

Contrôle du phytoplancton du bassin Liguro-Provençal par le front liguro-provençal (secteur Corse)

Front Liguro-Provençal
Corse
Phytoplancton
Nitrates

Liguro-Provençal Front
Corsica
Phytoplankton
Nitrate

Anne GOFFART ^{a,c}, Jean-Henri HECQ ^a et Louis PRIEUR ^b

^a Unité d'Ecohydrodynamique, Université de Liège, Institut de Physique B5, 4000 Liège Sart-Tilman, Belgique.

^b Laboratoire de Physique et Chimie Marines, Observatoire Océanologique, BP 8, 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

^c Adresse du 01/01/94 au 31/12/95: Stazione Zoologica A. Dohrn, Villa Comunale 1, 80121 Naples, Italie.

Reçu le 04/01/94, révisé le 30/06/94, accepté le 05/07/94.

RÉSUMÉ

L'évolution de la distribution du phytoplancton a été suivie le long de la radiale Calvi-Nice, depuis Calvi jusqu'à 30 milles au large, en relation avec les caractéristiques hydrologiques du front liguro-provençal (secteur corse) et la disponibilité en sels nutritifs. Les mesures répétées de 1982 à 1991 ont mis en évidence la permanence du front et la stabilité interannuelle de ses caractéristiques hydrologiques. De plus, la présence du front et la circulation verticale associée conditionnent fortement, et de manière très reproductible, la répartition de la biomasse végétale à l'échelle de quelques kilomètres.

En mars, la stabilisation des couches de surface, due à un début de stratification de la colonne d'eau, contrôle prioritairement le déclenchement de la poussée phytoplanctonique du courant liguro (longeant la côte), du front et de la zone centrale (située en mer ouverte). Dès que la croissance algale est amorcée, la zone du front est le siège de la floraison la plus intense. Le phytoplancton produit en surface est rapidement entraîné en profondeur par la convergence frontale et la chlorophylle *a* présente une distribution verticale typique en forme de plume, s'étendant de la surface jusqu'à au moins 100 m de profondeur.

Pendant la période de stratification thermique, dans toutes les zones étudiées, la position du maximum de chlorophylle *a* dans la colonne d'eau est déterminée par l'opposition entre les gradients de lumière, indispensable au maintien de l'activité photosynthétique, et de nitrates, présents uniquement en profondeur. En mai, la zone la plus riche en phytoplancton est toujours associée au système frontal et dans une moindre mesure à la zone du large. Elle coïncide avec la nitracline et son extension en profondeur et vers la côte est très limitée. À cette période de l'année, le rôle écologique du front en tant que zone refuge paraît essentiel, puisque le front constitue la seule région où du phytoplancton est encore disponible en quantité importante pour les consommateurs. En juin, on note une tendance généralisée à l'uniformisation des concentrations en chlorophylle *a* de toutes les zones hydrologiques étudiées. Partout, y compris à la côte, un maximum profond de chlorophylle *a* est observé.

ABSTRACT

Control of the phytoplankton of the Ligurian basin by the Liguro-Provençal front (Corsican sector).

The evolution of the phytoplankton distribution was monitored along the Calvi-Nice axis, from Calvi to 30 miles offshore, in relation with the hydrological features of the Liguro-Provençal front (Corsican sector) and nutrient availability. Oceanographic cruises repeated between 1982 and 1991 have emphasized the permanence of the front and the perennial stability of its hydrological characteristics. Moreover, the front and the associated vertical circulation influenced strongly, and in a reproducible fashion, the algal distribution within distances of few kilometres.

In March, stabilization of the upper layers of the water column, induced by a beginning of vertical stratification, is the main factor controlling the onset of the phytoplankton bloom in the Ligurian current (on the coastal side), the front and the central zone (on the open sea side). As soon as phytoplankton development begins, highest values of chlorophyll *a* and primary production are observed in the frontal area. During spring, a significant amount of the phytoplankton produced in the surface layer is carried downwards along the isopycnals in relation with the frontal convergence. As a consequence, the chlorophyll *a* distribution is typically plume-shaped, extending from the surface to at least 100 m deep.

In all zones, during the stratified period, the position of the chlorophyll *a* maximum in the water column is determined by the opposing gradients of light and nitrate. In May, the maximum of phytoplankton is permanently observed in the frontal area, where it is strictly correlated with the nitracline. A sharp core of high chlorophyll *a* concentrations is also observed in the central zone, while the Ligurian current is characterized by very low pigment levels. During this period, the ecological role of the front seems to be particularly important because it delimits the sole area of enhanced phytoplanktonic biomass in an oligotrophic or very oligotrophic environment. In June, a well-developed deep chlorophyll *a* maximum is observed everywhere, from the central zone to the coast. The contribution of the front to the enhancement of the biomass appears to be less important than during spring.

Oceanologica Acta, 1995, 18, 3, 329-342.

INTRODUCTION

De façon générale, la Méditerranée a la réputation d'être une mer oligotrophe caractérisée par une faible production primaire (Cruzado, 1985; Minas *et al.*, 1988).

Cependant, les techniques récentes d'imagerie satellitaire ont permis d'obtenir une vue synoptique de la surface de la mer en milieu pélagique et ont montré la présence de concentrations phytoplanctoniques non négligeables malgré une grande hétérogénéité spatiale et temporelle de la distribution du phytoplancton. Après un traitement des informations captées par le satellite CZCS, Morel et André (1991) ont calculé une production primaire annuelle non négligeable, de l'ordre de $106,5 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ pour la Méditerranée nord-occidentale.

Parallèlement, en mer Ligure, le développement des mesures multiparamétriques en continu, associant des mesures physiques, chimiques et biologiques, a permis de mettre en évidence l'existence du front liguro-provençal et son importance pour la production pélagique (Béthoux et Prieur, 1983; Prieur, 1985; Prieur et Tiberti, 1985; Hecq *et al.*, 1986; Boucher *et al.*, 1987; Sournia *et al.*, 1990).

