



Paralique Hydrobiologie Phytoplancton Cytométrie en flux Méditerranée

Paralic Hydrobiology Phytoplankton Flow cytometry Mediterranean Sea

Anne LEFEBVRE ^a, Olivier GUELORGET ^b, Jean-Pierre PERTHUISOT ^c, Claude COURTIES ^b et Bertrand MILLET ^d

^a Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Université Montpellier II, place E. Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 05, France.

^b Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, UMR 5556, Université Mont- pellier II, place E. Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 05, France.

^c Laboratoire de Biogéologie, EAD 1708, Université de Nantes, 2, rue de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex, France.

^d Centre d'Océanologie de Marseille, Université de Luminy, 13288 Marseille Cedex 09, France.

Received 09/01/96, in revised form 22/10/96, accepted 05/11/96.

RÉSUMÉ

La baie de Kalloni, rattachée au type bahira, a été étudiée quant aux relations entre son régime hydrodynamique et certaines caractéristiques hydrobiologiques (salinité, biomasses phytoplanctoniques) et sédimentologiques (granulométrie et matière organique). De plus, l'utilisation de la cytométrie en flux a permis une première approche de la composition des peuplements phytoplanctoniques. L'ensemble des résultats montre que la biogéodynamique du bassin est sous la dépendance presque exclusive du régime des vents. Celui-ci induit des échanges vigoureux entre le milieu marin et le bassin et une homogénéisation du corps d'eau à l'intérieur de celui-ci. Du fait de l'importance du renouvellement en eau d'origine marine, les caractéristiques du milieu sont proches de celles du domaine marin et le degré de confinement reste très modéré. La majeure partie de la baie constitue une zone de transition entre le domaine marin et le domaine paralique.

ABSTRACT

Hydrobiological organization of a bahira type paralic basin: Kalloni bay (Lesbos, Greece).

The deep, elongated paralic basin of Kalloni bay has been studied through comparisons between several computed hydrodynamical situations and data collected in similar situations from its water body. These include salinities and phytoplanktonic biomasses. Additionally, sedimentological data, which integrate the environmental variations on the long term, have been collected in order to help in understanding the average biogeological functioning of the system.

Depending upon its direction and speed, wind forcing induces different salinity and phytoplanktonic patterns. These generally display rather weak gradients from the entrance and the axial deepest channel towards the farthest northeastern reaches of the basin. Moreover, the ranges of salinities and phytoplanktonic biomasses display a very low degree of restriction from the sea (confinement), while the global phytoplanktonic composition, analysed by flow cytometry, shows the prominent marine influence over the basin.

The average hydrodynamical conditions are dominated by the axial influx of marine water on the bottom, and by the surface-reflux of basinal waters along both side banks.

Such a prevailing configuration is also displayed by sedimentological features. Kalloni bay appears as one of the less confined systems in the Mediterranean region, due to its shape and bathymetry, the absence of a sill between the basin and the sea, and active exchanges with the sea under the influence of wind activity.

Oceanologica Acta, 1997, 20, 5, 757-768.

INTRODUCTION

L'étude de la baie de Kalloni (Lesbos, Grèce) s'inscrit dans le cadre d'un programme pluridisciplinaire qui vise à définir et à comprendre l'organisation et le fonctionnement des écosystèmes paraliques, c'est-à-dire des bassins situés entre mer et continent (Guelorget, 1985; Guelorget et Perthuisot, 1983, 1992).

La majorité de ces bassins appartient, soit au type lagunaire *sensu stricto*, soit au type bahira, soit encore au type mixte bahira-lagune (Guelorget *et al.*, 1986).

Les lagunes correspondent à des portions du domaine marin isolées par une ou plusieurs flèches littorales, et les bahiras (petite mer en langue arabe) à des dépressions continentales d'origines variées, envahies par la mer lors de la dernière transgression holocène au flandrien.

D'une manière générale, les écosystèmes littoraux de Méditerranée se différencient, par leur géomorphologie, leur superficie, leur profondeur, la dimension de leur communication avec la mer.

Plusieurs bassins du pourtour méditerranéen, depuis l'Espagne jusqu'au Maroc en passant par la France, la Grèce et l'Algérie, ont été positionnés sur un graphique de type x, y où l'axe des x représente le volume du bassin (en m³) et l'axe des y correspond à la section de la passe (Arnauld et Raimbault, 1969; Audouin, 1962; Brochot-Goardou et Vaulot, 1977; Frisoni, 1978; Lemoalle, 1984; Guelorget *et al.*, 1982; 1987; Medhioub, 1979). Les bassins de type bahira c'est-à-dire qui se sont formés au cours de la même période géologique et qui présentent donc une certaine similitude géomorphologique s'alignent selon une droite (Fig. 1).

Coefficient de régression	R	R ²	R ² ajusté
Tous bassins confondus	0,4364	0,1904	0,1229
Bahiras uniquement	0,9934	0,9869	0,9825

Cette corrélation linéaire signifie tout simplement que, quand à leur morphologie et leur bathymétrie, les bahiras présentent les mêmes capacités théoriques (ou les mêmes potentiels) de renouvellement en eau de mer. Plus le volume à renouveler est important, plus le système de communication avec la mer est important.

Le renouvellement réel en eau de mer dépend en plus du coefficient de marée, de la dynamique éolienne et des apports continentaux au bassin.

