

CONSIDERATIONS SUR L'ACTIVITE
BIOLOGIQUE DES EAUX DE SURFACE
DURANT LA PERIODE ESTIVALE 1955.

par

L.DEVEZE

La stratification relative des eaux marines durant la période estivale a été reconnue par différents auteurs comme coïncidant avec un appauvrissement du milieu biotique explicable par la faible concentration en matériel utilisable en tant que source de nourriture par le zooplancton et l'affaiblissement en général de la teneur en éléments biogènes d'importance primordiale nécessaires au développement des végétaux planctoniques.

Les eaux méditerranéennes sont assez mal connues sur ce point et il m'est apparu intéressant de suivre l'activité biologique des eaux d'une zone de référence du Golfe de Marseille durant la période estivale. Les résultats consignés ci-dessous et les commentaires qui les accompagnent doivent être interprétés comme un essai de définition d'une "physiologie" particulière des eaux, caractérisant la période estivale. Ils montrent que, si la biomasse planctonique, au cours de périodes assez longues, peut présenter un état d'équilibre voisinant un seuil très réduit de concentration, elle peut aussi être douée de fluctuations d'amplitude importante commandant dans le milieu des modifications sensibles qui intéressent non seulement le biotope, mais également

l'évolution propre des populations planctoniques. Au cours des déroulements successifs d'un cycle biologique restreint et réduit dans le temps les facteurs limitant le développement de ces populations s'exercent avec une importance particulièrement aigüe. Et c'est ce qui peut vraisemblablement constituer une explication du caractère heurté de leur évolution.

I - FLUCTUATIONS DE LA BIOMASSE PLANCTONIQUE

1/ Données quantitatives et qualitatives.

L'importance de la biomasse planctonique des eaux de surface a été appréciée en employant le filet fermant de CLARKE - BUMPUS. Le plancton recueilli par le filet standar n°20, au cours d'un trait d'une demi-heure à 5 mètres de profondeur, après avoir été prélevé quantitativement et lavé abondamment à l'eau distillée, a été laissé pendant 4 jours à l'obscurité en atmosphère desséchante. Une pesée à poids constant, après ce laps de temps, a permis de préciser l'importance pondérable de la biomasse, exprimée en mg. "poids sec" au m³ d'eau, en rapportant le poids observé au volume d'eau de mer filtrée. Le résidu sec de plancton a été ensuite traité durant 48 heures à l'obscurité par un volume déterminé d'acétone à 90% en vue de l'analyse spectrophotométrique des pigments végétaux et animaux selon la méthode de RICHARDS et THOMPSON. Après élimination des insolubles, l'extrait acétonique des pigments placé dans une cuve de 1 cm. d'épaisseur a été étudié aux longueurs d'onde de 665, 645 et 630 millimicrons (chlorophylles a, b et c) et 510 et 480 millimicrons (caroténoïdes des types astacyne et non astacyne). Selon ces auteurs, la concentration de l'extrait en chlorophylles a, b et c (Ca, Cb et Cc) est déduite des relations suivantes :

$$C_a \text{ (mg/l)} = 15,6 \cdot D_{665} - 2,0 \cdot D_{645} - 0,8 \cdot D_{630}$$

$$C_b \text{ (mg/l)} = 25,4 \cdot D_{645} - 4,4 \cdot D_{665} - 1,03 \cdot D_{630}$$

$$C_c \text{ (MSPU/l)} = 109 \cdot D_{630} - 12,5 \cdot D_{665} - 28,7 \cdot D_{645}$$

dans lesquelles D_{665} , D_{645} et D_{630} sont les absorptions lues aux longueurs d'onde respectives de 665, 645 et 630 millimicrons.

La quantité des deux composants caroténoïdes est déduite des absorptions aux longueurs d'onde de 510 et 480 millimicrons ($D_{510} - D_{480}$). L'incidence de la teneur de l'extrait pigmentaire en chlorophylles sur la mesure doit être soustraite des absorptions lues à ces longueurs d'onde pour conduire, par les calculs suivants, à des absorptions résiduelles (D_{res}) intéressant les seuls caroténoïdes.

$$D_{res,510} = D_{510} - 0,026 C_a - 0,0035 C_b - 0,0021 C_c = 0,045 C_{nas} + 1,69 C_{as}$$

$$D_{res,480} = D_{480} - 0,0019 C_a - 0,0136 C_b - 0,0054 C_c = 0,203 C_{nas} + 0,249 C_{as}$$

où C_{nas} et C_{as} représentent les concentrations respectives en caroténoïdes des types non astacyne et astacyne. Ces concentrations sont enfin déduites des équations suivantes :

$$\text{Caroténoïdes, type astacyne (MSPU/l)} = 2 (4,45 \cdot D_{res,510} - D_{res,480})$$

$$\text{Caroténoïdes, type non astacyne (MSPU/l)} = 7,6 (D_{res,480} - 1,49 \cdot D_{res,510})$$

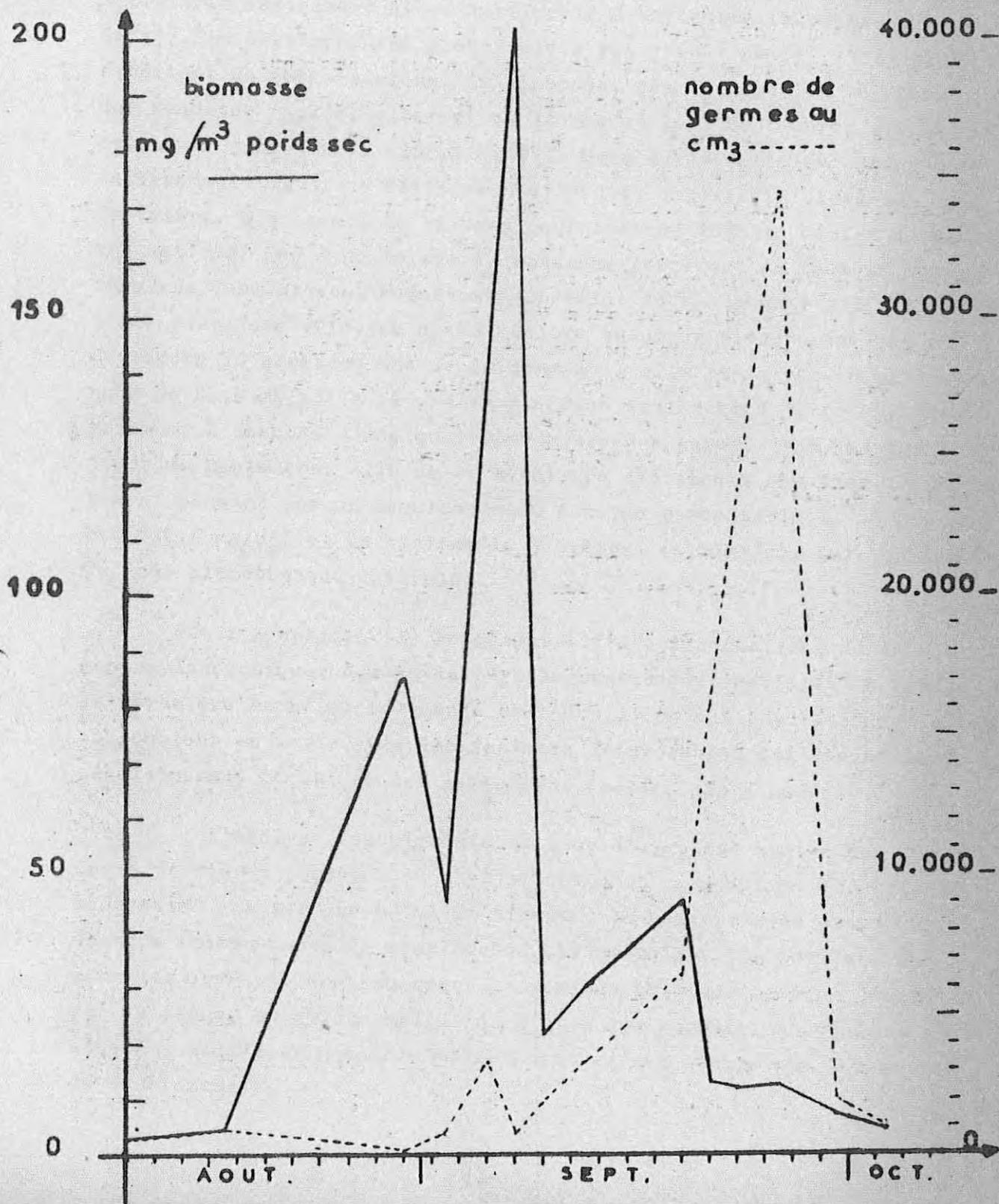
Les concentrations ainsi établies représentent la teneur d'un litre d'extrait acétonique pigmentaire. Si le résidu sec planctonique obtenu lors de la filtration de " V " litres d'eau de mer a été

traité par "v" cm³ d'acétone, la teneur en pigments au m³ d'eau de mer sera obtenue en multipliant les résultats des équations précédentes par le facteur $\frac{V}{v}$. Les concentrations en chlorophylles a et b sont ainsi exprimées en mg/m³. Le manque de connaissance des coefficients spécifiques d'absorption de la chlorophylle C et des caroténoïdes analysés a rendu nécessaire la création d'une unité pigmentaire particulière, appelée SPU (specified Pigment Unit). Elle représente une quantité de pigment non déterminée avec précision, mais très voisine de 1 gramme qui, dissoute dans 1 litre d'acétone à 90%, donne aux longueurs d'onde du maximum d'absorption une extinction précise figurant dans un tableau donné par les auteurs. La teneur en chlorophylle C et caroténoïdes des types astacyne et non astacyne, est exprimée dans cette publication en millièmes de cette unité spécifiée au m³ d'eau (MSPU/m³).

Durant l'été, le milieu biotique des eaux superficielles peut se diviser en 2 périodes évolutives distinctes.

Après une poussée phytoplanctonique d'importance secondaire, apparue dès les premiers jours de Juin et terminée le 17 de ce mois, la première période qui se prolonge jusqu'à la mi-Août est essentiellement caractérisée par une faiblesse extrême de la biomasse planctonique. Celle-ci, qui était de 23 mg/m³ le 17 Juin, s'appauvrit progressivement par la suite jusqu'à un minimum le 28 Juillet avec 1,4 mg/m³. Jusqu'au 16 Août cette pauvreté planctonique persiste et à cette date la biomasse atteint 4,7 mg/m³. La seconde période, qui fait donc suite à un plancton animal très appauvri, sera seule étudiée ici d'une manière détaillée. Elle comporte 4 poussées planctoniques successives, d'importance inégale, à développement aigu et à devenir fugace. La première poussée qui débute aux premiers jours de la 2ème quinzaine d'Août, atteint son maximum pondéral en 13 jours, le 29 Août, date à laquelle la biomasse est de 84 mg/m³ ; elle décroît

1. BIOMASSE ET POPULATIONS BACTERIENNES PLANCTONIQUES.



alors très rapidement et se termine le 2 Septembre (biomasse = 43,7 mg/m³). Le développement planctonique qui y fait suite est le plus important de cette période. La biomasse, dès le 3 Septembre, subit une remontée rapide; elle est de 145 mg/m³ le 5 Septembre, atteint un optimum 2 jours après (202,8 mg/m³). Mais après cette évolution particulièrement aigüe, un fléchissement brutal conduit la biomasse, le 9 Septembre, à un seuil de 21 mg/m³ qui annonce déjà le déclin du plancton estival. Les deux dernières poussées possèdent en fait un caractère résiduel et sont réduites d'un point de vue quantitatif. La troisième poussée s'effectue d'une manière beaucoup plus lente : le 12 Septembre la biomasse est de 30,4 mg/m³ ; elle passe par un maximum ménagé de 45,2 mg/m³ le 19 ; elle s'efface seulement 4 jours après ce maximum. L'ébauche d'une quatrième poussée apparaît dans les derniers jours de Septembre; elle ne se développe d'ailleurs que très imparfaitement passant par un mamelonnement à peine perceptible le 26 Septembre (12,4 mg/m³) et un minimum le 3 Octobre (4,6 mg/m³) qui termine la période planctonique estivale.