Le front liguro-provençal est un front permanent de type géostrophique lié à la circulation cyclonique générale des eaux côtières du bassin nord-occidental (Sournia *et al.*, 1990). En forme de fer à cheval, il longe la côte occidentale corse, la Riviera italienne et la Côte d'Azur française (fig. 1a). Il constitue une région de transition rapide entre les eaux légères du courant ligure et les eaux plus denses du centre du bassin. Le courant ligure, d'une largeur moyenne de 10 à 15 milles, présente de forts courants horizontaux, de l'ordre de $40 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ au large de la côte occidentale corse (Béthoux *et al.*, 1981; Béthoux et Prieur, 1983). Jusqu'à une profondeur d'environ 100 m, l'eau peu salée et relativement chaude présente les caractéristiques oligotrophes de l'eau atlantique. La zone du centre du bassin (dénommée plus loin zone centrale) est caractérisée par des salinités élevées et des courants moyens très faibles.

Le gradient horizontal de densité qui caractérise le front liguro-provençal est compris entre $0,2$ et $0,4 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ sur une distance de moins de 20 km et une profondeur maximale de 300 m (Sournia *et al.*, 1990). En zone frontale, la circulation verticale est complexe et associe divergences et convergences (Boucher *et al.*, 1987). Les mécanismes de

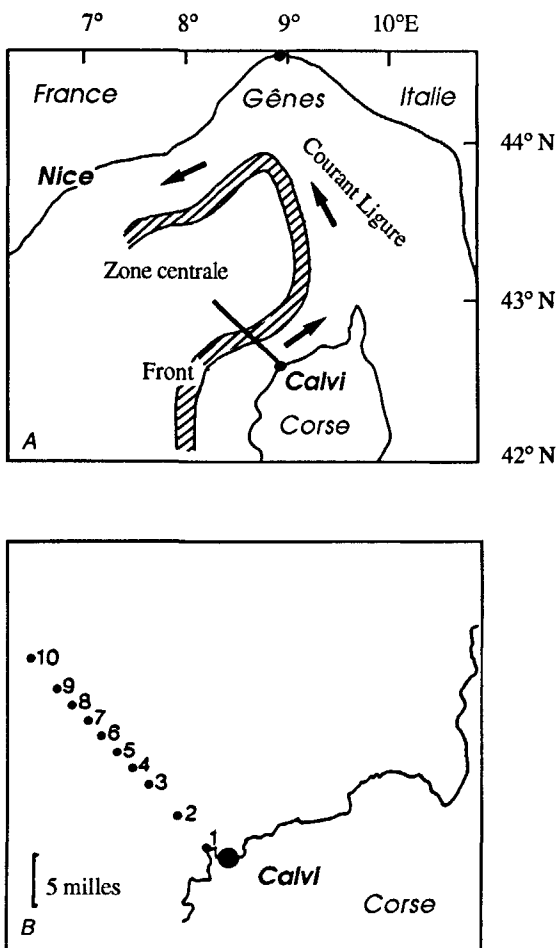


Figure 1

A) Carte de la mer Ligure, montrant schématiquement la position du courant Ligure, du front et de la zone centrale (Sournia *et al.*, 1990). B) Position des stations d'échantillonnage le long de la radiale Calvi-Nice.

A) Map of the Ligurian Sea showing schematically the Ligurian current, the front and the central zone (Sournia *et al.*, 1990). B) Location of the sampling stations along the Calvi-Nice axis.

divergence engendrent des remontées de sels nutritifs d'origine profonde et assurent de façon permanente la fertilisation des eaux superficielles ou subsuperficielles. La convergence, située dans le gradient horizontal maximal de densité, entraîne en profondeur la biomasse formée dans la couche euphotique (Sournia *et al.*, 1990).

Si de nombreuses publications ont été consacrées au front au large de Nice (Béthoux et Prieur, 1983; Prieur, 1985; Prieur et Tiberti, 1985; Boucher *et al.*, 1987; Sournia *et al.*, 1990; Momzikoff *et al.*, 1992; Savenkoff *et al.*, 1993), un nombre plus restreint d'études concerne le front corse (Goffart et Hecq, 1985; Licot, 1985; Hecq *et al.*, 1986; Goffart et Hecq, 1990; Goffart, 1992). L'objectif de ce travail est de présenter l'évolution saisonnière de la distribution du phytoplancton du secteur corse du bassin liguro-provençal et les variations des éléments nutritifs. Afin de définir l'importance du front dans l'accroissement de la production phytoplanctonique locale, l'accent est mis sur la reproductibilité interannuelle des cartes de distribution obtenues entre les mois de mars et de juin. Un schéma

de synthèse du fonctionnement de l'écosystème phytoplanctonique étudié est proposé. Il repose sur dix années de mesures et est basé sur la succession temporelle des processus physiques et biologiques contrôlant prioritairement la production primaire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Réseau d'échantillonnage

Les données ont été collectées le long de la radiale Calvi-Nice, depuis la côte corse jusqu'à 30 milles au large (fig. 1b). Dans la région du front, la distance entre les stations est de 2,5 milles (stations 3 à 9). De part et d'autre de cette zone, elle est de 5 milles (stations 1 à 3 et 9 à 10). Les campagnes de mesures ont été réalisées entre 1982 et 1991 à différentes périodes de l'année (tab. 1). En 1982, les prélèvements ont été effectués tous les 10 m entre la surface et 70 m. À partir de 1983, 12 profondeurs comprises entre 0 et 200 m ont été échantillonnées.

Tableau 1

Liste des campagnes saisonnières, des stations échantillonnées et des paramètres mesurés entre 1982 et 1991 le long de la radiale Calvi-Nice à partir de Calvi (Corse).

List of seasonal cruises, sampled stations and measured parameters between 1982 and 1991 along the Calvi-Nice axis, from Calvi (Corsica).