C'est pourquoi les bahiras comme la plupart des écosystèmes paraliques peuvent présenter de fortes variations spatio-temporelles, à court terme, des paramètres physiques et chimiques (Phleger, 1981; Caumette, 1989; Cecchi, 1992). L'étude du comportement des peuplements phytoplanctoniques, à l'échelle écologique comme à l'échelle des cellules individuelles, en réponse à ces variations peut donc permettre de valider un modèle de fonctionnement hydrodynamique.

En Mer Méditerranée, l'amplitude de la marée est généralement très faible sauf dans des régions bien particulières (nord Adriatique, golfe de Gabès) (Bellan-Santini et Poizat, 1994) et le vent se révèle le moteur principal des échanges entre la mer et les bahiras, ainsi que de l'hydrodynamique interne. L'hydrodynamique, qui anime ces écosystèmes, définit l'organisation et la variation des paramètres environnementaux (Cury et Roy, 1989; Millet et Cecchi, 1992; Arfi and Bouvy, 1995).

La baie de Kalloni se révèle, à cet égard, un modèle particulièrement intéressant en raison de la très faible amplitude de la marée, du régime des vents actif et permanent, de l'absence d'impacts significatifs de l'agriculture et de l'urbanisation périphérique limitée.

LA BAIE DE KALLONI

Le site

Située à 300 km au nord-est d'Athènes, Kalloni est la plus grande des deux baies de l'Ile de Lesbos (Fig. 2). D'une superficie de 13000 ha, elle se situe parmi les dix plus grands systèmes paraliques de Méditerranée.

Elle se partage en deux bassins de largeurs différentes : 4 km pour le bassin sud et 10 km pour le bassin nord.

Sa bathymétrie augmente régulièrement des zones continentales vers le centre du bassin, où elle oscille entre 10 et 20 m, et en direction de la passe où elle excède 20 m (Fig. 2). La communication avec la mer s'effectue par une

Situation de quelques écosystèmes paraliques en fonction de leurs principales caractéristiques géomorphologiques.

Situation of some paralic ecosystems according to their main geomorphological characteristics.



Figure 2

Situation de l'Ile de Lesbos dans la Mer Egée – Bathymétrie (isobathes en mètres) et situation des stations d'étude dans la baie de Kalloni.

General situation of Lesbos Island in the Aegean Sea – Bathymetry and location of stations studied in Kalloni bay.



passe fixe, étroite et découpée; l'absence de seuil facilite les échanges avec la mer et le renouvellement des eaux de la baie. La rive ouest de la baie est une côte rocheuse parfois interrompue par des accumulations sédimentaires dues à des rivières intermittentes et formant de petites plaines littorales. Au nord-ouest, en fond de baie, la côte est formée d'une vaste plaine sédimentaire, alimentée par plusieurs cours d'eau et bordée d'une plage de sable fin. Sur la rive est, où affleurent des roches métamorphiques, se succèdent, du nord au sud, des falaises, des plages de galets, des plages de graviers et enfin des plages de sables plus ou moins recouvertes périodiquement par des frondes de posidonies amenées par la mer, au voisinage de la passe (Lefebvre, 1993; Guelorget *et al.*, 1993).

Données climatiques

Le climat de cette région correspond au type méditerranéen oriental. Les pluies s'échelonnent de novembre à mars et la pluviométrie annuelle moyenne est d'environ 700 mm/an. L'évaporation se situe aux environs de 2,10 m/an.

La température varie entre -4 °C (minimum absolu obtenu en janvier) et 40 °C (maximum absolu du mois de juillet).

Le régime des vents est relativement variable au cours de l'année. De mai à septembre les vents les plus forts et les plus habituels sont ceux de secteur nord/nord-ouest. Les vents de secteur sud soufflent avec le maximum de fréquence en hiver, et surtout pendant les mois de novembre à février.

L'hiver est donc toujours plus humide, et sous l'influence des vents du sud, bien que la résultante dynamique annuelle soit de direction nord/nord-ouest.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les eaux de la baie de Kalloni ont fait l'objet de prélèvements mensuels. L'étude, débutée en novembre 1991, a été conduite sur 25 stations réparties de manière à couvrir l'ensemble de la baie, le chenal de communication et son débouché en Mer Egée, cela afin de prendre en compte l'écosystème dans sa globalité (Fig. 2).

Hydrologie

Les paramètres physico-chimiques, notamment la température et la salinité, ont été mesurés *in situ* à l'aide d'une sonde multiparamètre, en surface et sur le fond, pour l'ensemble de la baie.

Phytoplancton

Les échantillons d'eau sont prélevés dans les eaux superficielles, et à 50 cm du fond. Les peuplements phytoplanctoniques de la baie de Kalloni ont fait l'objet d'une part, d'une étude quantitative et d'autre part, d'une étude qualitative.

La biomasse chlorophyllienne a été mesurée, après filtration des échantillons sur filtre Whatman GF/F puis extraction par de l'acétone à 90%, selon la méthode fluorimétrique de Lorenzen (1966).

Cytométrie en flux. Huit stations, situées le long de l'axe longitudinal de la baie, ont été échantillonnées en surface et au fond pour une analyse en cytométrie en flux selon des protocoles décrits par Troussellier *et al.* (1993). La cytométrie en flux (CMF) utilisée à l'origine en recherche biomédicale a récemment été appliquée aux sciences aquatiques (Yentsch et Horan, 1989). L'un des atouts les plus marquant de cette technique est sa capacité à discriminer les plus petites cellules phytoplanctoniques composant le picoplancton (<2 μ m) (Courties, 1996). Les échantillons ont été analysés avec un cytomètre en flux équipé d'une lampe à vapeur de mercure (ACR 1400SP, Bruker Spectrospin, Wissembourg, France).