Le graphique (1) représentatif des fluctuations de la biomasse planctonique, durant la période considérée, met bien en relief le caractère haché et tourmenté de l'évolution des populations. Celles-ci semblent en lutte avec des facteurs défavorables qui gênent leur développement normal et les obligent à évoluer par à coups.

L'analyse des pigments et leur dosage ont montré que durant les 3 premières poussées le phytoplancton et le zooplancton étaient liés entre eux par une relation directe, la 4^{ème} poussée étant une ébauche indépendante de zooplancton. Le graphique (2) souligne que pour les 1^{ère} et 3^{ème} poussées, le maximum photosynthétique déterminé par la teneur en chlorophylles a, b et c des populations végétales considérées dans leur ensemble est atteint en même temps que les maxima de la biomasse.

Cette simultanéité n'est pas vérifiée en ce qui concerne la 2^{ème} poussée - la plus importante d'un point de vue quantitatif - le maximum photo-synthétique précède de deux jours le maximum de la biomasse.

Le graphique (3) qui traduit les fluctuations de concentrations du plancton recueilli en pigments animaux (caroténoïdes des types astacyne et non astacyne) permet de mettre en valeur la faiblesse des populations zooplactoniques au cours des développements végétaux successifs.

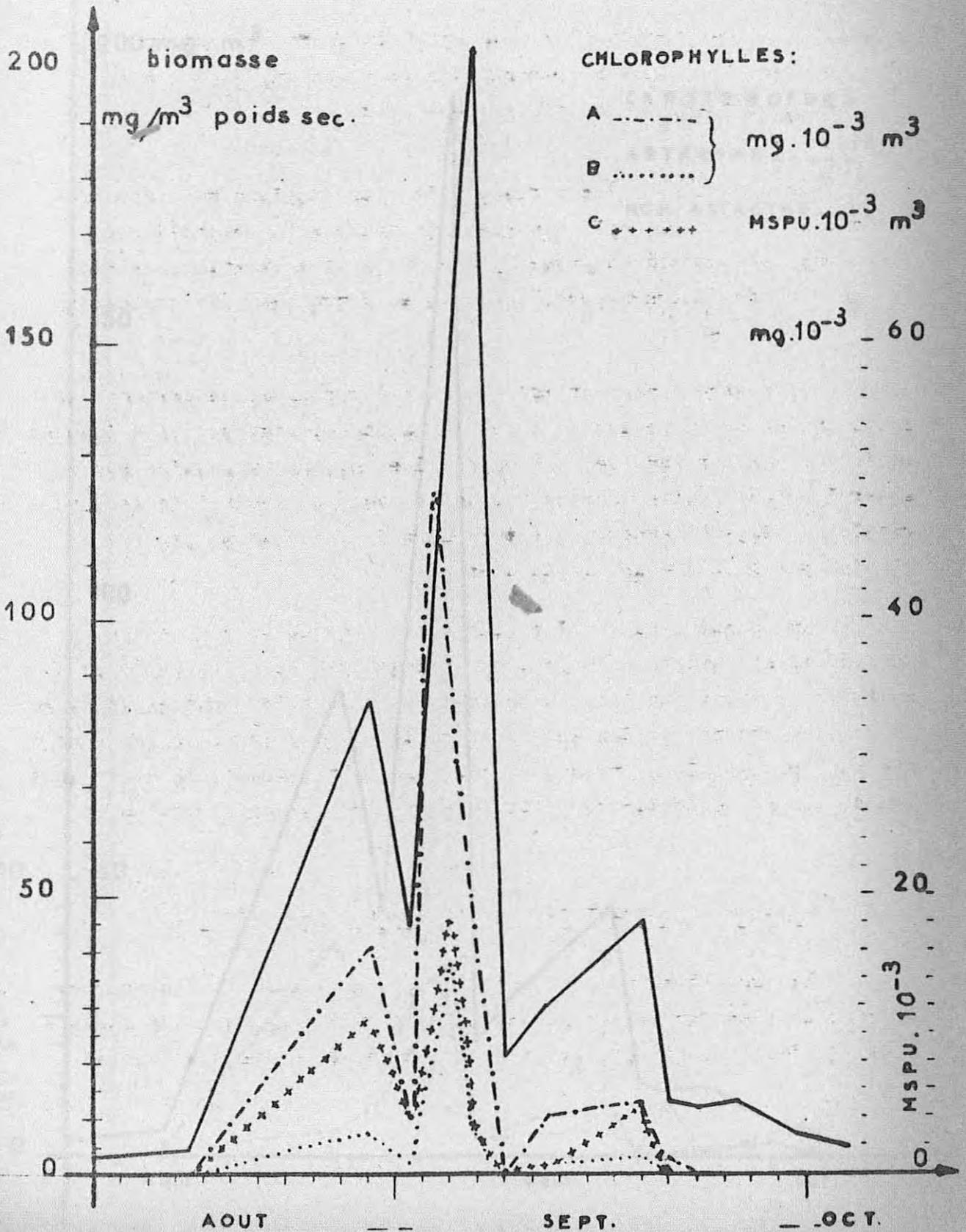
Il montre également qu'une telle importance, déterminée par la teneur en caroténoïdes du type non astacyne, diminue graduellement au fur et à mesure que se développent les poussées végétales successives: la concentration maximum coïncide avec la première poussée végétale, devient à peine plus faible lors de la deuxième poussée et atteint par la suite un niveau très bas.

En ce qui concerne les fluctuations de la concentration en caroténoïdes, du type astacyne, un maximum principal important ne peut être observé que lors du maximum de la deuxième poussée végétale. Un maximum réduit, se développant parallèlement à la troisième poussée phytoplanctonique, précède une flèche relativement aiguë qui suit immédiatement le déclin de cette dernière population de diatomées.

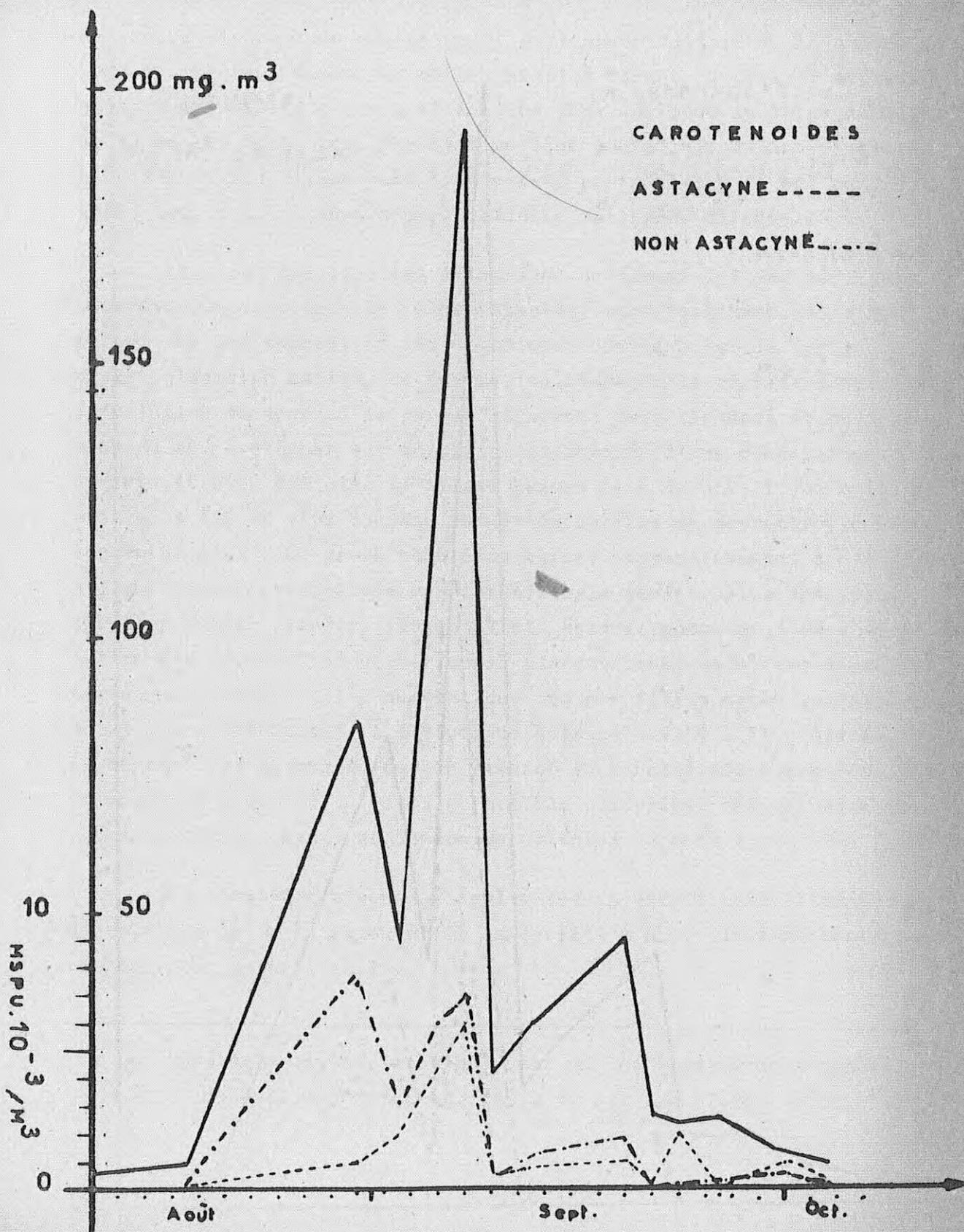
2 - Biomasse et populations bactériennes planctoniques.

Les relations qui peuvent exister entre les fluctuations cycliques du plancton et les populations bactériennes des eaux marines sont mal définies et comportent encore de nombreux points obscurs.

2. BIOMASSE ET TENEUR EN CHLOROPHYLLES.



3. BIOMASSE ET TENEUR EN CAROTENOIDES .



Les résultats obtenus sur ce point sont contradictoires. Il a donc paru intéressant d'aborder cette question durant la période estivale, exempte de précipitations, et de plus dans une zone du large du Golfe de Marseille dont l'analyse systématique poursuivie durant plusieurs années a permis de conclure à la pureté particulière de ses eaux situées toujours à l'abri d'une pollution terrigène directe.

Il n'est pas dans mes intentions de donner ici des résultats possédant un caractère de valeur absolue, mais seulement, en s'appuyant sur les données et les techniques définies par de nombreux microbiologistes marins, de suivre, au cours de la période considérée, l'évolution de densité de germes existants dans les eaux et susceptibles de se développer sur un milieu de culture d'une composition stricte et bien définie. Le milieu gélosé 2216 de ZoBell qui a été utilisé a été de plus reconnu comme susceptible de permettre le développement d'un plus grand nombre de germes comparativement à d'autres milieux également employés en microbiologie marine. Il semble donc que l'on puisse admettre les résultats obtenus comme un indice de l'évolution des populations bactériennes planctoniques dans leur ensemble. Après ensemencement, les numérations ont été faites après un séjour de 15 jours des milieux à l'étuve de culture à 21°C. Il a été fait la moyenne des germes au cm³ en prenant en considération les résultats valables de 6 boîtes de Pétri au minimum par prise, chaque boîte de Pétri utilisable ayant un nombre de colonies compris entre 20 et 200.

Les résultats obtenus * soulignent un étroit parallélisme d'évolution de la biomasse et de la densité des populations bactériennes des eaux superficielles

* Les résultats ont été consignés dans une note aux Comptes-rendus de l'Académie des Sciences, 1955, t. 241 : p. 1629 - 1631.