Année	Période	Stations	Paramètres mesurés			
			Salinité	Temp.	Chl <i>a</i>	Sels nutritifs
1982	8 / 03	1 à 10	×	×	×	×
	27 / 03	1 à 10	×	×	×	
	27 / 05	1 à 10	×	×	×	
	2 / 07	1 à 10	×	×	×	×
	20 / 10	1 à 1	×	×	×	
1983	14, 15, 21 / 03	1 à 10	×		×	
	5, 6 / 12	1 à 10	×	×	×	
1984	7, 12 / 03	2, 3, 7, 9	×		×	×
	19-23 / 03	2 à 9	×	×	×	
	24-26 / 04	2 à 5	×	×	×	×
	13-18 / 06	1 à 10	×	×	×	
	17-20 / 10	1 à 10	×	×	×	×
1985	26 / 03	2 à 5		×	×	
	30 / 03	2 à 10	×	×	×	
	3, 5 / 0	2 à 7	×		×	
	19 / 06	1 à 5	×	×	×	
	26 / 06	3 à 8	×	×	×	
1986	3 / 04	1 à 9	×	×	×	
1987	25, 27 / 06	2 à 5	×	×	×	
1988	7-8 / 04	1 à 8	×	×	×	×
	11 / 05	2 à 5	×	×	×	×
	15 / 05	1 à 7	×	×	×	×
1990	23, 26 / 05	1 à 7	×	×	×	×
1991	28-30 / 05	1 à 10	×	×	×	×

Pour des raisons logistiques de travail à la mer, les sections n'ont pas toujours été réalisées le même jour. Cependant, par beau temps, les mesures réalisées lors de sorties successives ont montré que la structure hydrologique générale du front et des masses d'eau adjacentes est conservée et pratiquement stationnaire pendant au moins cinq jours (Goffart, 1992). Nous considérerons que les cartes de distribution présentées sont quasi-synoptiques.

Technique de mesures et méthodes d'analyse

Jusqu'en 1987, les salinités ont été mesurées en laboratoire, sur des échantillons prélevés lors de palanquées hydrologiques avec des bouteilles à renversement. Un salinomètre de type Beckman, calibré avec de l'eau de mer standard (Charlottenlund, Danemark), a été utilisé. Les profils de température *in situ* ont été effectués jusqu'à une profondeur maximale de 200 m au moyen d'un bathythermographe relié à un enregistreur. À partir de 1988, les profils de salinité et de température *in situ* ont été enregistrés par une sonde Sea-Bird 25. Les densités σ_t ont été calculées à partir de l'équation recommandée par l'Unesco (1983). Quelques mesures de la pénétration de la lumière dans l'eau ont été effectuées au moyen d'un quantamètre sous-marin Li-Cor (350-700 nm).

Les échantillons d'eau nécessaires aux mesures de sels nutritifs et de chlorophylle *a* ont été collectés à l'aide de bouteilles Niskin. Les échantillons pour l'analyse des nitrates et des silicates ont été congelés à $-20\text{ }^\circ\text{C}$ immédiatement après le prélèvement pour une analyse ultérieure au laboratoire. Les mesures ont été réalisées sur une chaîne Technicon Autoanalyser II selon les procédures décrites par Hansen et Grasshoff (1983). La précision des mesures pour les nitrates et les silicates est de $\pm 0,1\text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}$. Le dosage de la chlorophylle *a* a été réalisé après filtration de 1 à 4 litres d'eau sur filtre Whatman GF/C (pore de 1,2 mm) jusqu'en 1986 puis sur filtre Whatman GF/F (pore de 0,7 mm) à partir de 1987. L'emploi des filtres GF/C peut avoir conduit à une sous-estimation des concentrations en chlorophylle totale comprise entre 4,4 et 8,9 % de la chlorophylle retenue par un filtre Millipore de pore égal à 0,45 mm (Venrick *et al.*, 1987). Les pigments ont été extraits immédiatement dans l'acétone à 90 % par broyage au broyeur à billes et les extraits filtrés conservés à $-20\text{ }^\circ\text{C}$ jusqu'au retour à terre (maximum 12 heures). Les spectres d'absorbance ont été enregistrés entre 400 et 750 nm et lus par rapport à un blanc d'acétone à 90 %. Les concentrations en chlorophylle *a* ont été déterminées sur la base des équations établies par Jeffrey et Humphrey (1975). En mai 1988 et 1991, deux litres d'eau de mer ont été filtrés sur GF/F et les filtres ont immédiatement été congelés à $-20\text{ }^\circ\text{C}$ jusqu'à l'analyse. Les pigments photosynthétiques ont été séparés et quantifiés par HPLC selon la technique de Mantoura et Llewellyn (1983) adaptée par Hecq *et al.* (1991). Seule la chlorophylle *a* est présentée dans ce travail; les phytopygments et les phaeophorbides sont publiés dans Goffart (1992) et Goffart et Hecq (1993). La technique HPLC présente l'avantage de séparer et de quantifier toutes les chlorophylles, leurs produits de dégradation (phaeophorbides, phaeophytines) et les autres pigments phytoplantoniques. Dans les conditions de faibles concentra-

tions en phytoplancton observées lors de nos campagnes, nous n'avons pas observé de différence significative entre les mesures de chlorophylle *a* déterminées par spectrophotométrie et par HPLC. La spectrophotométrie serait inadaptée à l'estimation de la chlorophylle *a* dans des extraits chargés en pigments dégradés (Neveux *et al.*, 1990).

L'utilisation d'une fonction d'interpolation a permis de tracer des isolignes et de représenter les résultats sous forme de cartes de répartition des paramètres. La reconstitution des champs incomplets de données sur une grille régulière verticale est réalisée à l'aide d'une méthode classique de krigeage. Les isocontours font ensuite l'objet d'un léger lissage par des fonctions splines.

RÉSULTATS

Situation de fin d'hiver (1-8 mars) et situation printanière (15 mars - 8 avril)

Conditions hydrologiques

À la fin de l'hiver et au printemps, un fort gradient halin caractérisé par un resserrement des isohalines est systématiquement observé en surface entre 10 et 20 milles de la côte (fig. 2). Il concerne toute la colonne d'eau étudiée, jusqu'à au moins 200 m de profondeur et constitue une région de transition rapide entre les eaux côtières peu salées du courant ligure et les eaux très salées de la zone centrale. Dans la zone centrale, l'eau intermédiaire, formée dans le bassin oriental et repérable par un maximum de salinité ($> 38,45$) atteint la surface ou les couches immédiatement sous-jacentes alors qu'elle n'est jamais rencontrée au-dessus de 200 m entre le front et la côte.