Un standard interne, constitué de billes fluorescentes de 1 μ m (Polysciences, Warrington, P.A., USA) permet de normaliser les diffusions lumineuses des cellules, exprimées en unités relatives ou bsu (bead scatter units), relatives à la taille de ces cellules.

De même, les fluorescences vertes et rouges normalisées, exprimées en bfu (bead fluorescence units), peuvent être mises en relation avec le contenu cellulaire en pigments (chlorophylle et phycoérythrine).

En l'absence d'autres analyses taxinomiques complémentaires pour caractériser un peuplement (observations microscopiques, TEM, HPLC), l'analyse multiparamétrique de chaque cellule (taille apparente et fluorescence verte et rouge) permet d'établir la structure d'un peuplement phytoplanctonique en plus d'un dénombrement cellulaire précis (Troussellier *et al.*, 1993).

Hydrodynamique

Une modélisation numérique de la circulation des masses d'eau à l'intérieur de la lagune est utilisée pour obtenir une information globale spatialisée sur l'ensemble du milieu.

La description des équations résolues et du fonctionnement opérationnel du code se trouve détaillée dans Millet, 1989 et Millet et Guelorget, 1993. Les composantes du vecteur vitesse sont en réalité des moyennes sur la verticale entre le fond et la surface. Le modèle bidimensionnel horizontal est utilisé dans la recherche des caractéristiques de circulation stricte des masses d'eau et ne cherche pas à traduire les conditions de diffusion et de dispersion des substances conservatives dissoutes au sein des masses d'eau.

Ces équations sont discrétisées par la méthode des différences finies et résolues par un schéma numérique semi-implicite en direction alternée de type ADI (Alterning Direction Implicit) (Leendertse et Gritton, 1971; Leendertse, 1984; Millet et Guelorget, 1993) avec un pas d'espace de 250 m constant dans les deux directions horizontales et un pas de temps constant de 20 s.

Les conditions de marée prises en compte dans le modèle proviennent d'un enregistrement des hauteurs de marée effectué en continu pendant trois jours à l'entrée de la baie au mois de mars 1992, ce qui ne permet pas d'accéder à une information interannuelle, mais de situer l'ordre de grandeur et la circulation spatiale de la circulation de marée par rapport à la circulation induite par le vent qui demeure dominante en cette région méditerranéenne (Lefebvre, 1993).

Positionnement de quelques bahiras méditerranéennes sur un diagramme Température/Salinité – Hachures obliques : la baie de Kalloni.

Situation of several Mediterranean bahiras on a salinity/temperature diagram. Hatched : Kalloni bay.



Sédimentologie

Il n'est pas inutile d'intégrer dans la démarche l'étude des sédiments dans la mesure où ceux-ci sont représentatifs de l'hydrodynamique et de la sédimentation organique.

La granulométrie des sédiments superficiels (0 à 3 cm) a été analysée par tamisage sous eau et par néphélométrie pour la fraction inférieure à 40 μ m.

Les teneurs en matière organique ont été évaluées par la méthode de la perte au feu à 450 °C après mise à l'étuve à 110 °C pendant 24 h.

LA PLACE DE LA BAIE DE KALLONI PARMI LES SYSTÈMES PARALIQUES MÉDITERRANÉENS

Hydrologie

La température et la salinité sont d'excellents traceurs de la dynamique des masses d'eau.

Le régime de température et de salinité de la baie de Kalloni peut être comparé, dans un premier temps, à celui d'autres bassins du même type tels que les bassins de Thau et Salses Leucate en Languedoc (France) (Arnauld et Raimbault, 1969; Jouffre et Amanieu, 1991), Diane en Corse (Frisoni, 1978; 1984), El Biban en Tunisie (Lemoalle, 1984; Medhioub, 1979) (Fig. 3).

La situation de chaque bassin reflète bien les variations climatiques sur l'ensemble de la Méditerranée. Les eaux de Méditerranée ont une salinité comprise entre 36,25 et 38,40 (Bellan-Santini et Poizat, 1994). En milieu aride, dans le sud tunisien la salinité des eaux de la Bahiret el Biban varient de 41,1 à 48,8. Parmi les différents systèmes étudiés, les écosystèmes les plus proches des conditions hydrologiques marines sont les systèmes insulaires [Diane (S : 33,2 à 38,4) et Kalloni (S : 36,8 à 38,5)]. Cependant, la baie de Kalloni se révèle la plus proche du domaine marin ce qui dénote déjà un degré de confinement global faible (Perthuisot et Guelorget, 1992). En outre, l'étroitesse des écarts de salinité indique, à l'intérieur du bassin un gradient de confinement peu accusé.

L'une des caractéristiques les plus marquantes des milieux littoraux est l'existence de gradients halins établis depuis les zones marines vers les zones continentales où l'on peut passer, dans les cas extrêmes, soit à l'eau douce, soit aux évaporites.

Ce gradient est d'autant plus important (en valeur absolue) que l'on s'éloigne des conditions marines et que le volume d'eau renouvelé est faible.

Dans la baie de Kalloni, ces gradients de salinité, entre la mer et les marges continentales existent mais sont extrêmement atténués par rapport aux écosystèmes de même type en milieu méditerranéen, même si l'on prend en compte les périodes de l'année où les écarts halins sont les plus sensibles (été et hiver) (Fig. 4).