Chaque poussée planctonique détermine, en principe, une poussée bactérienne ultérieure dont le devenir est sous l'étroite dépendance de l'évolution de la biomasse planctonique ultérieure elle-même. Il est à souligner l'action possible de facteurs antagonistes qui parviennent à freiner et même inhiber momentanément le développement bactérien, au moment où les maxima planctoniques apparaissent. Dans cet ordre d'idées, j'ai été amené à dissocier, en ce qui concerne l'évolution des populations végétales planctoniques, le maximum photosynthétique déterminé par la teneur en chlorophylles du maximum pondéral. C'est en effet au moment de ce dernier, lorsqu'il suit l'activité photosynthétique maximum, que ces facteurs antagonistes semblent avoir une action importante et de ce fait, perceptible sur le développement bactérien. Lorsque, par contre, les flèches phyto-planctoniques possèdent une importance quantitative réduite permettant des maxima photo-synthétique et pondéral simultanés, cette action quand elle est décelable par l'analyse, n'apparaît que sous la forme d'un ralentissement, d'un freinage momentanés et plus ou moins importants du développement bactérien. Ces actions importantes, qui se traduisent par un fléchissement marqué de la densité bactérienne, ont été nettement constatées lors des maxima printaniers et pré-estival du phytoplancton. Elles sont également perceptibles, à des degrés, divers, au cours de la période estivale dont il est ici question.

Le développement secondaire végétal pré-estival apparu durant la première quinzaine de Juin détermine une poussée bactérienne dont le maximum est atteint 12 jours après le déclin des végétaux. Au moment de la disparition des diatomées, la densité bactérienne est excessivement réduite : le 17 Juin elle est seulement de 325 germes/cm³. Cette densité s'accroît graduellement et parvient à un maximum réduit le 29 Juin avec 3500 germes/cm³, auquel fait suite un affaiblissement graduel.

Au cours de la première période estivale qui se termine à la mi-Août, il a été indiqué que les eaux marines étaient essentiellement caractérisées par une pauvreté extrême du milieu biotique. Les populations uniquement animales sont excessivement clairsemées. Et la faiblesse de la concentration en matériel organique qu'elles figurent constitue un facteur limitant le développement bactérien. Il est à remarquer, au cours de cette période, un étroit parallélisme d'évolution de la biomasse planctonique et de la densité bactérienne. A une biomasse voisine du seuil minimum correspondent des populations bactériennes excessivement pauvres qui parviennent à un minimum de 21 germes/cm³ le 28 Juillet, jour où la biomasse planctonique a atteint son minimum. Jusqu'au 16 Août la densité bactérienne est excessivement réduite. Au cours de la deuxième période estivale qui débute à cette date, les fluctuations importantes de la biomasse planctonique déterminent des variations de densités des populations bactériennes vivant dans les eaux de plus grande amplitude. Le graphique (I) met également en relief une parenté d'évolution de la biomasse et des bactéries planctoniques au cours de cette deuxième période. Alors que se développe la première poussée planctonique, la densité bactérienne pourtant réduite le 16 Août, accuse un fléchissement à peine perceptible jusqu'à un minimum de 98 germes /cm³ le 29 Août, alors que le maximum planctonique est atteint.

A la diminution rapide de la biomasse correspond par la suite une élévation de la densité bactérienne des eaux qui est continue jusqu'au moment où la deuxième poussée planctonique a atteint le maximum photosynthétique (le 5 Septembre).

A cette date elle est de 3.250 germes au cm³ . Dans les 2 jours qui suivent, alors que le plancton atteint son maximum pondéral, la densité bactérienne subit un fléchissement marqué qui la ramène à 743

Lors de la réduction de la biomasse planctonique, après le 7 Septembre, le nombre des germes s'élève à nouveau d'une manière ménagée. Elle est de 1.910 germes/cm³ le 9 Septembre, de 3.298 germes/cm³ le 12, de 6.410 germes/cm³ le 19. Au cours de cette période comprise entre le 9 et le 19 Septembre, les bactéries planctoniques, qui ont à leur disposition à ce moment l'importante réserve en matériel utilisable provenant de la deuxième poussée planctonique, semblent avoir un développement freiné. C'est au cours de cette même période que la troisième poussée planctonique aboutit à un maximum réduit. Mais dès le déclin de cette dernière, la densité bactérienne des eaux s'élève brutalement. Elle est de 16.030 germes/cm³ le 21 Septembre, de 23.870 germes/cm³ le 23 et aboutit à un maximum principal important le 26 avec 32.700 germes/cm³, auquel fait suite une chute brutale qui ramène le nombre de germes à 2.000/cm³ le 30 Septembre et à 810/cm³ le 3 Octobre. Pendant que ce maximum bactérien se développait, la quatrième poussée planctonique très réduite quant à son importance quantitative et à son étendue dans le temps, passait par un maximum à peine perceptible le 25 Septembre et se terminait également le 3 Octobre.

Ces indications numériques permettent de dégager les considérations suivantes :

a) Une étroite parenté d'évolution dans le temps lie les fluctuations des populations planctoniques et bactériennes. Les connaissances théoriques qui permettraient de prévoir une telle parenté s'appuyaient sur le fait que le matériel organique présent dans les eaux et utilisable par les microorganismes constitue en fait le facteur primordial limitant le développement bactérien. Il a été possible de constater qu'au cours des périodes où la biomasse planctonique était particulièrement faible et animée de fluctuations excessivement réduites, les bactéries planctoniques étaient elles-même excessivement

clairsemées et subissaient une évolution comparable à celle de la biomasse. Toute poussée planctonique devant être considérée comme un enrichissement du milieu en matériel utilisable par les microorganismes doit entraîner un développement bactérien concomitant. C'est ce qui a été vérifié durant la période considérée, puisque chaque poussée planctonique était accompagnée d'une poussée bactérienne.

On doit ajouter toutefois que de telles poussées bactériennes "commandées" n'ont qu'une importance quantitative généralement réduite et une durée limitée. C'est ce qui vraisemblablement permet d'expliquer qu'elles aient pu échapper à de nombreux auteurs.

b) Ces poussées bactériennes qui accompagnent en principe chaque fluctuation importante de la biomasse planctonique peuvent voir leur développement gêné ou même momentanément inhibé par l'action de facteurs que je désignerai par le terme volontairement vague de "facteurs d'antagonismes". L'examen a montré que durant les trois premières poussées planctoniques, les végétaux et les animaux étaient liés par une relation directe encore que les végétaux aient eu une importance quantitative primordiale. Le fléchissement ou le ralentissement du développement bactérien constatés au moment des maxima pondéraux planctoniques peuvent s'expliquer évidemment par l'action prédatrice des animaux présents dans les eaux. Cette hypothèse, partiellement vérifiée * peut également n'expliquer que fragmentairement ces constatations. Une explication possible réside dans la nature chimique et l'importance du matériel organique figuré par le plancton à ces moments et directement utilisable par les microorganismes. Il convient enfin d'ajouter, comme autre explication, l'action possible de phénomènes d'antibioses qui se développent dans le milieu au moment des maxima végétaux.

* Utilisation par les Copépodes pélagiques des Bactéries planctoniques comme nourriture. C.R. - Aca. Sci., 1952. t. 234 : p. 2016-2018.

Il est à noter que pour la deuxième poussée planctonique, une action marquée de fléchissement bactérien a été décelée dans le court laps de temps (2 jours) qui a séparé le maximum photosynthétique du phytoplancton du maximum pondéral de la biomasse.

c) Au cours de la période considérée, alors que les eaux atteignent une température qui approche et parfois dépasse la température optimum de développement des bactéries marines, l'action des poussées bactériennes qui accompagnent les fluctuations brutales de la biomasse entraîne des changements importants dans la concentration des eaux en éléments biogènes. Cette action rapide est d'autant plus importante que les eaux marines estivales ont été reconnues par de nombreux auteurs comme excessivement pauvres en général en éléments utilisables notamment par les végétaux planctoniques.

Les analyses chimiques dont les résultats sont donnés ci-dessous soulignent cette importante action bactérienne. Dans un milieu reconnu relativement pauvre en azote et en phosphore minéral, notamment, les bactéries planctoniques participent d'une manière immédiate au développement du phytoplancton. Les végétaux utilisent les produits métaboliques au fur et à mesure de leur libération dans le milieu et l'importance de leurs populations se trouve subordonnée et commandée par l'importance de l'activité bactérienne.

Alors que, durant l'hiver, on constate un cycle biologique des eaux ralenti qui prépare lentement et progressivement une réserve importante en sels minéraux qu'utiliseront les végétaux lors de la principale poussée printanière, en été, par contre, le cycle biologique vraisemblablement réduit quant à son rendement probable est particulièrement rapide.

On conçoit toutefois que suivant l'importance de l'activité bactérienne, la minéralisation du matériel organique puisse constituer un facteur limitant le développement du phytoplancton. Le caractère haché et tourmenté des fluctuations de la biomasse planctonique durant la période étudiée trouve, dans ce fait, une explication.

II - CONSIDERATIONS SUR LES CARACTERISTIQUES PHYSICO - CHIMIQUES DES EAUX SUPERFICIELLES DURANT LA SECONDE PERIODE ESTIVALE.

Alors que les prélèvements d'eau nécessaires à l'examen bactériologique étaient effectués à l'aide de bouteilles de verre stériles équipant un appareil que j'ai décrit, l'eau de mer en vue des analyses physico-chimiques a été recueillie dans une bouteille NANSEN, immédiatement transvasée dans un flacon de matière plastique et chloroformée. Toutes les analyses ont été entreprises dès l'arrivée des échantillons au laboratoire et terminées dans les 12 heures qui suivirent le prélèvement. Ces analyses ont porté sur la température, le pH in situ, la teneur en oxygène dissous, en phosphore total, en nitrite, en nitrate et en silicate.

1 - Température de l'eau.

Le graphique (6) traduit les variations de la température des eaux superficielles (5 ms. de profondeur) au cours de la période considérée. Il montre des variations d'une amplitude extrême de 7°3, la température la plus basse, 16°5, étant observée le 19 Septembre et la température la plus élevée, 23°8, le 29 Août. Ces changements importants trouvent leur explication dans l'action combinée du réchauffement des eaux par les fortes

températures et l'insolation intense caractéristiques de la période estivale et le refroidissement de ces mêmes eaux sous l'influence du régime des vents dominants dans le Golfe de Marseille. A cet égard, le Mistral provoque rapidement des baisses très importantes de la température des eaux superficielles. Ceci explique les alternances d'élévation et d'abaissement de température que le graphique met en relief. Alors que la température des eaux s'élève régulièrement jusqu'au 29 Août, le Mistral réduit de 2° cette température en 4 jours (jusqu'au 5 Septembre). Un nouveau réchauffement est décelable jusqu'au 9 Septembre ; auquel fait suite un abaissement brutal, sous l'influence de ce vent, de 5° en 10 jours, qui conduit à la température minima observée. Par la suite un nouveau réchauffement élève en 7 jours la température des eaux de $4^{\circ}3$; ce réchauffement est arrêté par une nouvelle rafale de Mistral qui, en 4 jours, abaisse la température de $1^{\circ}8$. Cette action n'est toutefois que momentanée et après l'arrêt du vent, un nouveau réchauffement permet à la température des eaux de s'élever de 19° à $20^{\circ}9$ entre le 30 Septembre et 3 Octobre.

Ces alternances de réchauffement des eaux et de refroidissement sous l'influence du Mistral provoquent donc des variations brutales et importantes de température qui méritent d'être soulignées. Ce refroidissement peut d'ailleurs être nettement observé quelques heures seulement après la levée de ce vent.