La colonne d'eau est pratiquement homotherme le long de toute la radiale et le front de densité, d'une largeur de 3 à 5 milles, coïncide avec le front de salinité. Il se marque sur toute la colonne d'eau étudiée et sépare les eaux légères et stratifiées du courant ligure des eaux très denses ($\sigma_t > 29$) et non stratifiées de la zone centrale (Hecq *et al.*, 1986; Goffart, 1992).

Distribution des éléments nutritifs

Début mars, le tracé des isoplèthes en nitrates et en silicates suit celui des isohalines et les concentrations sont maximales pour la région étudiée. Toutefois, les eaux légères du courant ligure conservent une certaine stratification, due essentiellement à la persistance du gradient vertical de salinité et restent pauvres en nitrates $[\text{NO}_3^-]$ et silicates $[\text{Si}(\text{OH})_4 < 1\text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}]$. Au niveau du front, les nitrates et les silicates présentent de forts gradients horizontaux et verticaux. Dans la zone centrale, des teneurs en nutriments élevées $[\text{NO}_3^- > 5\text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}, \text{Si}(\text{OH})_4 > 4\text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}]$ sont associées à l'eau intermédiaire ($S > 38,45$).

Début avril, les teneurs en éléments nutritifs des couches superficielles montrent une forte diminution par rapport au mois précédent, associée au développement printanier du phytoplancton (fig. 3). Le gradient côte-large de nitrates et de silicates, associé au système frontal, se maintient

Figure 2

Situation printanière: Sections verticales (0-200 m) de salinité et de chl a ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) le long de la radiale Calvi-Nice en 1983, 1984 et 1985. Salinités de 1983 d'après Goffart et Hecq (1990). Salinités de 1984 d'après Hecq et al. (1986).

Spring situation: Vertical distribution (0-200 m) of salinity and chl a ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) along the Calvi-Nice axis in 1983, 1984 and 1985. Salinities of 1983 and 1984 are respectively from Goffart and Hecq (1990) and Hecq et al. (1986).

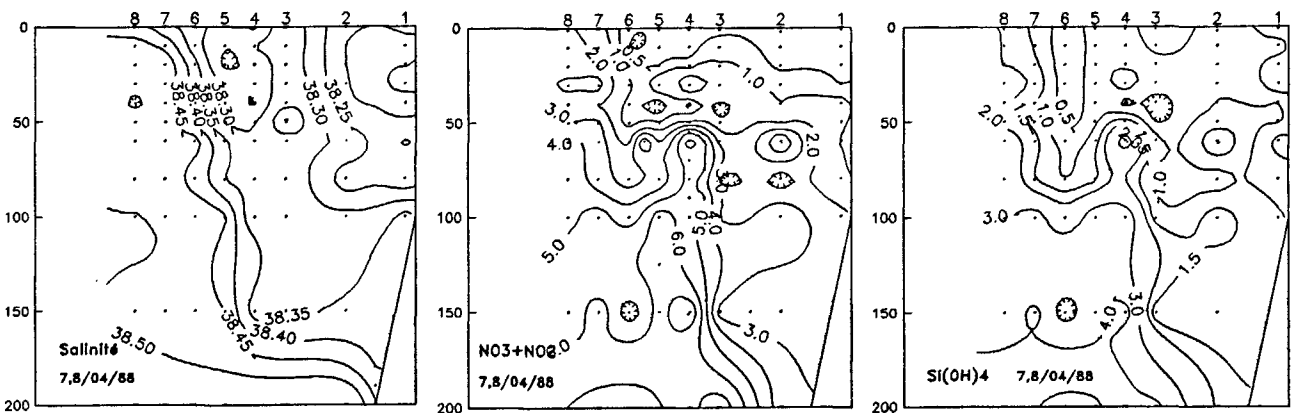
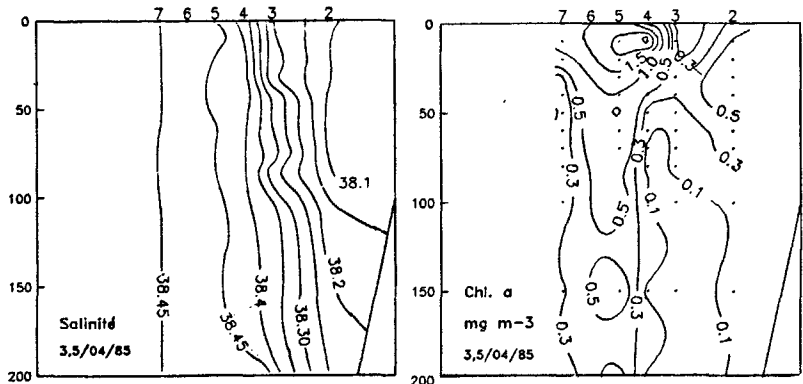
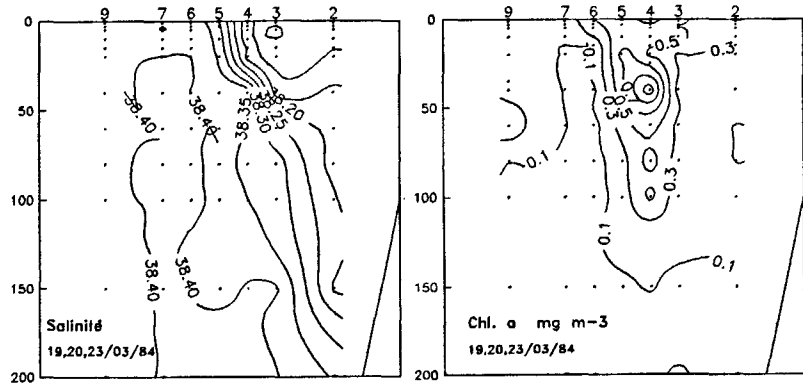
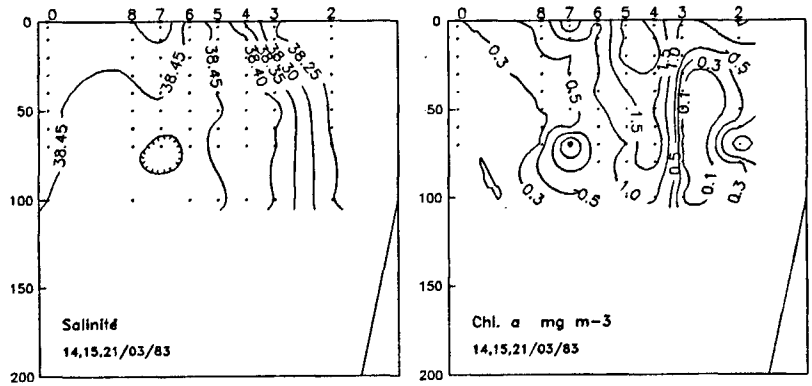