Les valeurs extrêmes de ce gradient ne dépassent pas 5 dans la baie de Kalloni alors qu'elles peuvent atteindre 10 dans la Bahiret el Biban ou encore 20 à Salses Leucate.

Pour l'étude plus approfondie du fonctionnement de la baie de Kalloni, il s'avère intéressant d'analyser la répartition et l'évolution des masses d'eau, délimitées par leurs caractéristiques thermiques et halines, en relation avec la courantologie interne du bassin mise en évidence par la modélisation hydrodynamique.

Phytoplancton

La représentation de plusieurs écosystèmes paraliques méditerranéens de même type sur un graphique intégrant la quantité de chlorophylle a en fonction de la quantité de phéophytine a (caractérisant l'état physiologique du phytoplancton) a permis de situer la baie de Kalloni parmi les principales bahiras méditerranéennes (Fig. 5).



Évolution des salinités dans diverses bahiras méditerranéennes, à partir de la mer vers les zones les plus continentales – Hachures obliques : la baie de Kalloni.

Salinity evolution in several Mediterranean bahiras, from the sea to the most continental parts. Hatched : Kalloni bay.



Figure 5

Positionnement de quelques bahiras en fonction des caractéristiques de leurs biomasses chlorophylliennes (moyennes annuelles/station).

Position of several bahiras according to the characteristics of their chlorophyll biomasses (annual averages/station).

Ce graphique prend en compte les « moyennes annuelles » de chaque station sur les bassins de Thau (Languedoc), Diane et Urbino (Corse), Nador (Maroc) et Kalloni.

Cette modalité entraîne une certaine déformation par rapport à la réalité objective des faits, mais la variabilité temporelle pour une station, mise en évidence par le calcul des écarts type, est inférieure à la variabilité entre les différents étangs. Ceci signifie que la comparaison entre différents milieux peut s'effectuer à partir de la « moyenne annuelle » des stations de chaque bassin.

L'ensemble des stations de chaque écosystème est regroupé dans un rectangle. La dimension des rectangles montre clairement que la baie de Kalloni présente les amplitudes les plus faibles et les valeurs moyennes les plus basses. Globalement, la superficie de ces rectangles augmente avec la biomasse chlorophyllienne, ceci traduit une augmentation du confinement global des bassins, qui lui même se traduit par une augmentation de la part, dans chaque système, des zones confinées hautement productrices. De par sa position sur le graphique, la baie de Kalloni apparaît comme le milieu le plus proche de l'oligotrophie marine (Fig. 5).

Le caractère marin très affirmé de la baie de Kalloni est confirmé par une première approche des peuplements analysés en cytométrie en flux. Sur la base des caractéristiques de diffusions lumineuses aux petits angles (FALS) relatives à la taille, et des fluorescences rouges et vertes (Chlorophylle, Phycoérythrine), relatives au contenu en pigments des cellules, quatre types cellulaires ont été mis en évidence dans les eaux de la baie de Kalloni, en décembre 1991 (Fig. 6).

Parmi les quatre types cellulaires recensés, l'un d'eux (S3) présente de faibles tailles apparentes moyennes et de faibles



Les populations phytoplanctoniques de la baie de Kalloni en décembre 1991, caractérisées par leur taille relative et leur contenu en pigments chlorophylliens.

Abondance relative de ces populations aux principales stations d'étude.

Phytoplanktonic populations characterized by their light scatter and pigment properties, in Kalloni bay, during December 1991. Relative abundance of phytoplanktonic populations in the bay.

contenus relatifs en chlorophylle avec respectivement des valeurs de 0,076 bsu \pm 0,005 et 1,332 bfu \pm 0,196. De plus, ces cellules reémettent une importante fluorescence vert orangé, mesurée entre 560 et 600 nm (Courties, comm. pers.), cela indique qu'elles contiennent un pigment accessoire (phycoérythrine) permettant de les assimiler aux cyanobactéries marines du genre *Synechococcus* (Olson *et al.*, 1990) (Fig. 6).

L'abondance relative de ces cyanobactéries, maximale dans la zone de la passe, diminue de façon nette en direction du nord-est. Sur les marges continentales nord-nord/est, 93 % de ces cellules ont disparu.

La présence généralisée de cyanobactéries de type *Synechococcus* sur l'ensemble du bassin traduit le caractère marin de l'ensemble de la baie. Toutefois, la diminution de l'abondance relative du type *Synechococcus* s'établit en fonction d'un gradient de confinement sensible le long de l'axe longitudinal du bassin.

Le type cellulaire C1 présente des caractéristiques très proches de celles des cyanobactéries avec une taille relative de $0,121\pm0,023$ bsu et un contenu relatif en pigments chlorophylliens de $1,401\pm0,471$ bfu. Il domine largement le spectre phytoplanctonique sur l'ensemble du bassin (Fig. 6).

L'analyse cytométrique d'un échantillon filtré sur une membrane millipore de 2 μ m montre que les types cellulaires S3 et C1 traversent cette barrière et appartiennent donc au picoplancton (cellules inférieures à 2 μ m). Le picoplancton constitue plus de 95 % du phytoplancton de la baie de Kalloni au cours de la période d'étude (Fig. 6). Les densités cellulaires du picoplancton sont comprises entre 1,7.10⁶ cell/l au niveau de la passe et 2,9.10⁶ cell/l dans le bassin nord. Ces valeurs sont courantes en Méditerranée où elles varient entre 2,0.10⁵ et 1,4.10⁸ cell/l avec une valeur moyenne de 2,0.10⁷ cell/l (Magazzu et Decembrini, 1995).