2 - Variations de la concentration en ions hydrogène "in situ".

Pour déterminer la concentration en ions hydrogène des échantillons d'eau de mer recueillis, il a été utilisé un potentiomètre à couple d'électrodes verre-calomel ; l'électrode de verre possédait une faible résistance interne (résistance chimique inférieure à 20 mégohms).

Au moment même de la détermination, la force électromotrice de ce couple d'électrodes a été mesurée pour des valeurs de pH exactement mesurées de 8 et 9 (solutions tampon Fixanal - Riedel. - De Haën Ag. Seelze. Hannover) en réglant au préalable la sensibilité de l'appareil de façon à ce que le passage des électrodes de l'une à l'autre de ces solutions détermine une déviation correspondant exactement à 1 unité pH.

Si on désigne par E_2 la force électromotrice du couple d'électrodes dans la solution de pH 9 et E_1 , celle de pH 8, la pente (S) de l'électrode de verre dans cette bande 8 - 9 de pH peut être définie par la relation :

$$S = \frac{E_2 - E_1}{9 - 8} = E_2 - E_1$$

Il sera possible, en plongeant les électrodes dans l'eau de mer à analyser, de connaître la force électromotrice E intéressant cette eau.

Le pH de l'eau de mer (pH_x) sera déduit de l'équation :

$$pH_x = 8 + \frac{E - E_1}{S}$$

L'emploi de l'électrode de verre pour la détermination de la concentration en ions hydrogène de l'eau de mer, qui permet l'élimination de nombreux facteurs correctifs, nécessite par contre de rigoureuses précautions en ce qui concerne la stabilisation à une même température des solutions tampons et de l'eau à analyser. Il est indispensable, afin de tenter de connaître le pH de l'eau de mer, in situ, d'établir une correction en tenant compte de la température de l'eau au moment du prélèvement et celle à laquelle l'analyse a été faite.

Si t_2 représente la température d'analyse et t_1 la température de l'eau au moment du prélèvement, le pH in situ sera donné par la formule :

$$pH_{t_2} = pH_{t_1} + x (t_2 - t_1)$$

x étant un coefficient donné par BUCH et NYNAS

L'étude systématique du pH des eaux marines par l'emploi de l'électrode de verre n'est pas généralisée. Cette étude a très souvent été réalisée en utilisant des indicateurs colorés qui nécessitent, indépendamment de la correction indispensable due à l'effet de la température, l'intégration de facteurs correctifs dus à "l'effet des sels". Des résultats fondamentaux ont été toutefois donnés sur la distribution du pH dans les eaux marines, d'un point de vue statique, en employant l'une ou l'autre méthode. Il est apparu intéressant de suivre, au cours de la période considérée, les variations de la concentration en ions hydrogène des eaux au moment où le milieu biotique subissait des variations importantes qui devaient, pensions nous, avoir une certaine incidence sur le biotope lui-même .

L'eau de mer étant un milieu excessivement bien tamponné, doué de plus d'un dynamisme caractéristique, il était rationnel de prévoir des fluctuations de faible amplitude , pouvant être de plus contrariées ou voilées par l'incidence de facteurs externes.

L'interprétation des résultats obtenus appuie entièrement ce point de vue. Les fluctuations du pH, données à titre indicatif, n'ont qu'une valeur toute relative et doivent être considérées comme la manifestation de simples résultantes de facteurs dont la propre importance ne peut être définie avec précision. Il sera donc simplement fait état de concordance possible d'éléments à des moments déterminés de l'évolution du milieu pouvant expliquer les variations de pH.

Le fait, par ailleurs, que les eaux étudiées soient celles de surface (-5 m. de profondeur) ajoute encore à l'incertitude des résultats en raison de l'importance des échanges au niveau eau-atmosphère.

Au cours de la période comprise entre le 29 Août et le 19 Septembre, durant laquelle la biomasse planctonique est sujette à des variations importantes et brutales, les fluctuations in situ du pH n'ont qu'une très faible amplitude, ne dépassant pas 6/100 d'unité pH. Elles ébauchent cependant, du 29 Août au 5 Septembre et du 5 Septembre au 12 Septembre 2 mamelonnements distincts sur le graphique (4) avec maximum respectifs les 2 et 7 Septembre, suivis d'une période de stabilisation au seuil de 8,20 - 8,21 du 12 au 19 Septembre. Ces deux mamelonnements distincts peuvent être expliqués par l'incidence d'un facteur externe, en l'occurrence la température, car une légère augmentation de pH correspondant, dans les deux cas, une diminution de température des eaux assez sensible. Mais il faut noter aussi l'action possible de l'oxygénation des eaux dont l'évolution durant cette période est marquée par une élévation de la teneur en O^2 , du 29 Août au 5 Septembre et du 7 Septembre au 12 Septembre, les dates des 5 et 12 Septembre étant celles où la teneur maximum en O^2 des eaux était observée, de même que les minima de pH marquant la fin des mamelonnements.

La période de stabilisation du pH entre le 12 et le 19 Septembre concorde à la fois avec une diminution de température et de teneur en O^2 des eaux. Si aucune corrélation ne peut rattacher les fluctuations de la biomasse et du pH, il convient toutefois de noter la concordance des minima de pH des 5 et 12 Septembre (pH 8,20 - 8,21) avec l'accroissement de la densité bactérienne des eaux qui se fixe à ces deux dates à 320 germes /cm³.

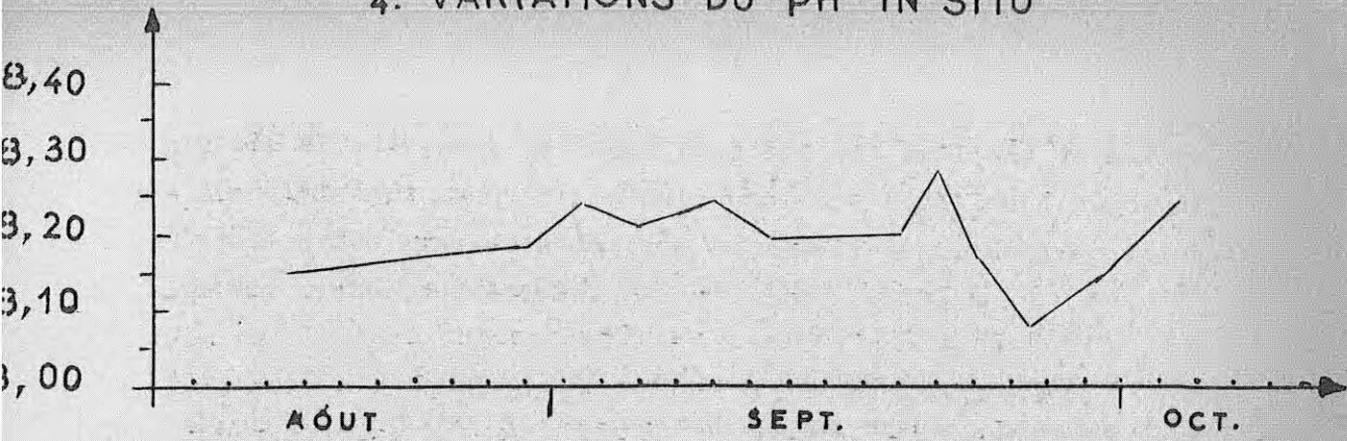
La période de stabilité du 12 au 19 Septembre coïncide d'une part avec un abaissement de la température et de la teneur en oxygène.

dissous des eaux et une élévation, d'autre part, de la biomasse planctonique et de la densité bactérienne. Dans les deux jours qui suivent, alors que la teneur en O_2 est stabilisée, que la température s'élève, que la biomasse planctonique subit une chute brutale et que les bactéries planctoniques amorcent non moins brutalement un développement qui doit les conduire à leur maximum principal, le pH des eaux s'élève de 7/100 d'unité. Il y fait suite un affaiblissement important qui conduira à la valeur minima observée le 26 Septembre (8,08. Cet affaiblissement concorde avec une diminution de la teneur en O_2 , une stabilisation de la biomasse planctonique et une élévation à la fois de la température et de la densité bactérienne. Une remontée continue après cette date élève à nouveau le pH jusqu'à la valeur de 8,25 atteinte le 3 Octobre. Il faut voir dans ces variations relativement importantes du pH des eaux superficielles la manifestation d'interactions intéressantes à la fois le biotope et le milieu biotique.

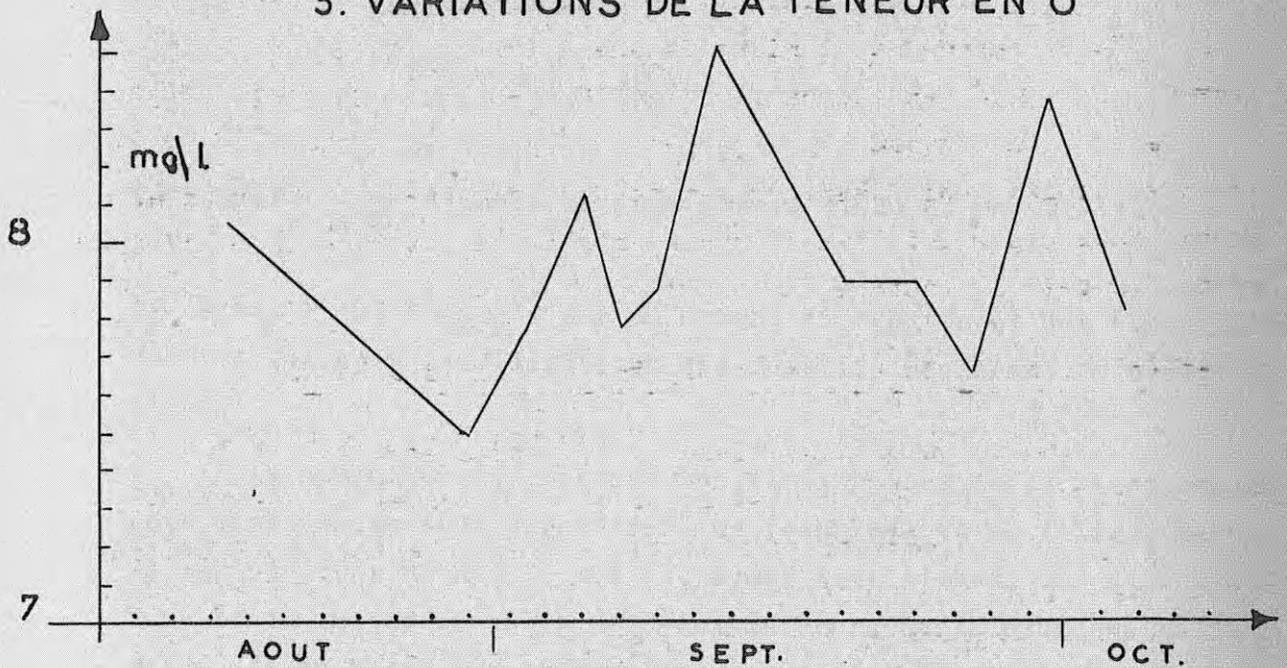
3 - Variations de la teneur en oxygène dissous des eaux.