Figure 3

Sections verticales (0-200 m) de salinité, de nitrates + nitrites ($\text{mM} \cdot \text{l}^{-1}$) et de silicates ($\text{mM} \cdot \text{l}^{-1}$) en avril 1988 le long de la radiale Calvi-Nice, depuis la côte corse (St. 1) jusqu'à 22,5 milles au large (St. 8).

Vertical distribution (0-200 m) of salinity, nitrate + nitrite ($\text{mM} \cdot \text{l}^{-1}$) and silicates ($\text{mM} \cdot \text{l}^{-1}$) in April 1988 along the Calvi-Nice axis, from the Corsican coast (St. 1) to 22,5 miles offshore (St. 8).

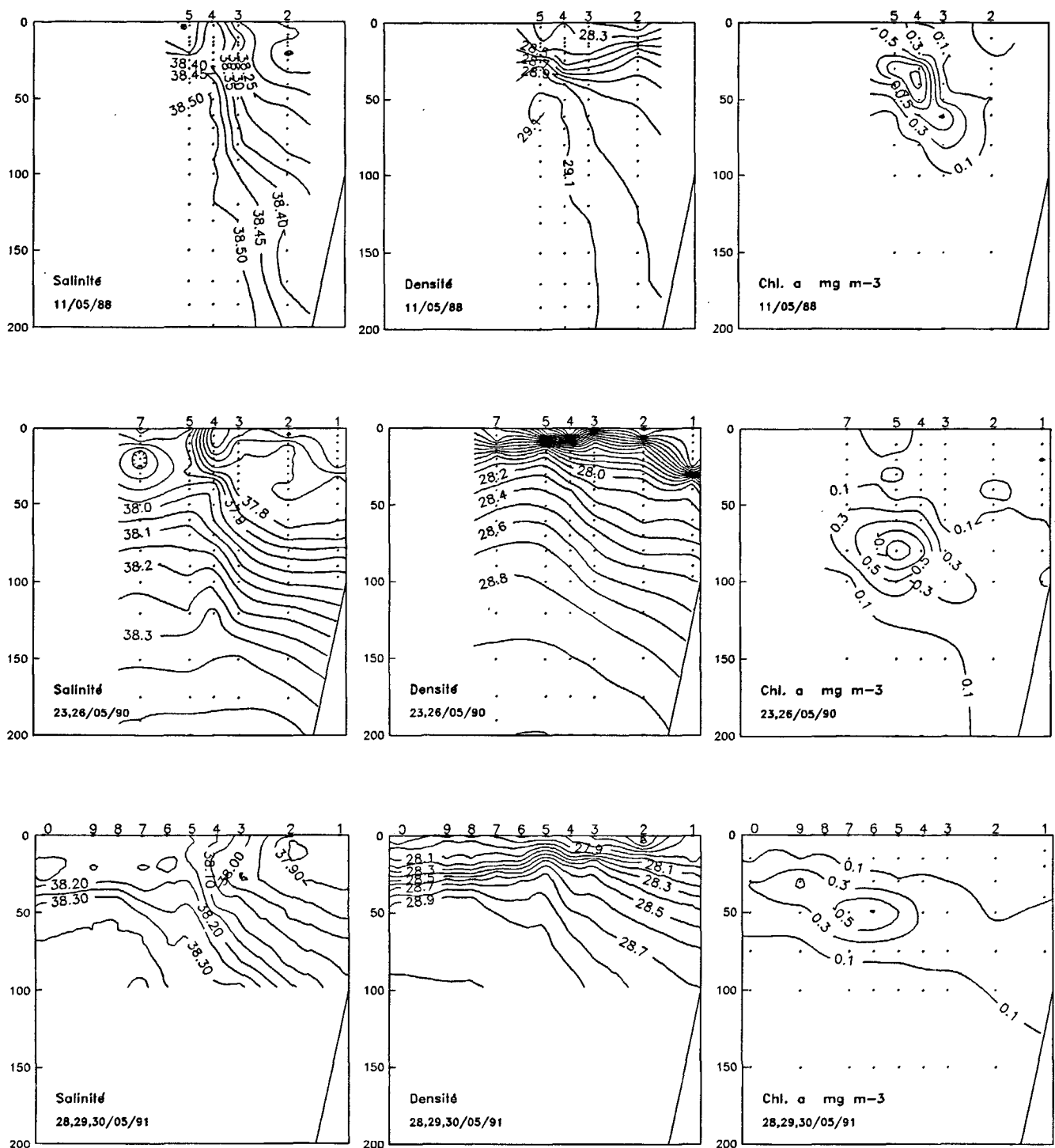


Figure 4

Situation en mai: Sections verticales (0-200 m) de salinité, de densité (σ_t) et de chl *a* ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) le long de la radiale Calvi-Nice en 1988, 1990 et 1991. Densités et chl *a* de 1990 d'après Goffart et Hecq (1993).

May situation: Vertical distribution (0-200 m) of salinity, density (σ_t) and chl *a* ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) along the Calvi-Nice axis in 1988, 1990 and 1991. Densities and chl *a* of 1990 from Goffart and Hecq (1993).

cependant. Dans la zone centrale, l'eau intermédiaire présente un déficit en éléments nutritifs jusqu'à l'isobathe 100 m. Au-delà, les concentrations en nutriments sont proches des valeurs hivernales [$\text{NO}_3^- > 5 \text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}$, $\text{Si(OH)}_4 > 3 \text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}$]. Le long du front, la présence à de faibles profondeurs de veines d'eau riches en sels nutritifs [$\text{NO}_3^- > 5 \text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}$, $\text{Si(OH)}_4 > 3 \text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}$] met en évidence

l'existence d'advections obliques d'eau d'origine profonde fertilisant la couche euphotique.