Les types cellulaires C2 et C3 sont composés de cellules de grande taille $(2,015\pm0,226 \text{ bsu et } 5,263\pm0,481 \text{ bsu})$ présentant des contenus relatifs en pigments chlorophylliens plus importants $(20,313\pm1,546 \text{ bsu et } 113,955\pm16,098 \text{ bsu})$. Ces deux populations représentent 5% des peuplements au voisinage de la passe (station 3) et moins de 1% à la station la plus éloignée de la mer (station 23).

Le phytoplancton possède des caractéristiques qui lui permettent de s'adapter rapidement à la variation spatiotemporelle du milieu et ses variations sont directement tributaires du statut hydrodynamique évolutif des masses d'eau (Levasseur *et al.*, 1984; Legendre et Demers, 1984; Mackas *et al.*, 1985).

LES DIFFÉRENTS RÉGIMES DE VENT ET LEURS INCIDENCES SUR L'ORGANISATION HYDROBIO-LOGIQUE DU BASSIN

La baie de Kalloni est sous l'influence de régimes de vents variables tant en direction qu'en intensité et en durée. Toutefois, le traitement des données météorologiques fait ressortir quatre situations principales, représentatives de l'ensemble des conditions annuelles dominantes suivantes : l'absence de vent, les coups de vents de secteur nord-est et sud-ouest, les vents faibles de secteur sud, et l'alternance de vents de secteur nord et nord-ouest.

Diverses simulations numériques ont été réalisées en fonction du forage par le vent dans les différentes conditions observées dans la baie. Après plusieurs essais il a paru évident de coupler l'effet du vent et de la marée pour reproduire les conditions réelles observées sur le terrain (Guelorget *et al.*, 1993; Lefebvre, 1993).

L'absence de vent

Une première simulation reproduit, en milieu ouvert, l'état de circulation des masses d'eau sous le seul effet de la marée. La zone de la passe concentre la totalité de la



Figure 7

Répartition des salinités, au mois de novembre, par absence de vent, après une période de pluie.

Distribution of salinities, in November, without wind, after precipitations. circulation de marée tandis que, dans le reste de la baie, tous les processus advectifs de marée sont très atténués.

L'absence de vent permet le maintien des situations hydrodynamiques qui précèdent immédiatement la période de calme, par exemple, une stratification des eaux, induite par des apports continentaux liés aux précipitations. En effet, pendant une période de calme prolongé, la restriction de l'hydrodynamique à la seule zone de la passe ne permet pas l'homogénéisation des eaux.

Les coups de vents de secteur nord-est et sud-ouest

Les vents forts sont tantôt de secteur nord-est et tantôt de secteur sud-ouest; ils s'installent rapidement et se maintiennent plusieurs jours consécutifs mais leur fréquence reste limitée. Leurs caractéristiques principales sont leur force et leur orientation selon l'axe longitudinal de la baie.

Toutefois, ces deux vents de sens contraires n'induisent évidemment pas la même circulation des masses d'eau dans le bassin.

• Un régime de vent de secteur nord-est favorise une entrée des eaux marines par le fond et le long de l'axe médian de la baie et un retour, en surface, le long des rives (Fig. 8).





Champ de courant simulé, moyenné sur la verticale, induit par un vent stationnaire de secteur nord-est 45° et de vitesse 6 m/s. (1 mm = 1,5 cm/s) – flot (en haut) – jusant (en bas).

Computed wind-induced vertical average current field, corresponding to a north-east 45° and 6 m/s stationary typical wind (1 mm speed = 1.5 cm/s) – flood-tide (above) – ebb tide (below). Ce schéma de circulation est en accord avec les répartitions de la salinité et de la biomasse chlorophyllienne dans la baie par vent de secteur nord-est, au mois d'avril 1992 (Fig. 9).





Figure 9

Répartition des salinités (en haut) et des biomasses de chlorophylle *a* (en bas) dans les eaux de la baie de Kalloni, au mois d'avril, par vent de secteur nord-est.

Distribution of salinities (above) and chlorophyll a biomasses (below) in waters of Kalloni bay, in April, with wind from the north-east.



Figure 10

Répartition des salinités dans les eaux de surface de la baie de Kalloni, par vent de secteur sud-ouest.

Distribution of salinities in surface waters of Kalloni bay, with wind from the south-west.

• Un régime de vent de secteur sud-ouest provoque également une entrée de l'eau de mer par le fond mais le long des rives; la sortie des eaux de la baie s'effectue toujours en surface mais dans la zone axiale.

Ce mouvement des masses d'eau montre le déplacement vers la sortie d'une lentille d'eau dessalée, à la suite des pluies survenues quelques jours avant la campagne de mesure (Fig. 10).

Les deux types de vents forts induisent donc une dynamique d'échanges – que l'on peut qualifier de stratifiés – avec la mer. L'entrée des eaux marines s'effectue toujours en profondeur, la sortie des eaux paraliques se fait toujours en surface, la direction des vents n'influant que sur la localisation des zones de transfert, soit de façon axiale, soit de façon latérale.

Les vents faibles de secteur sud

Les vents faibles sont représentés par des vents de secteur sud, soufflant principalement en hiver.