La teneur en oxygène dissous des eaux a été déterminée par la méthode de WINKLER, dont il est superflu de rappeler les principes. Le mode opératoire pour traiter et titrer les échantillons recueillis est celui défini par JACOBSEN et ROBINSON : dans un flacon de verre brun d'une contenance de 250 cm³ (soit Vcm³ la contenance précise), bouché au verre, l'eau de mer est versée. On y ajoute successivement 1 cm³ de solution de $SO_4 Mn$, $4H^{2}O$ (450 gr. de sulfate de manganèse %) et 1 cm³ de solution alcaline d'iode (700 gr. de KOH + 500 gr. de NaOH + 150 gr. de IK p. mille). Le flacon est bouché de façon qu'aucune bulle d'air ne soit retenue et agité plusieurs fois. Il est versé alors 1 cm³ de SC_4H^2 concentré. Le flacon est à nouveau bouché, et agité énergiquement jusqu'à ce que le précipité soit complètement dissous. Les flacons ainsi traités sont conservés à l'obscurité jusqu'au moment de la détermination. Celle-ci s'effectue pour chaque

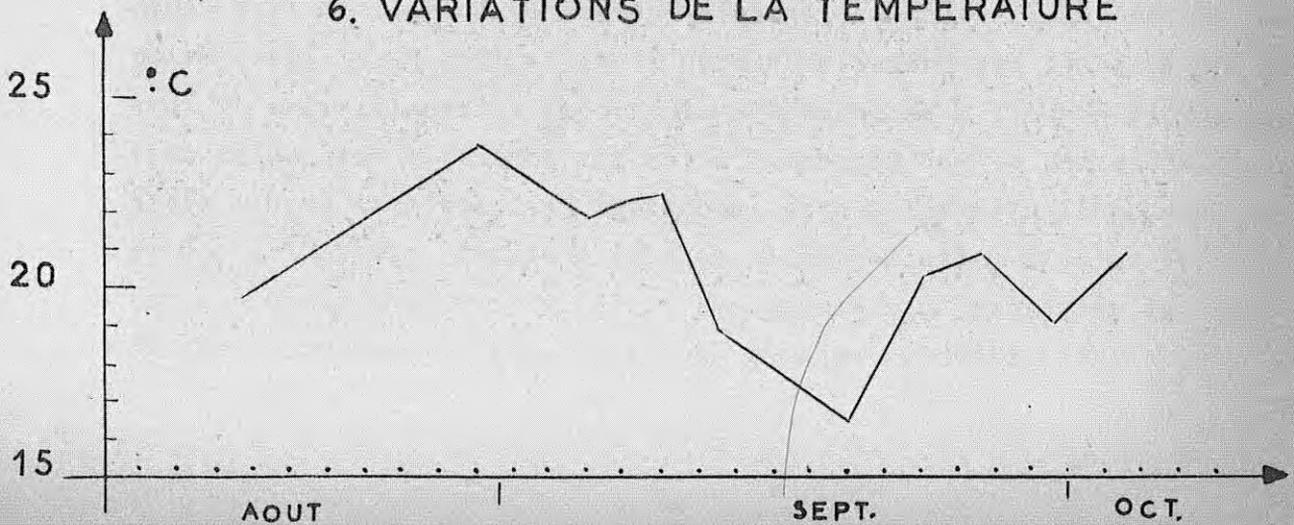
4. VARIATIONS DU PH IN SITU



5. VARIATIONS DE LA TENEUR EN O²



6. VARIATIONS DE LA TEMPERATURE



prise en utilisant par deux fois 100 cm³ de l'eau de mer traitée. L'analyse est conduite en employant une solution d'hyposulfite de soude N/100 exactement titrée au moment de la détermination, en présence d'empois d'amidon.

Si on désigne par A cm³ le volume de solution d'hyposulfite de soude de titre N. le contenu C_{O₂} en oxygène dissous exprimé en atomes milligrammes au litre d'eau de mer à la température de 20° est donné par la formule suivante :

$$C_{O_2} = \frac{A \cdot N \cdot 1000}{2 \times 100} \times \frac{V}{V - 2}$$

Le rapport $\frac{V}{V-2}$ donne le volume précis d'eau de mer traitée.

En effet, 2 cm³ d'eau de mer au moment du traitement des échantillons ont été éliminés par l'addition des réactifs manganoux et alcalins d'iode.

Le graphique (5) traduit les fluctuations de la teneur en oxygène dissous des eaux superficielles (exprimée en mg./litre) durant la période considérée. Il met en relief tout d'abord une diminution brutale de la teneur en O₂ des eaux au cours de la deuxième quinzaine d'Août alors que la température continue de s'élever. L'oxygénation des eaux due à la première poussée phytoplanctonique ne peut ainsi être décelée d'une manière directe. Au cours de la période comprise entre le 29 Août et le 19 Septembre, alors que les eaux subissent un refroidissement important, l'ébauche de 2 flèches d'oxygénation se dessine nettement. Il est à remarquer que le sommet de la première flèche se situe le 5 Septembre, date à laquelle la poussée végétale principale (deuxième poussée planctonique) a atteint son maximum photosynthétique; il n'est pas possible de rattacher la 2ème flèche d'oxygénation à la troisième poussée végétale, par contre.

Une troisième flèche d'oxygénation conduisant à un maximum atteint le 30 Septembre et survenant après une période de stabilité et d'affaiblissement de la teneur en O^2 des eaux, ne peut être rattachée aux fluctuations du milieu biotique.

Il a simplement été fait état des variations de la teneur en O^2 des eaux durant cette période. La confrontation des différentes données figurant dans cette publication explique la prudence avec laquelle une interprétation valable doit être avancée. Elle prouve que les phénomènes biologiques, dans un milieu complexe comme le milieu marin, peuvent être voilés ou considérablement modifiés par l'incidence de facteurs étrangers au milieu biotique et dont l'importance peut s'avérer prépondérante et déterminante.

4 - Variations de la teneur en azote sous forme de nitrate des eaux.

Les analyses de l'azote présent sous forme de nitrate ont été conduites en employant la méthode de ZWICKER et ROBINSON qui constitue une amélioration sensible des procédés classiques (en nombre limité d'ailleurs) de détermination de faibles concentrations en nitrates dans l'eau en présence d'une teneur importante en chlorures. Nous avons employé une solution millimolaire de cristaux incolores de strychnidine réduite dans l'acide sulfurique pur MERCK. Des volumes égaux d'eau de mer recueillie et de réactif ont été soigneusement mélangés dans des flacons de verre Pyrex vieillis bouchés qui furent placés à l'obscurité pendant 4 heures. Après ce laps de temps nécessaire au développement optimum du produit d'oxydation de couleur rose, l'analyse spectrophotométrique a été faite à la longueur d'onde de 530 millimicrons.

La courbe représentative (graphique 7) des fluctuations de la teneur en nitrate de l'eau de mer de surface au cours de la période considérée est essentiellement caractérisée par un aspect "haché" et tourmenté que lui confère une alternance d'utilisation de l'azote par les végétaux planctoniques et de reminéralisation des composés azotés organiques de la biomasse par l'action bactérienne.

La réserve en nitrates disponible au moment du développement de la seconde période planctonique estivale est particulièrement réduite. Cette faible concentration trouve son explication dans la pauvreté extrême de la biomasse planctonique, qui, du 17 Juin à la mi-Août, constitue un facteur limitant le développement des bactéries planctoniques et, par incidence, l'enrichissement des eaux en sels minéraux utilisables par les végétaux. Toutefois, dès le 16 Août, au fur et à mesure que se développe la première poussée phytoplanctonique, on constate une diminution progressive et symétrique de la teneur en nitrates des eaux qui atteint une valeur minima le 29 Août, date à laquelle la biomasse planctonique est à son optimum pondéral et les végétaux qui la composent, à leur optimum d'activité photosynthétique ainsi que le met en évidence leur teneur en chlorophylles a, b et c.

La faible teneur en nitrates à ce moment constitue vraisemblablement un facteur limitant pour le phytoplancton. L'importance quantitative de ce dernier accuse une chute brutale qui conduit à un minimum le 2 Septembre. Mais, parallèlement, dès le 29 Août, l'importance des populations bactériennes planctoniques s'accroît. Cette élévation de densité s'affirme dès le 2 Septembre et atteint son apogée le 5 Septembre. C'est à cette même date que se situe le sommet de la première flèche de reminéralisation qui dépasse, en valeur, le niveau initial du 16 Août.

Mais ce maximum réduit ne peut être interprété que d'une manière relative, car il constitue en fait la résultante de deux ensembles de facteurs antagonistes :

- la reminéralisation des composés azotés de la biomasse planctonique que définit le parallélisme des courbes représentatives de l'élévation de densité des bactéries planctoniques et de l'augmentation de la teneur en nitrates ,
- la réutilisation de l'azote / NO_3 , au fur et à mesure de sa libération dans les eaux, par le phytoplancton lors de sa deuxième poussée.

C'est ce qui explique le fait apparemment contradictoire que la première flèche de reminéralisation dont le sommet se situe le 5 Septembre, coïncide avec le maximum d'activité photosynthétique de la deuxième poussée phytoplanctonique. Le bilan de la libération des nitrates est à ce moment positif : il y a enrichissement du milieu malgré le développement des diatomées.

Cette deuxième poussée phytoplanctonique, la plus importante d'un point de vue quantitatif, n'a toutefois eu un avenir fugace . A son maximum pondéral atteint le 7 Septembre, deux jours après son optimum photosynthétique - fait suite une chute brutale qui conduit à un minimum le 9 Septembre. Parallèlement la densité bactérienne décroît rapidement pour atteindre son minimum le 7 Septembre, limitant ainsi la reminéralisation des composés azotés.

Les nitrates, à la suite du fléchissement de densités des bactéries planctoniques, diminuent quantitativement en raison de leur utilisation par les végétaux et atteignent à la fin de la deuxième poussée végétale, le 9 Septembre, une teneur inférieure à celle constatée initialement le 16 Août.

Le ralentissement de l'activité bactérienne n'est cependant que momentané. Après le seuil constaté, le 7 Septembre, la densité des bactéries planctoniques va croître régulièrement d'abord, et d'une manière plus brutale ensuite jusqu'au 25 Septembre. La libération des nitrates, parvenue à un seuil, va se produire à nouveau pour atteindre une valeur optimale le 12 Septembre. Mais à ce moment des conditions comparables à celles constatées lors du développement de la deuxième poussée phytoplanktonique apparaissent dans le milieu. Une troisième poussée phytoplanktonique se développe d'une manière plus régulière jusqu'au 19 Septembre. Elle entraîne une diminution brutale de la teneur en nitrates des eaux qui conduit à un minimum de $N.NO_3^3$ le 19 Septembre, date à laquelle la poussée phytoplanktonique atteint à la fois son maximum pondéral et son optimum photosynthétique. Dès cette date, la densité bactérienne des eaux jusque là caractérisée par une élévation graduelle ménagée accuse une augmentation brutale jusqu'au maximum atteint le 25 Septembre. La minéralisation des composés azotés conduisant à la libération des nitrates s'accroît parallèlement pour atteindre son propre maximum le 21 Septembre, précédant de 4 jours le maximum bactérien. A ce moment, le bilan est à nouveau nettement positif puisqu'il est figuré par une troisième flèche de minéralisation dépassant quantitativement le niveau des deux précédentes. Toutefois, l'enrichissement en nitrates des eaux n'est que momentané bien qu'il n'y ait plus, ultérieurement, de nouveau développement de diatomées.