Distribution de la chlorophylle *a*

Début mars, le long de toute la radiale, les teneurs en chlorophylle *a* sont très faibles ($\text{chl } a < 0,2 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$) et réparties de façon homogène sur l'ensemble de la colonne d'eau.

En surface, à partir de la mi-mars, les concentrations en chlorophylle *a* sont élevées dans une bande de 7 à 10 milles de large située de part et d'autre de la zone frontale (fig. 2). Les maxima sont associés au gradient de salinité ou situés à proximité immédiate de celui-ci, côté large. Ils sont caractérisés par une extension verticale importante, en forme de plume. De la chlorophylle *a* est trouvée en quantité significative jusqu'à au moins 100 m, c'est-à-dire nettement sous la couche euphotique (1 % de l'éclairement en surface), dont la profondeur en mars varie de 35 m à la côte à 45 m à la station 10. De part et d'autre du front, les teneurs en chlorophylle *a* sont faibles et limitées aux premiers mètres de la colonne d'eau.

Situation en mai

Conditions hydrologiques

Le mois de mai constitue une période de transition au cours de laquelle les structures hydrologiques du bassin ligure évoluent rapidement sous l'effet de l'ensoleillement. Les structures halines observées en mars-avril se maintiennent, et en surface, le front halin est toujours observé entre 10 et 20 milles de la côte (fig. 4).

Le réchauffement thermique des couches de surface, amorcé en avril, s'intensifie et aboutit à l'établissement de la thermocline estivale. Dans la couche superficielle réchauffée, l'allure des isopycnes est essentiellement déterminée par celle des isothermes. Le front de densité, masqué par le réchauffement thermique superficiel, y est moins marqué qu'au début du printemps. Sous la thermocline, il s'identifie clairement. La pente des isopycnes est toutefois plus faible qu'en mars-avril.

Distribution des éléments nutritifs

En mai, le gradient croissant côte - large de sels nutritifs est observé uniquement sous la pycnocline (fig. 5). La couche superficielle réchauffée, isolée des eaux froides

sous-jacentes par la thermocline, est pratiquement épuisée en nitrates. La nitracline, matérialisée par l'isoligne de $1 \text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}$, est située nettement sous la zone de gradient thermique maximum et s'enfonce progressivement depuis le large vers la côte. Sous l'isotherme de $13,5 \text{ }^\circ\text{C}$, les eaux de la zone centrale conservent des teneurs en sels nutritifs proches des valeurs de début mars [$\text{NO}_3^- > 5 \text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}$, $\text{Si(OH)}_4 > 4 \text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}$].

Distribution de la chlorophylle *a*

En mai, l'épuisement en chlorophylle *a* des eaux superficielles réchauffées est quasi total ($\text{chl } a < 0,1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$) (fig. 4). Sous la thermocline, les concentrations maximales en chlorophylle *a* ($0,6 - 1,1 \text{ mg chl } a \cdot \text{m}^{-3}$) sont systématiquement associées à la rupture de pente des isohalines et des isopycnes, caractéristique de la présence du bord du front en période stratifiée. L'extension vers la côte et en profondeur du maximum de chlorophylle *a* est très réduite spatialement et les eaux du courant ligure apparaissent particulièrement épuisées en phytoplancton. Dans la zone centrale, une nappe relativement riche en chlorophylle *a* ($> 0,2 \text{ mg chl } a \cdot \text{m}^{-3}$) s'étend à la base du gradient de densité.

Situation en juin

Conditions hydrologiques

En juin, les structures halines observées lors des périodes précédentes persistent (fig. 6). En surface, le front halin est toujours observé entre 10 et 15 milles de la côte. Il sépare les eaux côtières, très dessalées, des eaux de salinité élevée de la zone centrale. En profondeur, le dôme d'eau intermédiaire est rencontré sous 150 m dans la zone centrale.

Sur l'ensemble de la radiale, la stratification thermique estivale est bien établie et concerne au moins les 50 premiers mètres de la colonne d'eau. En surface, un petit front thermique sépare les eaux du courant ligure, plus chaudes, des eaux de la zone centrale. Dans la couche superficielle

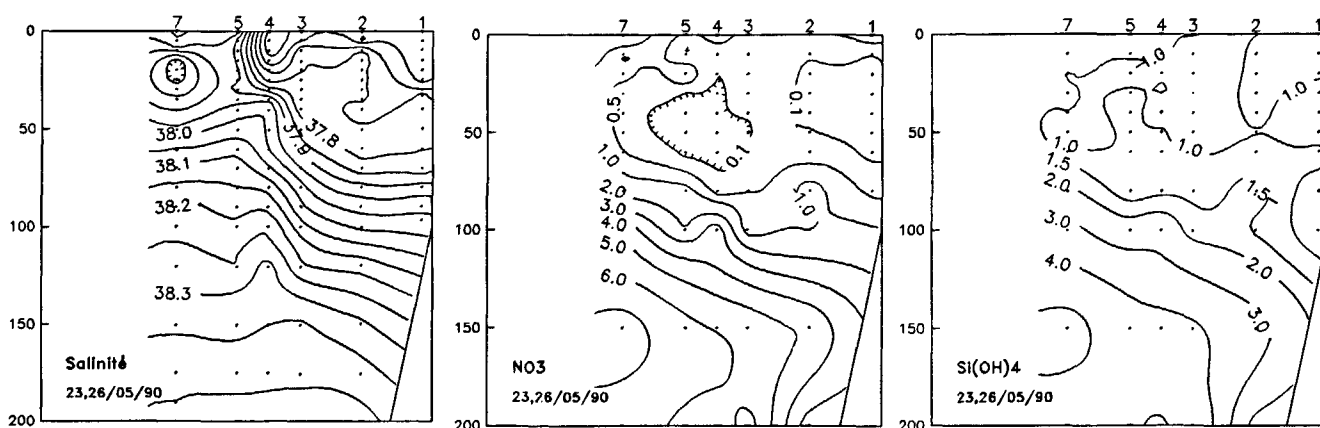


Figure 5

Sections verticales (0-200 m) de salinité, de nitrates ($\text{mM} \cdot \text{l}^{-1}$) et de silicates ($\text{mM} \cdot \text{l}^{-1}$) en mai 1990 le long de la radiale Calvi-Nice, depuis la côte corse (St. 1) jusqu'à 20 milles au large (St. 7).