D'une manière générale, ces vents sont de faible intensité mais persistants. Le mouvement global des eaux ressemble alors à celui induit par un vent de secteur sud-ouest : les eaux marines pénètrent dans la baie par le fond, le long des rives, et les eaux de la baie sont évacuées en surface, dans la zone axiale.

Cependant, les champs de courant sont moins marqués. En outre, il apparaît un courant traversier recoupant le centre de la baie et entraînant les eaux de surface d'est en ouest.

L'alternance de vents de secteur nord et nord-ouest

Lorsque les vents violents du nord faiblissent, ils tendent à s'orienter au nord-ouest. Ce régime alternant est habituel tout au long de l'année et particulièrement fréquent en été.

La circulation induite par un vent de secteur nord ressemble à celle générée par un vent de secteur nord-est : dans les deux cas, les eaux marines pénètrent dans la baie par le fond, dans la zone axiale, et font retour en surface, le long des rives.

Le volume des échanges avec la mer est toujours très important.

Un régime de vent de secteur nord-ouest induit une circulation giratoire des eaux dans le bassin nord. Il se produit alors un brassage permanent qui provoque une rapide homogénéisation du bassin (Fig. 11). Ce mouvement circulaire des masses d'eau affecte les eaux du bassin nord et se déclenche dès que le vent du nord faiblit.

Les échanges avec la mer sont alors très réduits et la baie peut être considérée en situation de quasi-fermeture hydrodynamique.

L'alternance de ces deux directions de vent est relativement fréquente, néanmoins chacune d'elles s'établit suffisamment longtemps pour induire des régimes hydrodynamiques différenciés et relativement stables.



Champ de courant simulé, moyenné sur la verticale, induit par un vent stationnaire de secteur nord-ouest 315° et de vitesse 6 m/s. (1 mm = 1.5 cm/s) – flot (en haut) – jusant (en bas).

Computed wind-induced vertical average current field, corresponding to a north-west 315° and 6 m/s stationary typical wind (1 mm speed = 1.5 cm/s) – flood-tide (above) – ebb tide (below).

L'organisation hydrobiologique qui en découle est la résultante de ces deux situations. Le mouvement giratoire du bassin nord se traduit alors par une homogénéisation de la zone avec création d'un ombilic hydraulique légèrement décentré vers l'ouest (Fig. 12).

Dans le bassin sud, on constate l'établissement d'un gradient marqué de salinité au voisinage de la passe, témoin d'une pénétration massive d'eau de mer par vent de nord. Ce gradient disparaît brutalement dans la zone intermédiaire qui sépare les deux bassins.

Cette situation est typique de la période estivale, mais se rencontre couramment tout au long de l'année. La baie, sous l'effet de l'évaporation, s'est légèrement sursalée, elle subit alors une entrée massive d'eau de mer. Le vent de secteur nord a tendance à accentuer l'action de la marée et à étendre sa zone d'influence, il induit donc la mise en place de gradients forts entre la mer et les marges continentales. Le vent de secteur nord-ouest tend à maintenir les eaux en système giratoire et à homogénéiser l'ensemble du volume d'eau, c'est pourquoi la répartition des salinités est identique en surface et au fond.

L'alternance de vent nord/nord ouest correspond, en fait, au statut hydrodynamique le plus fréquent dans la baie de Kalloni.



Figure 12

Répartition des salinités (en haut) et des biomasses de chlorophylle a (en bas) dans les eaux de la baie de Kalloni, au mois d'août, par alternance de vent nord/nord-ouest (en bas).

Distribution of salinities (above) and chlorophyll a biomasses (below) in waters of Kalloni bay, in August, with wind from north/north-west (below).

Organisation sédimentologique

La granulométrie

Les sédiments de la baie de Kalloni font partie des vases et vases sableuses d'après la classification de Roux (1964).

L'organisation granulométrique générale des sédiments est concentrique et marquée par l'augmentation des pourcentages en particules fines vers les régions les plus profondes des deux bassins selon un dispositif classique dans les bassins paraliques méditerranéens, c'està-dire microtidaux (Gadel, 1968; Medhioub, 1979, 1984) (Fig. 13). Un tel dispositif s'explique notamment par le vannage des particules les plus fines dans les zones périphériques peu profondes, sous l'effet du clapot, et par le piégeage préférentiel des éléments fins dans les zones profondes et calmes.

La séparation de la partie axiale en deux bassins est le reflet du régime hydrodynamique dominant qui se caractérise par l'affrontement de la gyre qui affecte le bassin nord avec la circulation dans le bassin sud. Cette zone d'affrontement hydrodynamiquement plus active explique la présence de sédiments légèrement plus grossiers dans cette zone du bassin selon un dispositif granulométrique voisin de celui de l'étang de Thau (Guelorget *et al.*, 1994).





Cartes de répartition du pourcentage de fraction fine (<40 $\mu m)$ (en haut) et du taux de matière organique (%) (en bas) dans le golfe de Kalloni.

Distribution of the fine (< 40 mm) fraction (above) and organic matter (below) in surperficial sediments of Kalloni bay (%).