L'explication de l'affaiblissement de la teneur en nitrates des eaux après le 21 Septembre doit faire appel à d'autres considérations. Si, nous venons de le voir, il existe un parallélisme étroit entre la reminéralisation des composés azotés de la biomasse planctonique qui aboutit à la libération de nitrates et les fluctuations de densités des populations bactériennes, par contre, d'un point de vue

biologique, les différents maxima bactériens ne peuvent pas être placés sur un même plan. Du 16 Août au 21 Septembre, au cours des trois développements successifs des végétaux planctoniques, des ébauches marquées et indépendantes de populations bactériennes apparaissent dans le milieu, mais elles ne sont, par contre, que de faible amplitude. La confrontation des courbes représentatives est en ce sens éloquente : il semble que le développement bactérien soit gêné, freiné par le développement du phytoplancton proprement dit, lors des deux premières flèches aigües des diatomées. Le fléchissement bactérien atteint le 7 Septembre ne doit pas être expliqué par l'épuisement complet du milieu en matériel organique utilisable par les microorganismes. A ce moment, seule une partie du matériel de la biomasse planctonique a été minéralisée et sert de support minéral momentanément au développement des diatomées, une part importante est encore disponible pour une dégradation ultérieure. Après le fléchissement bactérien du 7 Septembre qui marque la fin de la minéralisation restreinte d'une partie du matériel planctonique présent dans les eaux lors de la première poussée végétale, un nouvel accroissement de la densité bactérienne s'amorce, la courbe représentative montre à ce moment son parallélisme avec le développement de la troisième poussée phytoplanctonique, d'importance réduite comparativement aux deux précédentes. L'effet antagoniste que ce dernier entraîne n'est pas aussi marqué que lors du 7 Septembre. Il ne provoque qu'un développement ménagé et ralenti du développement bactérien, bien que le matériel organique de la deuxième poussée phytoplanctonique, la plus importante quantitativement, soit dès à présent disponible dans le milieu. Mais dès le 19 Septembre, date à laquelle se situent à la fois le maximum pondéral et photosynthétique de la dernière poussée planctonique et le seuil minimum de la teneur en nitrates des eaux à la suite de la deuxième flèche de minéralisation, le développement bactérien accuse une remontée brutale qui le conduit à un maximum

principal atteint le 25 Septembre. Il a comme support organique non seulement le matériel appartenant à la troisième flèche planctonique, mais aussi celui laissé inutilisé, en raison du développement bactérien réduit, au cours de la période comprise entre le 16 Août et le 9 Septembre. La dégradation de ce matériel végétal relativement important dont la teneur en azote utilisable est par contre réduite nécessite l'emprunt au milieu de cet élément.

L'importance quantitative du zooplancton qui s'est développé parallèlement au phytoplancton jusqu'au 21 Septembre et d'une manière indépendante ensuite, ne constitue pas un apport suffisant en composés azotés pour compenser l'utilisation d'azote nécessaire au métabolisme bactérien. Il est significatif de constater que le bilan de la minéralisation, nettement positif le 23 Septembre, traduit ensuite un fléchissement brutal qui le conduit au moment du développement bactérien principal atteint le 25 Septembre à un niveau minimum, inférieur à celui établi initialement le 16 Août. Le milieu est à ce moment appauvri en nitrates. Il est, de plus, vraisemblable que la teneur en composés azotés constitue un facteur limitant la dégradation du matériel organique planctonique dont une partie encore se trouve également inutilisée après le maximum bactérien.

5 - Variations de la teneur en azote sous forme de nitrite des eaux.

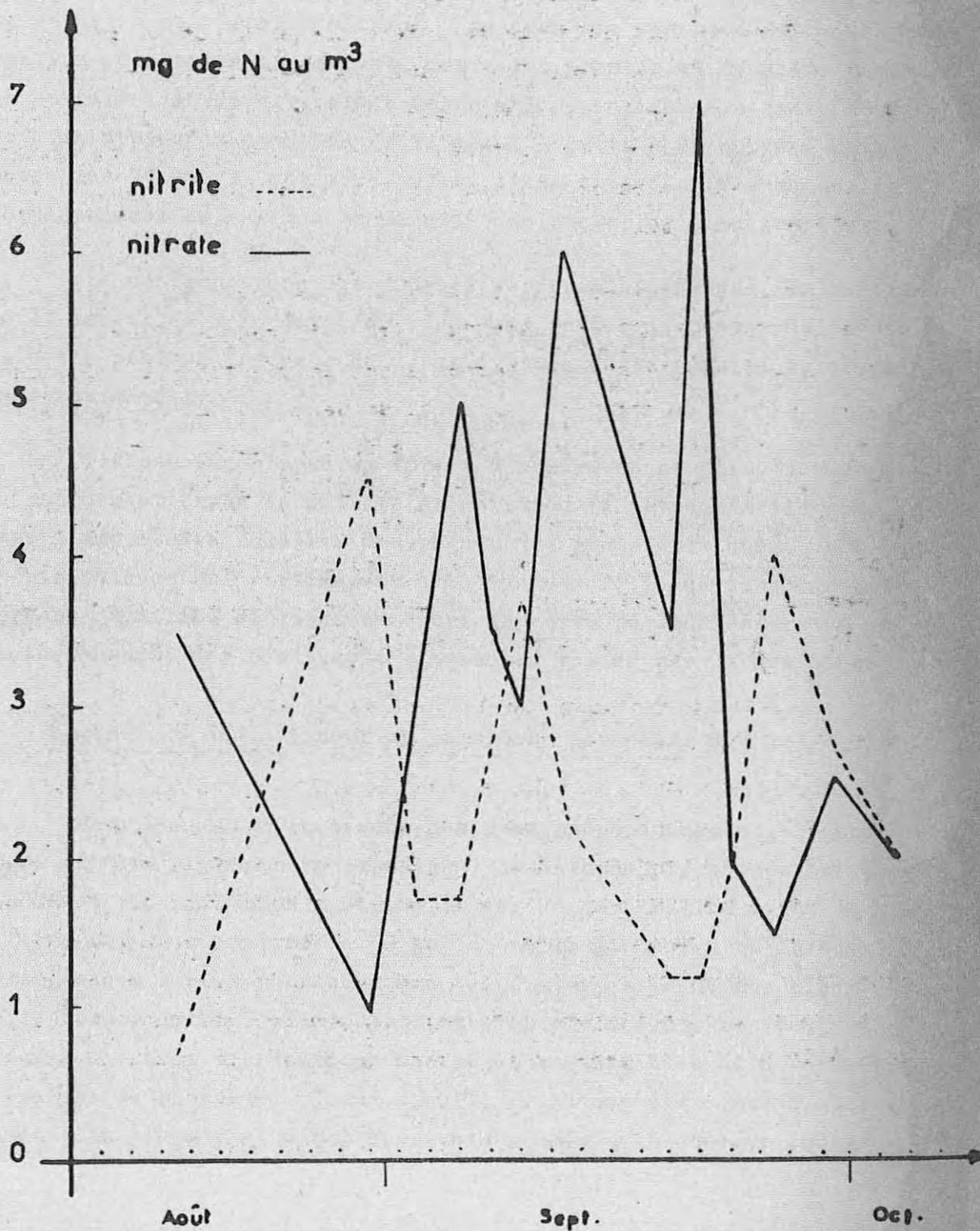
L'interprétation des courbes représentatives des fluctuations de la teneur en nitrates des eaux en relation avec les fluctuations proprement dites de la biomasse planctonique et des populations bactériennes, semble conduire à l'affirmation d'un développement rapide et réduit quant à son amplitude du cycle de l'azote. Dans cet essai d'interprétation fait en dissociant les données acquises, je pensais pouvoir mettre en relief le fait que les maxima planctoniques

réduits successifs agissaient en ce qui concerne le devenir du biotope lui-même, en tant qu'éléments indépendants. C'est ce qui conduit à parler de "valeurs biologiques" sur des plans différents attribués aux maxima bactériens successifs que l'analyse des eaux avaient révélés. Les fluctuations de la teneur en azote sous forme de nitrite des eaux durant la période considérée semblent encore appuyer cette hypothèse (graphique 7).

Pour déterminer l'azote présent sous forme de nitrite, la méthode de BENDSCHEIDER et ROBINSON a été utilisée. A 50 cm³ d'eau de mer il a été ajouté successivement 1 cm³ de réactif sulfamilamidé (solution de 5 grammes de sulfamilamide dans 500 cm³ d'eau distillée) et après agitation énergique et repos de 3 minutes, 1 cm³ d'une solution de 0,5 gramme de N - (1 - naphthyl) éthylène diamine- dihydrochlorure dans 500 cm³ d'eau distillée. L'échantillon traité était alors laissé au repos à l'obscurité pendant 10 minutes pour permettre un développement maximum de la couleur rose. L'analyse spectrophotométrique a été faite à la longueur d'onde de 543 millimicrons.

Aux premiers jours de la période considérée, la teneur en nitrite des eaux superficielles est excessivement faible. Il semble que l'on puisse conclure qu'à la date du 16 Août, après une période de deux mois au cours de laquelle ces eaux étaient caractérisées par une pauvreté extrême non seulement en plancton, mais également en bactéries, l'azote ammoniacal libéré en quantité très réduite s'est rapidement oxydé, jusqu'au stade nitrate. Au fur et à mesure que se développe la première poussée planctonique, la teneur en nitrite des eaux croît rapidement pour atteindre un premier maximum le 29 Août, date à laquelle la teneur en nitrate a atteint un seuil minimum.

7. VARIATIONS DE LA TENEUR EN NITRITE ET NITRATE



Il est suivi d'une diminution rapide qui conduit la teneur en N/NO^2 à un palier du 2 au 5 Septembre, alors que la teneur en nitrate en est à son premier maximum. Une deuxième remontée de la concentration en nitrite s'intercale entre les premier et deuxième maxima de nitrate. Au développement des 2 et 3^{èmes} maxima de nitrate correspond un appauvrissement en nitrite qui aboutit à un nouveau palier entre les 19 et 21 Septembre, suivi d'une troisième flèche de nitrite correspondant au maximum de densité des bactéries planctoniques.

La confrontation des courbes représentatives des fluctuations de la teneur en N/NO^2 et N/NO^3 des eaux permet de penser qu'au cours de cette période le cycle de l'azote, sans doute réduit, se développe très rapidement.

L'azote ammoniacal au fur et à mesure de sa formation se trouve rapidement oxydé en nitrite et nitrate. Il est difficile d'apprécier l'importance relative des phénomènes photo-chimiques, chimiques et biologiques qui participent à cette action. Le développement important du milieu biotique au cours de cette période détermine le caractère heurté des fluctuations mises en relief par le graphique 7.

6 - Variations de la teneur en phosphore des eaux.

Pour connaître la teneur des eaux en phosphore total (phosphore minéral + phosphore organique) la méthode préconisée par A.L. HANSEN et R.J. ROBINSON a été utilisée. Un échantillon d'eau de mer filtrée sur verre fritté de 50 cm^3 a été traité par 3 cm^3 d'acide perchlorique à 60 % à chaud à une température à peine supérieure à celle nécessaire à l'élimination des vapeurs acides. En vue d'éliminer les traces d'arsenic présentes et susceptibles d'interférer sur l'analyse du phosphore, 3 cm^3 de ClH , 12 N. ont été ajoutés et l'échantillon d'eau traité fut à nouveau soumis à la chaleur en vue

d'éliminer rapidement ces vapeurs acides. Après refroidissement les sels précipités furent remis en solution par addition d'eau distillée et l'excès d'acide neutralisé par une solution de soude en présence de phénolphtaline. Quelques gouttes d'acide perchlorique dilué furent alors ajoutées jusqu'à ce que la solution devienne légèrement acide. Le volume de cette dernière fut enfin complété à 50 cm³ par addition d'eau bidistillée.

A cet échantillon ainsi traité furent ajoutés les réactifs employés pour la détermination du phosphore minéral : 0,50 cm³ de solution acide molybdate d'ammonium (une solution de 10 grammes de molybdate d'ammonium dans 100 d'eau distillée est mélangée à 500 cm³ d'acide sulfurique Merck, 18 N) et 0,30 cm³ de solution diluée de chlorure stanneux préparé extemporanément à partir d'une solution mère de 2,15 grammes de chlorure stanneux dissous dans 20 cm³ d'acide chlorhydrique 12 N et portée à un volume de 100 cm³ par addition d'eau distillée froide exempte d'oxygène. La sol. diluée extemporanée consiste à diluer 5 cm³ de cette solution mère à 25 cm³ à l'aide d'eau distillée bouillie.

Après l'addition des réactifs l'échantillon est placé à l'obscurité pendant 7 minutes. La couleur bleue développée était enfin soumise à l'analyse spectrophotométrique à la longueur d'onde de 850 millimicrons.