Vertical distribution (0-200 m) of salinity, nitrate ($\text{mM} \cdot \text{l}^{-1}$) and silicates ($\text{mM} \cdot \text{l}^{-1}$) in May 1990 along the Calvi-Nice axis, from the Corsican coast (St. 1) to 20 miles offshore (St. 7).

réchauffée, la distribution des isopycnes est essentiellement contrôlée par celle des isothermes. Au-dessus de la thermocline, les isopycnes s'enfoncent lentement et progressivement depuis le large vers la côte. Sous la couche de mélange, le front de densité, associé au front halin, est bien marqué.

Distribution des éléments nutritifs

Partout, les eaux situées au-dessus de la thermocline sont complètement épuisées en éléments nutritifs. Les concentrations en nitrates et en silicates y sont inférieures à $0,1 \text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}$. En profondeur, des teneurs en silice supérieures à $4 \text{ mM} \cdot \text{l}^{-1}$ sont associées à l'eau intermédiaire ($\sigma_t > 29$, d'après les données de Licot, 1985).

Distribution de la chlorophylle a

De très faibles biomasses phytoplanctoniques ($< 0,1 \text{ mg chl } a \cdot \text{m}^{-3}$) sont observées dans toute la couche réchauffée, aussi bien en zone frontale que dans les régions adjacentes (fig. 6). Une couche plus riche en chlorophylle *a* ($> 0,1 \text{ mg chl } a \cdot \text{m}^{-3}$) est observée dans le bas de la couche euphotique, dont l'immersion varie de 50 m dans la zone centrale à 70 m au niveau du courant ligure (Priour, 1973). D'une épaisseur de 10 à 50 m, le maximum profond de chlorophylle *a* est relativement continu entre les différentes zones hydrologiques et s'enfonce progressivement depuis le large vers la côte. Les teneurs en chlorophylle *a* les plus élevées sont rencontrées entre le front et la zone centrale.

Exceptionnellement, en juin 1987 (fig. 6), seuls les dix premiers mètres de la colonne d'eau étaient épuisés en chlorophylle *a* ($< 0,1 \text{ mg chl } a \cdot \text{m}^{-3}$). De plus, à la station 2, les concentrations en chlorophylle *a* étaient encore supérieures à $0,2 \text{ mg chl } a \cdot \text{m}^{-3}$ à 150 m.

DISCUSSION

Influence du front liguro-provençal sur l'écologie des populations phytoplanctoniques: distribution et facteurs de contrôle prioritaires.

Les mesures réalisées entre 1982 et 1991 au large de la côte occidentale corse mettent en évidence la permanence du front liguro-provençal, la stabilité interannuelle de ses caractéristiques hydrologiques et la reproductibilité des cartes de distribution saisonnière de la chlorophylle *a*.

Pendant les périodes printanière (15 mars-8 avril) et post-printanière (mai), la répartition horizontale de la chlorophylle *a* intégrée entre 0 et 100 m, calculée selon la méthode du trapèze (Litt, 1983), montre que le front engendre systématiquement les plus fortes biomasses phytoplanctoniques (fig. 7). En mars-avril, en zone frontale, les chl *a* intégrées entre 0 et 100 m atteignent des valeurs très élevées ($170 \text{ mg chl } a \cdot \text{m}^{-2}$ à la station 4 en mars 1983), nettement supérieures aux concentrations généralement rapportées pour l'ensemble de la Méditerranée Occidentale

($25 \text{ mg (chl } a + \text{ pheo } a) \cdot \text{m}^{-2}$; Morel et André, 1991). En mai, la plus forte production de la zone frontale survient dans un environnement où les eaux du courant ligure sont particulièrement pauvres en phytoplancton. En juin, les concentrations en chlorophylle *a* de toutes les zones hydrologiques étudiées tendent à s'uniformiser. Les biomasses intégrées du front sont toujours parties des valeurs élevées mais ne sont plus très différentes de celles des autres régions.

L'évolution temporelle de la distribution verticale de la chlorophylle *a* et de la densité dans les différentes zones hydrologiques (front, courant ligure et zone centrale) est présentée à la figure 8. Dans un premier temps, début mars, les biomasses phytoplanctoniques sont uniformément faibles dans toutes les zones hydrologiques et réparties de façon homogène dans la colonne d'eau. Dès la mi-mars, un gradient vertical de densité s'établit progressivement. Rapidement, les concentrations en phytoplancton atteignent des niveaux élevés. Les maxima de chlorophylle sont alors typiquement situés dans les premiers mètres de la colonne d'eau, dans la couche superficielle mélangée (front) ou dans le gradient maximum de densité (courant ligure et zone centrale). À partir de la fin du mois d'avril, la stratification verticale s'intensifie et les maxima de chlorophylle s'enfoncent dans la colonne d'eau.

Peu de travaux théoriques existent actuellement sur la modélisation océanique des écoulements géostrophiques frontaux et surtout sur celle de la circulation secondaire associée (Sournia *et al.*, 1990). Aussi, des schémas de synthèse du fonctionnement de l'écosystème phytoplanctonique du bassin ligure sont-ils présentés (fig. 9). Ils reposent sur l'ensemble des mesures exposées précédemment qui ont permis d'identifier les processus physiques et biologiques impliqués dans le contrôle du développement du phytoplancton et de préciser leurs échelles spatiales et temporelles. Pour chaque période caractéristique, un graphique présente la position du front de même que la distribution verticale de la chlorophylle *a*. En abscisse figurent le ou les processus contrôlant prioritairement la distribution du phytoplancton lors de la période considérée.