Les teneurs en matière organique

Les teneurs en matière organique sont relativement faibles (4 à 10%) par rapport à celles recensées dans les écosystèmes paraliques méditerranéens dans leur ensemble mais toutefois, relativement élevées par rapport aux bassins présentant, comme Kalloni, un faible degré de confinement (Fig. 13). Ceci peut s'expliquer par l'importance de la tranche d'eau qui permet une sédimentation organique malgré une production faible. En outre, ces valeurs ne semblent pas avoir évoluées depuis 1977 (Tassos, 1977),

RÉFÉRENCES

elles se situaient alors entre 7 et 10%. Ceci traduit la santé de cet écosystème éloigné des sources polluantes qui affectent de façon croissante les côtes méditerranéennes.

Les deux taches les plus méridionales correspondent d'une part à une zone de ralentissement des courants de flot, d'autre part à des zones où les eaux paraliques sortantes s'affrontent avec l'environnement marin et, enfin, des zones enrichies par le port de Polychnitos et la ferme aquacole. La tache centrale se situe dans la zone d'affrontement des eaux des deux bassins et enfin la tache la plus septentrionale se place au centre de l'ombilic du bassin nord (Guelorget *et al.*, 1989).

Ces différents types de concentration de la matière organique se retrouvent l'une, l'autre, ou plusieurs d'entre elles conjointement, dans la plupart des bassins paraliques méditerranéens.

CONCLUSION

La présente étude montre l'étroite relation qui existe entre l'hydrodynamique et l'organisation physique et biologique d'un bassin paralique, ici de type bahira.

L'hydrodynamique, dans la baie de Kalloni, est sous la dépendance quasi-exclusive du régime des vents dominé, comme dans toute la Méditerranée orientale et dans le nord-est africain, par le secteur nord. Une telle situation rappelle un certain nombre de bassins paraliques du Golfe de Suez (Ibrahim, 1986).

L'ensemble des descripteurs (instantanés, liés à la masse d'eau, et intégrateurs, associés au sédiment) pris en compte dans la présente étude situent la baie de Kalloni à cheval sur le passage entre le domaine marin et le domaine paralique, c'est-à-dire avec un confinement global extrêmement faible qui n'excède pas la zone II (Guelorget et Perthuisot, 1983).

Cette situation est fondamentalement liée à deux caractéristiques de la baie de Kalloni, l'une d'ordre morphologique, bassin profond (vis-à-vis de sa surface) et surtout absence de seuil, l'autre d'ordre hydrodynamique, échanges massifs et permanents entre le bassin et la mer, liés au régime des vents.

La baie de Kalloni est un des exemples qui illustrent le mieux l'importance du régime des vents dans l'hydrodynamique, dans le degré de confinement, et dans l'organisation biogéologique et la valorisation des systèmes paraliques méditerranéens.

Arfi R., M. Bouvy (1995). Size composition and distribution of particles related to wind induced resuspension in a shallow tropical lagoon. J. Plankton Res. 17, 557-574.

Arnaud P., T.R. Raimbault (1969). L'étang de Salses-Leucate. Ses principaux caractères physico-chimiques et leurs variations (en 1955-1956 et de 1960 à 1968). Thèse Faculté des Sciences de Montpellier, 98 p.

Audouin J. (1962). Hydrologie de l'étang de Thau. Thèse Faculté des Sciences de Montpellier, 100 p.

Bellan-Santini D., C. Poizat (1994). Les conditions générales en Mer Méditerranée dans : Les biocénoses marines et littorales de Méditerranée, Synthèse, Menaces et Perspectives, Ed. Museum National d'Histoire Naturelle, 20-26.

Brochot-Goardou S., D. Vaulot (1977). Zones humides en Corse. Rapport CTGREF-ENGREF, Montpellier, 72 p.

Caumette P. (1989). Les lagunes et les marais maritimes. Microorganismes dans les systèmes océaniques, Ed. Masson, Paris, 249-282. Cecchi P. (1992). Phytoplancton et conditions de milieu dans l'estuaire du fleuve Sénégal : Effets du barrage de Diama. *Thèse de doctorat, Université Montpellier II*, 181 p.

Courties C. (1996). Flow cytometry applied to marine ecosystems. In : Baltic Sea and Mediterranean Sea. A comparative ecological approach of coastal environments and paralic ecosystems. Ed. Guelorget and Lefebvre. Montpellier 53-56.

Cury P., C. Roy (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Cun. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 670-680.

Frisoni G.F. (1978). Étude écologique de l'étang de Diana. *Rapport* SOMIVAC – CTGREF 68 p.

Frisoni G.F. (1984). Contribution à l'étude des peuplements phytoplanctoniques dans le domaine paralique. *Th. ing.- Dr., USTL Montpellier*, 171 p.

Gadel F. (1968). Sur un exemple d'évolution lagunaire : l'étang de St Nazaire (Roussillon). Vie Milieu 19, 2B, 291-321.

Guelorget O. (1985). Entre mer et continent. Contribution à l'étude du domaine paralique. *Thèse Doct. Etat, USTL, Montpellier*, 721 p.

Guelorget O., J.P. Perthuisot (1983). Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol. Ens, Paris* 16, 136 p.

Guelorget O., J.P. Perthuisot (1992). Paralic ecosystems. Biogeological organization and functioning. *Vie Milieu*, n° sp. lagunes **42**, 2, 215-251.

Guelorget O., G.F. Frisoni, J.P. Perthuisot (1982). Contribution à l'étude de la Bahiret el Biban, lagune du Sud-Est tunisien. Mém. Soc. Géol. Fr. 61, 144, 173-186.