Le graphique (8) représentatif des fluctuations de la teneur en phosphore total des eaux au cours du développement important des populations planctoniques de la seconde période estivale reflète le double aspect d'une utilisation massive par les diatomées et d'une libération réduite dans le milieu sous l'action bactérienne, cette dernière se trouvant d'ailleurs contrariée par les développements successifs des végétaux.

Lors du déclin de la première période planctonique estivale, caractérisée, rappelons-le, par une pauvreté extrême en organismes vivants par ailleurs uniquement animaux, le milieu marin contient une réserve disponible importante de phosphore de 21 mg/m^3 . La période comprise entre le 16 et le 29 Août, marque le développement de la première poussée phytoplanktonique qui conduit à une utilisation massive de phosphore. Alors que les maxima pondéral et photosynthétique des végétaux sont atteints simultanément, la teneur en phosphore des eaux se trouve réduite à un niveau excessivement bas de 1 mg/m^3 . Les végétaux n'ont eu à leur disposition que la seule réserve initiale du milieu en phosphore, les populations bactériennes excessivement réduites subissent, au cours de la période correspondante, un fléchissement perceptible jusqu'au maximum végétal. Les 4 jours qui suivent ce dernier et au cours desquels le milieu biotique se caractérise par une chute importante de la biomasse planctonique et l'amorce encore timide d'un développement bactérien, voient la teneur en phosphore marquer un palier net maintenant cette concentration à 1 mg/m^3 . A partir de ce moment, tout développement végétal nécessite un apport en phosphore utilisable susceptible d'enrichir les eaux.

Et c'est ce qui confère aux fluctuations ultérieures de la concentration en P. un caractère relatif. Elles constituent en fait une résultante de 2 séries de tendances inverses subordonnant étroitement le développement végétal planctonique à l'importance de la dégradation du matériel organique préexistant sous l'action bactérienne. Le développement bactérien réduit jusqu'au 5 Septembre, jour du maximum photosynthétique de la deuxième poussée planctonique végétale, permet le pourvoi en phosphore des végétaux au fur et à mesure de sa libération, notamment en phosphore minéral, dont l'importance quantitative ne peut être déterminée avec précision car

car elle se situe au cours de cette période toujours dans les limites inférieures de précision de l'appareil d'analyse. Si donc le bilan de la minéralisation des composés phosphorés est sensiblement nul, sa libération étant compensée à chaque instant par son utilisation, par contre l'activité biologique est suffisante pour permettre un enrichissement des eaux en composés organiques phosphorés en solution vraie. Ce "solde créditeur" fixe à 8 mg/m^3 la concentration en P. total au moment où les maxima simultanés bactérien et photosynthétique de la deuxième poussée planctonique sont atteints. Le fléchissement bactérien brutal qui se situe entre les maxima photosynthétique et pondéral détermine un appauvrissement non moins brutal de la teneur en phosphore des eaux. Il conduit à un palier bien distinct entre le 9 et le 12 Septembre, comme précédemment, qui fixe la concentration aux environs de 1 mg/m^3 . Après le 12 Septembre, alors que la troisième poussée réduite du phytoplancton se développe et que la densité bactérienne, parallèlement, s'élève graduellement jusqu'au moment du maximum pondéral et photosynthétique végétal, le même processus de réutilisation du phosphore au fur et à mesure de sa libération explique jusqu'au 19 Septembre, l'enrichissement des eaux en phosphore organique soluble dont la teneur à ce moment (9 mg/m^3 de P.) dépasse légèrement le niveau atteint le 5 Septembre lors du maximum photosynthétique.

Mais au brusque fléchissement qui conduit au déclin définitif du phytoplancton pour cette période estivale, le 21 Septembre correspond une montée importante des populations bactériennes jusqu'à un maximum principal atteint le 25 Septembre. Il est remarquable de constater le parallélisme étroit des graphiques représentatifs de l'évolution de ces populations et des fluctuations de teneur en phosphore des eaux. Jusqu'au 21 Septembre à l'accroissement important de la densité bactérienne correspond un enrichissement aigu en phosphore.

Mais au fur et à mesure du ralentissement de l'accroissement bactérien constaté après cette date, correspond également un ralentissement de l'enrichissement en phosphore. Après le maximum bactérien, alors qu'aucune poussée phytoplanctonique ne se développe, la teneur en phosphore des eaux subit un fléchissement marqué qui l'amène au moment du déclin de la poussée bactérienne; le 30 Septembre, à un nouveau palier, bien délimité, à une valeur réduite de 3 mg/m^3 . Il est vraisemblable que les bactéries planctoniques ont remplacé à ce moment les diatomées en tant qu'utilisateurs de phosphore indispensable à leur métabolisme.

Alors que la période estivale se termine, les conséquences de ces poussées planctoniques successives qui se sont développées durant 1 mois $\frac{1}{2}$ se traduisent par un appauvrissement global de 12 mg/m^3 de P. par rapport à la teneur initiale des eaux le 16 Août.

7 - Variations de la teneur en silicate des eaux.

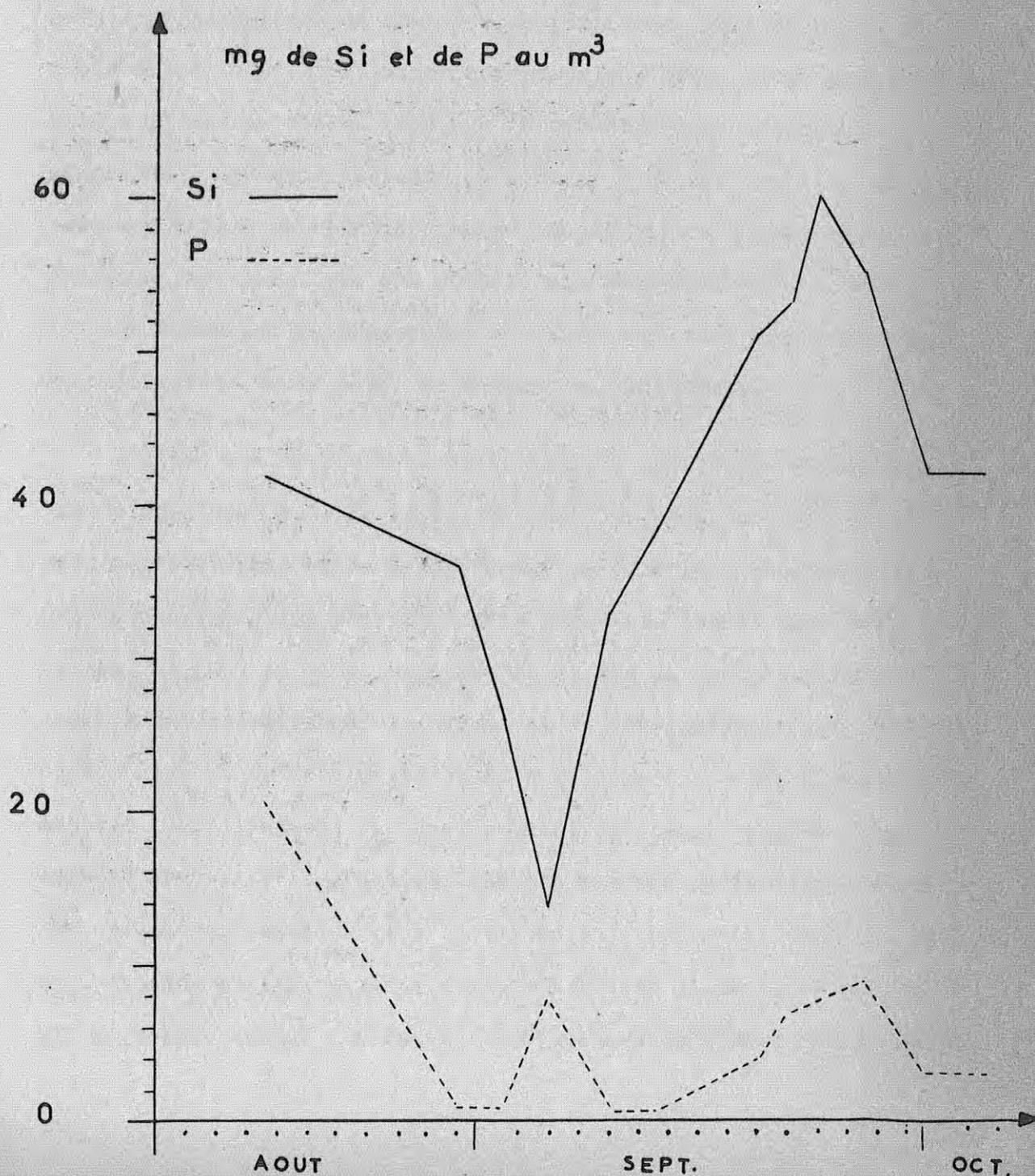
La détermination de la teneur en silicates des eaux a été faite en appliquant une légère modification de la méthode classique de DIENERT et WANDENBULCKE réalisée par ROBINSON et THOMPSON. A un échantillon d'eau de mer de 50 cc. on ajoute successivement $0,5 \text{ cm}^3$ d'une solution aqueuse de molybdate d'ammonium à 10% et $0,25 \text{ cm}^3$ d'acide sulfurique 6N. La couleur jaune, dont le développement maximum est atteinte en 10 minutes, est analysée au spectrophotomètre à la longueur d'onde de 376 millimicrons.

Le graphique (8) représentatif des fluctuations de la teneur en silicate des eaux (exprimée en mg. de Si au m^3) durant la période considérée possède un aspect totalement différent de ceux figurant les variations des concentrations en azote en en phosphore.

Si, en effet, il traduit avec éloquence le double aspect général d'utilisation de silice par les diatomées et de sa libération au moment du déclin végétal, il possède la particularité, par contre, d'individualiser nettement chacun de ces aspects en 2 éléments, 2 étapes homogènes, indépendantes des fluctuations hachées de la biomasse planctonique végétale. La première partie de ce graphique, comprise entre le 16 Août et le 5 Septembre, figure l'utilisation de la silice par les végétaux appartenant à 2 poussées planctoniques successives sans qu'apparemment une régénération de silice s'ébauche dans l'intervalle. Débutant le 16 Août avec une réserve en silice de 42 mg. de Si au m³, la première poussée planctonique végétale emprunte au milieu jusqu'au 29 Août, date de son optimum pondéral et photosynthétique, 6 mg. de Si au m³.

La deuxième poussée phytoplanctonique, la plus importante, amenuise considérablement la teneur en Si des eaux et la porte, le 5 Septembre, au moment de son maximum photosynthétique, à 14 mg/m³. Ces deux poussées successives ne se traduisent, sur le graphique, que par une discontinuité due aux différences de coefficient angulaire des pentes figurant l'importance de l'emprunt au milieu (mg./m³ pour la première et 22 mg./m³ pour la deuxième) en silice par les végétaux. Alors qu'une troisième poussée planctonique réduite s'installera du 9 au 21 Septembre, la régénération de la silice voilera son utilisation par ces végétaux. Cette dernière est à peine décelable sur le graphique par une simple diminution d'acuité de l'élévation de la concentration en silice des eaux. Mais la régénération brutale est un fait homogène et se poursuivra jusqu'au 23 Septembre, moment où la concentration atteindra 60 mg./m³ de Si. A ce moment le milieu se trouve nettement enrichi en silicates par rapport au 16 Août, c'est-à-dire avant les développements végétaux successifs.

