantes :

$$\begin{array}{ll} Sb = 0,50 & Tb = 15^\circ \\ Sa = 0,0 & Ta \leqslant 12,40^\circ \end{array}$$

La valeur exacte de Ta ne peut être mise en évidence à Villefranche car la température de l'eau n'est jamais inférieure à cette valeur.

Dans une telle représentation, le rôle joué par la composition des deux facteurs apparaît plus clairement : il est nécessaire que les valeurs des deux facteurs soient dans l'intervalle pour que le développement soit favorisé, tandis qu'il suffit que la valeur de l'un d'eux en sorte pour que le développement soit inhibé.

Nous pouvons donc schématiser le cycle de *Dictyocha fibula*, en surface, dans la rade de Villefranche de la façon suivante :

L'année peut être divisée en deux parties :

1. Période pendant laquelle l'eau a une température inférieure à 15° (décembre à avril). Elle peut être subdivisée :

a) périodes d'homogénéisation modérée : conditions favorables au développement des *Dictyocha fibula* : *période de maximum* (mars 1962-janvier et mars 1963) ;

b) périodes d'homogénéisation intense et durable : conditions défavorables d'où inhibition (février 1963). De telles périodes n'existent que si les conditions climatiques sont suffisamment rigoureuses.

2. Période pendant laquelle l'eau présente une température supérieure à 15° (mai à novembre). Elle peut être subdivisée :

a) période de stratification : conditions défavorables au développement des cellules en surface (mai à août ou septembre) ;

b) période d'homogénéisation : phase de dispersion des cellules des couches profondes. Présence d'un petit nombre de cellules en surface sans développement intense (octobre-novembre).

Nous n'avons envisagé, dans cette étude, que quelques caractéristiques du milieu, en particulier les caractéristiques physiques (température, salinité, densité, stabilité) jouant un grand rôle dans le cycle hydrologique. Il serait utile d'ajouter à cette étude la part prise par d'autres facteurs physiques ou métaboliques (translations de masses d'eau, éclairement, pénétration de la lumière dans l'eau, concentration en sels minéraux, en oligoéléments, présence d'autres espèces)

pour arriver à une interprétation plus détaillée ; mais dans ses grandes lignes, l'explication du cycle repose sur deux facteurs principaux : la température et la salinité. Il faut remarquer que la température seule ne peut pas expliquer tous les accidents du cycle et que la salinité de même ne pourrait rendre compte d'une telle répartition annuelle. Il est donc nécessaire d'envisager la composition des facteurs pour expliquer les apparitions et les disparitions de *Dictyocha fibula* dans les eaux de surface de la rade.

Resumen

Hemos comparado el ciclo anual de abundancia del Silicoflagellide, *Dictyocha fibula*, en las aguas superficiales de la rada de Villefranche-sur-Mer, al de algunas características hidrologicas (temperatura, salinidad, densidad, estabilidad) durante los años 1962 y 1963. *Dictyocha fibula* presenta una fase de abundancia al principio del año (enero a marzo) con 4.000 o 5.000 celulas por litro, desaparece durante el verano, y volvemos a encontrarlo en otoño. El ciclo de este protistio puede deducirse en primer aproximacion de la combinacion de los ciclos de la temperatura y de la estabilidad.

Summary

The annual cycle of abundance of a Silicoflagellate species, *Dictyocha fibula*, in the surface waters of the bay of Villefranche-sur-Mer, was studied in relation to some hydrological characteristics (temperature, salinity, density, stability) during the years 1962 and 1963. *Dictyocha fibula* shows an important development in the beginning of the year (January to March) with 4,000 to 5,000 cells per liter, disappears during the summer, and can be found in small quantities in autumn. In its gross features this cycle may be related to the hydrological cycle of the waters of Villefranche-sur-Mer. In particular, it is possible to relate the appearance and disappearance of *Dictyocha fibula* in surface waters with the cycle of temperature and stability.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOUGIS, P. et CARRE, C., 1960. — Conditions hydrologiques à Villefranche-sur-Mer pendant les années 1957 à 1958. *Cahiers Océanogr. du C.O.E.C.*, 12 (6), pp. 393-408.
- BOUGIS, P. et FENAUX, R., 1961. — Conditions hydrologiques à Villefranche-sur-Mer pendant les années 1959 et 1960. *Cahiers Océanogr. du C.O.E.C.*, 13 (9), pp. 627-635.
- BOUGIS, P., FENAUX, L., DÉZILIÈRE, M. — Conditions hydrologiques à Villefranche-sur-Mer pendant les années 1961, 1962 et 1963 (à paraître).
- GOSTAN, J. et NIVAL, P., 1963. — Distribution hivernale des caractéristiques hydrologiques en Mer Ligure et estimation du phytoplancton par la méthode des pigments. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 257, pp. 2872-2875.
- HERRERA, J. y MARGALEF, R., 1963. — Hidrografía y fitoplancton de la costa comprendida entre Castellón y la desembocadura del Ebro, de julio de 1960 a junio de 1961. *Inv. Pesq.*, 24, pp. 33-112.
- HOVASSE, R., 1932. — Contribution à l'étude des Silicoflagellés. Multiplication, variabilité, héritéité, affinités. *Bull. Biol. de France et de Belgique*, 66 (4), pp. 447-501.
- HOVASSE, R., 1946. — Flagellés à squelette siliceux. Silicoflagellés et Ebriidés provenant du plancton recueilli au cours des campagnes scientifiques du Prince Albert I^{er} de Monaco (1885-1912). *Résultats des Campagnes scientifiques*, 107, 18 pp., 1 pl.
- KAIN, J.M. and FOGG, G.E., 1958. — Studies on the growth of Marine Phytoplankton. I : *Asterionella japonica*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 37, pp. 397-413.

- KETCHUM, B.H., RYTHER, J.A., YENTSCH, C.S. and CORWIN, N., 1957. — Productivity in relation to nutrients. *ICES, R. et P.V.*, 144, pp. 132-140.
- MARGALEF, R., 1958. — Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. *The Perspectives in Marine Biology*. Edit. Buzzati-Traverso A.A. Univ. of Calif. press., pp. 323-349.
- MENZEL, D.W. and RYTHER, J.H., 1960. — The annual cycle of primary productivity in the Sargasso Sea off Bermuda. *D.S.R.*, 6 (4), pp. 351-367.
- SVERDRUP, H.U., 1953. — On conditions for the vernal blooming of Phytoplankton. *J. Cons.*, 18, pp. 287-295.
- SVERDRUP, H.U., JOHNSON, N.W., FLEMING, R.H., 1960. — *The Oceans*, Prentice Hall, 105 pp.