Guelorget O., G.F. Frisoni, D. Monti, J.P. Perthuisot (1986). Contribution à l'étude écologique des lagunes septentrionales de la Baie d'Amvrakia (Grèce). *Oceanologica Acta* 9, 1, 9-17.

Guclorget O., G.F. Frisoni, M.C. Ximenes, J.P. Perthuisot (1989). Expressions biogéologiques du confinement dans le lac Melah (Algérie). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* **22**, 2, 87-99.

Guelorget O., A. Lefebvre, B. Millet, J.P. Perthuisot (1993). Phytoplankton dynamics in Kalloni bay (Lesbos Greece). Spatial and temporal variability related to physical environment. *Proc.* 28th *Europ. Mar. Biol. Symp., Hersonissos, Crète*, Septembre 1993.

Guelorget O., J.P. Perthuisot, G.F. Frisoni, D. Monti (1987). Le rôle du confinement dans l'organisation biogéologique de la lagune de Nador (Maroc). *Oceanologica Acta* **10**, 4, 435-444.

Guelorget O., J.P. Perthuisot, N. Lamy, A. Lefebvre (1994). Structure et organisation de l'étang de Thau d'après la faune benthique (macrofaune, méiofaune). Relations avec le confinement. *Oceanologica Acta* 17, 1, 105-114.

Ibrahim A. (1986). Contribution à l'étude biogéologique de bassins paraliques égyptiens, *Thèse d'Etat, Université de Nantes*, 252 p.

Jouffre D., M. Amanieu (1991). ECOTHAU, Programme de recherches intégrées sur l'étang de Thau. Synthèse des résultats. *Rapport Université Montpellier II, Ed. Jouffre et Amanieu*, 302 p.

Leendertse J.J. (1984). Verification of a model of the Eastern Scheldt (NL). *Rand Corporation, R-3108-NETH, Santa Monica, CA*, 127 p.

Leendertse J.J., E.C. Gritton (1971). A water quality simulation model for well-mixed estuaries and coastal seas. Vol. 2, Computation Procedures, Rand Corporation, R-708-NYC, Santa Monica, CA, 53 p.

Lefebvre A. (1993). Dynamique spatiale et temporelle d'un écosystème paralique méditerranéen. La baie de Kalloni. Hydrologie et phytoplancton. *Mémoire de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris*, 36 p.

Legendre L., S. Demers (1984). Towards dynamic biological oceanography and limnology. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41, 2-19.

Lemoalle J. (1984). Étude de la lagune El Bibane. Rapport Commissariat Général à la Pêche, INSTOP, Vol. 2, 101 p.

Levasseur M., J.C. Therriault, L. Legendre (1984). Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Mar. Ecol. Pro. Ser.* 19, 211-222.

Lorenzen C.J. (1966). A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep-Sea Res.* **13**, 223 -227.

Mackas D.L., K.L. Denman, M.R. Abbott (1985). Plankton patchiness : biology in the vernacular. Bull. Mar. Sci. 37, 2, 652-674.

Magazzu G., F. Decembrini (1995). Primary production, biomass and abundance of phototrophic picoplankton in the Mediterranean Sea : a review. Aquat. microb. Ecol. 9, 97-104.

Medhioub K. (1979). La Bahiret el Biban. Etude géochimique et sédimentologique d'une lagune de Sud-Est tunisien. Trav. Lab. Géologie, Presses de l'Ecole Normale Supérieure, Paris 13, 150 p.

Medhioub K. (1984). Étude géochimique et sédimentologique du complexe paralique de la dépression de Ben Guirden (SE tunisien) Bahiret el Biban, Sebkhet bou Jmel, Sebkhet el Medina. *Thèse de doctorat, Université Pierre et Marie Curie, Paris*, 380 p.

Millet B. (1989). Fonctionnement hydrodynamique du Bassin de Thau. Validation écologique d'un modéle numérique de circulation. *Oceanologica Acta, Paris*, 12, 1, 37-46.

Millet B., P. Cecchi (1992). Wind-induced hydrodynamic control of the phytoplankton biomass in a lagoon ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* **37**, **1**, 140-146.

Millet B., O. Guelorget (1993). Relationships between benthic communities and physical environment in a lagoon ecosystem. *Journal of Coastal Research.* 9, 2, 378-389.

Olson J.R., S.W. Chisholm, E.R. Zettler, E.V. Armbrut (1990). Pigments, size and distribution of *Synechococcus* in the North Atlantic and Pacific Oceans. *Limnol. Oceanogr.* **35**, 1, 45-58.

Perthuisot J.P., O. Guelorget (1992). Morphologie, organisation hydrologique et sédimentologique des bassins paraliques. *Vie Milieu* **42**, 2, 93-109.

Phleger F.B. (1981). A review of some general features of coastal lagoons. 7-14. *In : Coastal lagoon research present and future*. Unesco technical papers in marine science, 33.

Roux R.M. (1964). Les sédiments de l'étang de Berre. Recl. Trav. St. Mar. Endoume 35, 51, 275-285.

Tassos S.T. (1977). Marine holocene sediments of Kalloni bay, Lesvos Island, Greece. Colloquium on the geology of the Aegean Region, Athens, Eds Athens : Inst. Geol. Mining Res. 1, 367-374.

Troussellier M., C. Courties, A. Vaquer (1993). Recent applications of flow cytometry to aquatic microbial ecology. *Bio. Cell.* 78, 111-121.

Yentsch C.M., P.K. Horan (1989). Cytometry in the aquatic science. *Cytometry* **10**, 497-499.