8. VARIATIONS DE LA TENEUR EN SILICATE ET EN PHOSPHORE TOTAL



Bien que, par la suite, du 23 au 30 Septembre, il n'y ait plus de populations végétales, le teneur en Si des eaux subit une diminution marquée qui a mène sa concentration au niveau initial de 42 mg./m³ qu'elle possédait le 16 Aout. Cette diminution inattendue ne peut vraisemblablement s'expliquer que par floculation d'une partie de la silice livrée au milieu sous une forme colloïdale au cours de la régénération. Si cette explication pouvait être admise, elle apporterait une meilleure connaissance des possibilités d'analyse offertes par la méthode employée qui permettrait, chose encore hypothétique à l'heure actuelle, le dosage de la silice existant non seulement en solution vraie, mais aussi en suspension colloïdale.

Alors que de nombreux points obscurs persistent encore sur le déroulement du cycle de la silice dans les eaux marines, il ne serait peut-être pas utile de souligner certain rapprochement que permet la confrontation des différents résultats donnés dans cette publication. Il faut en effet noter qu'il existe un certain parallélisme entre la régénération de la silice et le développement des bactéries planctoniques. Cette constatation ne peut être exploitée d'une manière absolue, car l'ébauche du développement principal bactérien coïncide en fait avec l'arrêt d'une utilisation massive de la silice par les deux premières poussées importantes de phytoplancton. Ce n'est qu'avec une certaine part importante d'incertitude qu'il serait donc possible de rapprocher de ces faits les résultats de KING et DAVIDSON (1933)

tendant à suggérer l'intervention possible d'un processus enzymatique dans la solubilisation de la silice des végétaux.

L'étude des fluctuations de la concentration en silice des eaux durant cette période montre qu'à la fin de cette dernière les développements successifs du phytoplancton n'ont entraîné aucun appauvrissement du milieu en silice, dont la teneur n'a en fait constitué, à aucun moment, un facteur limitant le développement des végétaux. La silice, momentanément empruntée, a été restituée quantitativement au milieu et d'une manière particulièrement rapide qu'il convient de mettre en relief. Sa concentration semble se situer à un état d'équilibre que pourrait confirmer le palier net figurant sur le graphique entre le 30 Septembre et le 3 Octobre.

Ceci semblerait pouvoir appuyer l'hypothèse possible de la floculation de la silice colloïdale excédentaire dont il a été précédemment question.

III - CONCLUSION

Les fluctuations de la biomasse planctonique ont montré qu'après deux mois au cours desquels les eaux abritaient des populations animales clairsemées à l'extrême, une activité biologique relativement importante commandait, dans la deuxième moitié de l'été, des modifications sensibles dans les eaux superficielles.

Une telle activité, manifestée principalement par le phytoplancton, apparaissait toutefois dans un milieu caractérisé par une pauvreté extrême en éléments essentiels au développement des végétaux. Son déroulement, de ce fait, était fonction d'un enrichissement du milieu en éléments utilisables, enrichissement dont l'importance déterminerait la propre importance de la biomasse.

C'est ce qui explique le caractère heurté de l'évolution du phytoplancton au cours de cette période, évolution précaire, qui ne peut se produire que par à coups. La parenté d'évolution qui lie la biomasse planctonique et les populations bactériennes ajoute beaucoup à l'hypothèse d'une utilisation rapide par les végétaux des éléments libérés dans le milieu, et au fur et à mesure que cette libération se produit. Le cycle des principaux éléments semble être extrêmement rapide dans ces eaux et il est remarquable, à ce sujet, de constater que le phosphore minéral n'existe qu'à l'état de traces à peine décelables, alors que le phosphore organique revêt seul une certaine importance quantitative.

L'alternance de minéralisation et de réutilisation des composés azotés ne permet que des déductions relatives sur les conditions du déroulement du cycle de l'azote. Il semble toutefois que l'on puisse conclure à un déroulement rapide et restreint d'un cycle qui, déclenché et poursuivi par une activité biologique, serait, pour une part sans doute primordiale, aidé par des processus photochimiques et chimiques. Si la concentration en phosphore et en azote des eaux constitue vraisemblablement un ensemble de facteurs limitant le développement du phytoplancton, la parfaite régularité du cycle de la silice prouve, par contre, que la concentration de cet élément n'a été, à aucun moment, un facteur susceptible d'expliquer la précarité de l'évolution des végétaux.

Cet ensemble de conclusions doit pouvoir contribuer à conduire à la définition de conditions écologiques, riches en interactions, particulières et caractéristiques des eaux superficielles durant la période estivale.

B I B L I O G R A P H I E

BENDSCHEIDER K. et ROBINSON R.J.

1952. A new spectrophotometric method for the determination of nitrite in sea water. Journ. Mar. Res., vol.XI, n°1: 87-96.

BERNARD F.

1939. Etude sur les variations de fertilité des eaux méditerranéennes. Journ. Cons. Inter. Explor. Mer, n°14 : 228.

BERTEL R.

1912. Sur la distribution quantitative des bactéries planctoniques des côtes de Monaco. Bull. Inst. Océanog. Monaco,

BUCH K. et NYNAS O.

1939. Studien über neuere pH Methodik usw. Acta. Acad. Åbo. Math et Phys., 12, n°3.

COOPER L.H.N.

1937. The nitrogen cycle in the sea. Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., vol. XX11, n°1 : 183 - 204.

DEVEZE L.

1950. Description d'un appareil de prélèvements d'eau à différentes profondeurs en vue d'une analyse microbiologique.

Vie et milieu T.1, Fasc. 2 : 178-184.

1952. Utilisation par les Copépodes pélagiques des bactéries planctoniques comme nourriture. Compte-rendus Acad. Sc., T.234: 2016 -2018

1955. Parallélisme d'évolution des populations planctoniques et bactériennes marines durant la période estivale 1955.

Compte-rendus Acad. Sci., t.241 : 1629-1631.

HANSEN A.L. et ROBINS R.J.

1953. The determination of organic phosphorus in sea water with perchloric acid oxidation. Journ. Mar. Res., vol.X11, n°1: 31-42.

KING E.J. et DAVIDSON V.

1933. The biochemistry of silicic acid. IV. Relation of silica the growth of phytoplankton. Biochem. Journ. vol. 27 1015-1021.

RAKESTRAW N.

1937. Decomposition and regeneration of nitrogenous organic matter in sea water. Biol. Bull., Woods Hole. 72,165; 77, 285; 79,231; 81,63; 83,273.

RICHARDS F.A.

1952. The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. I The absorption spectra of some pigments occurring in Diatoms, Dinoflagellates and Brown Algae. Journ. Mar. Res., Vol. XI, n°2 : 147-155.

RICHARDS F.A. et THOMPSON T.G.

1952. The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. Journ. Mar. Res., Vol. XI, n°2 : 156-172.

ROBINSON R.J. et THOMPSON T.G.

- 1948a The determination of phosphates in sea water. Journ. Mar. Res., Vol. VII, n°1 : 33-41.
- 1948b The determination of silicate in sea water. Journ. Mar. Res., Vol. VII, n°1 : 49-55.

SVERDRUP, JOHNSON et FLEMING .

1942. The Oceans. Prentice Hall, Inc. N.Y.

ZoBell C.E.

1933. Photochemical nitrification in sea water. Sciences, 77 : 27.
1941. Studies on marine bacteria. Journ. Mar. Res., 4 : 42.

ZWICKER B.M.G. et ROBINSON R.J.

1944. The photometric determination of nitrate in sea water with a strychnidine reagent. Journ. Mar. Res., Vol. V, n° 3 : 214-232.

Station S							Point X			Air			Observations	
Températures (°C)							Tempér. (°C)			Température: (°C)				
Profondeur en m.		5	4	3	2	1	0	5	30	60	Min.	Max.	Moyen.	
Dates	Heures													
16/6	9	14,9					16,2				13,9	23,8	18,8	
17/6								17,1	14	13,6	14,9	25,1	20	
24/6	9.20	17,9				18,2	17,7				17,3	26,1	21,7	Beau temps
27/6	8.15	18,1				18,6	18,1				19	28,9	23,9	Beau temps
29/6								17,6	15,2	14,1	16	26,9	21,4	
5/7	7.45	17,2				18,5	17,6				20	26,6	23,3	Violent mistral depuis la veille
16/7								18,2	15,8	14,3	18,5	28,1	23,3	
27/7	9.15	19		19,3			18,8				18,3	25,3	21,8	Beau temps
28/7	9.45	19		19,3			19							
	14.30	16,7	17,3	18,2	18,7	18,2	19,3	19,8	16,2	14,2	19	26,1	22,5	
	15.30	16,4	16,7	17,9	18,7	18,1	19,2							
2/8	16.30	16,5	17,1	18,3	18,7	18,3	19,4				17,7	29,2	23,4	La veille, mistral léger
	17.30	16,5	17,2	18,2	18,7	18,2	19,5							
	18.30	16,6	17,2	18,2	18,4	18,5	19,7							
	14.30	14,7	14,8	14,9	15	15,8	17							
9/8	15.30	14,8	14,7	14,8	14,9	15,9	17				12,7	25,8	14,2	La veille, violent mistral. Calme le
	16.30	14,6	14,6	14,8	14,8	15,9	17,1							9
16/8								19,8	15,9	14,5	15,2	26	20,6	
	13.45	22,7	23,8	23,9	24,2	24,2	22,7							
23/8	14.30	22,6	23,5	23,7	23,9	24,2	22,9				19,6	31,2	25,4	Beau temps. Houle de S.E.
	15.30	22,8	23,5	23,7	23,9	24,1	22,9							
29/8								23,8			19,2	28,1	23,6	
2/9								22,8			18	29,6	23,8	
5/9								21,8			17	28	22,5	
7/9	8.45	21,1	22,2	22,5	22,6	22	20,6	22,2			17,2	27,2	22,2	
12/9								18,8			14,6	24,6	19,6	
	10.15	14,6	14,6	14,6	14,9	15	14,6							
16/9	14.30	14,8	14,8	14,9	14,9	15	16,6				10	22	16	Mistral violent depuis 5 jours
	15.30	14,8	14,8	14,8	15	15,5	16,6							
19/9								16,5			12,1	24	18	
	10.50	16	16,7	18,6	19,2	17,4	17,9							
20/9	14.30	16,2	17,6	18,8	19,3	19,2	18,8				12,7	24,5	18,6	
	16	16,2	17,8	18,3	19,2	18,8	19,1							
21/9								18,7			13,1	24,8	18,9	
23/9								20,2			13,7	23,7	18,7	
27/9	9.35	20,6	20,6	20,6	20,9	20,9	19,3	20,8			13	25,6	19,3	
27/9	15.30	20,7	20,8	20,9	21,1	21,1	20,5				13,2	24,7	18,9	Beau temps
30/9								19			10	22	16	
3/10								20,9			11,1	22,3	16,7	
5/10	12.30	20,7	20,8	21	20,4	20,4	19,5				14,4	22,2	18,3	Vent d'Est
12/10	8.10	16,4	17,9	18,5	18,4	18,4	17,1				9,3	22	15,6	Mistral violent, puis vent d'Est
18/10	10.	19	19	19	19	18,8	16,2				8,9	17,1	13,0	Régime E.- S.E.
26/10	8.50	17,4	17,4	17,3	17,3	17,2	19,9				6,9	20,2	13,5	Régime d'E.
2/11	9.10	17,1	17,2	17,2	17,1	17,1	16				11,3	18	14,6	Régime d'E.
9/11	9.30	17,1	17,1	17,3	16,9	16,9	16,1				15	20,2	17,6	Régime d'Est
23/11								16	16,4	16,4	-1,5	9,6	3,5	
7/12	9.10	15,6	15,6	15,6	15,7	15,8	13	15,1	15,2	15,2	9	14,4	11,7	
14/12	9.35	15,5	15,5	15,5	15,5	15,2	15				9,4	13,7	11,5	Ciel bas et grosse houle de S.E.
20/12								14,9	15	14,9	6,4	13,5	9,9	
21/12	9.25	15,2	15,3	15,3	15,3	15,2	12,4				3,1	12	7,5	Ciel clair. Léger mistral après régime d'Est