À la fin de l'hiver et au début du printemps (début mars), malgré la présence généralisée de sels nutritifs, les concentrations en chl *a* sont très faibles et distribuées de façon homogène dans la colonne d'eau (fig. 8). Il est probable que les mélanges turbulents, liés au brassage hivernal, soient encore trop importants et entraînent une dispersion des cellules en dehors de la couche euphotique. Le phytoplancton passe alors trop de temps dans des conditions lumineuses inadéquates et aucune croissance nette n'est observée.

À partir de la mi-mars, l'arrêt des mélanges verticaux hivernaux et le début de réchauffement des couches superficielles permettent l'établissement progressif d'un gradient vertical de densité (fig. 8). Cette stabilisation des couches de surface, impliquée par un début de stratification de la colonne d'eau, paraît constituer le facteur essentiel déclenchant la poussée phytoplanctonique, aussi bien au niveau du front que du courant ligure et de la zone centrale. Dès que la croissance phytoplanctonique est amorcée, l'intensi-

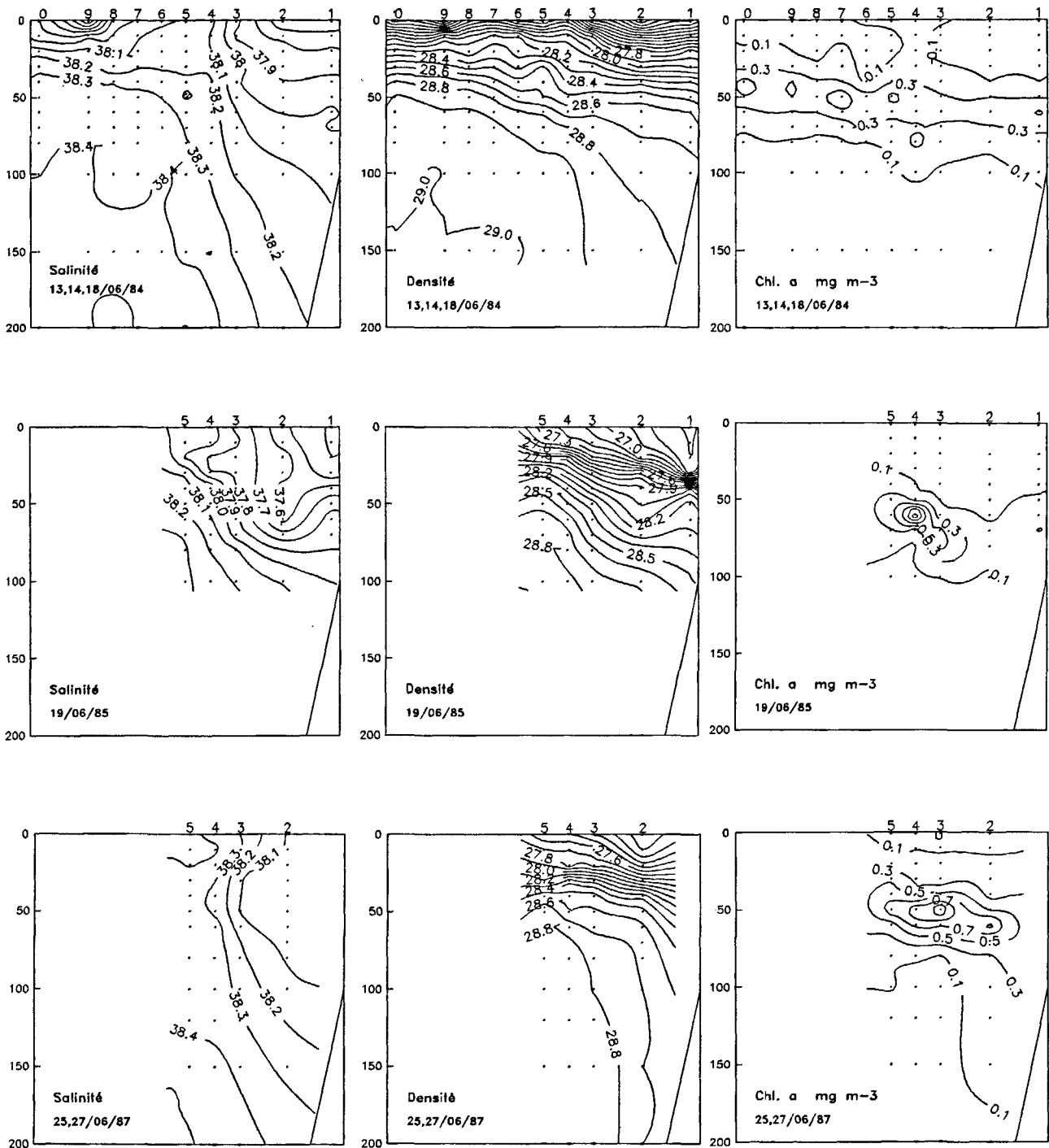


Figure 6

Situation en juin: Sections verticales (0-200 m) de salinité, de densité (σ_t) et de chl *a* ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) le long de la radiale Calvi-Nice en 1984, 1985 et 1987. Salinités et densités de 1984 d'après Hecq *et al.* (1986). Salinités et densités de 1985 d'après Mouchet et Frankignoulle (1988).

June situation: Vertical distribution (0-200 m) of salinity, density (σ_t) and chl *a* ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) along the Calvi-Nice axis in 1984, 1985 and 1987. Salinities and densities of 1984 and 1985 are respectively from Hecq *et al.* (1986) and Mouchet and Frankignoulle (1988).

té de la production varie selon les différentes régions. La zone du front, soumise à une fertilisation permanente due aux remontées de sels nutritifs d'origine profonde (fig. 3), est le siège de la floraison phytoplanctonique la plus intense. En surface, les concentrations en chl *a* et les productivités phytoplanctoniques (Hecq *et al.*, 1986) sont maximales dans une bande de 7 à 10 milles de largeur située sur le

front ou à proximité immédiate de celui-ci, côté large. La chlorophylle *a* présente systématiquement une distribution verticale typique en forme de plume, avec des concentrations encore importantes sous la couche euphotique, jusqu'à au moins 100 m de profondeur. Cette distribution suggère un transport oblique rapide du phytoplancton produit en surface par la convergence associée au système

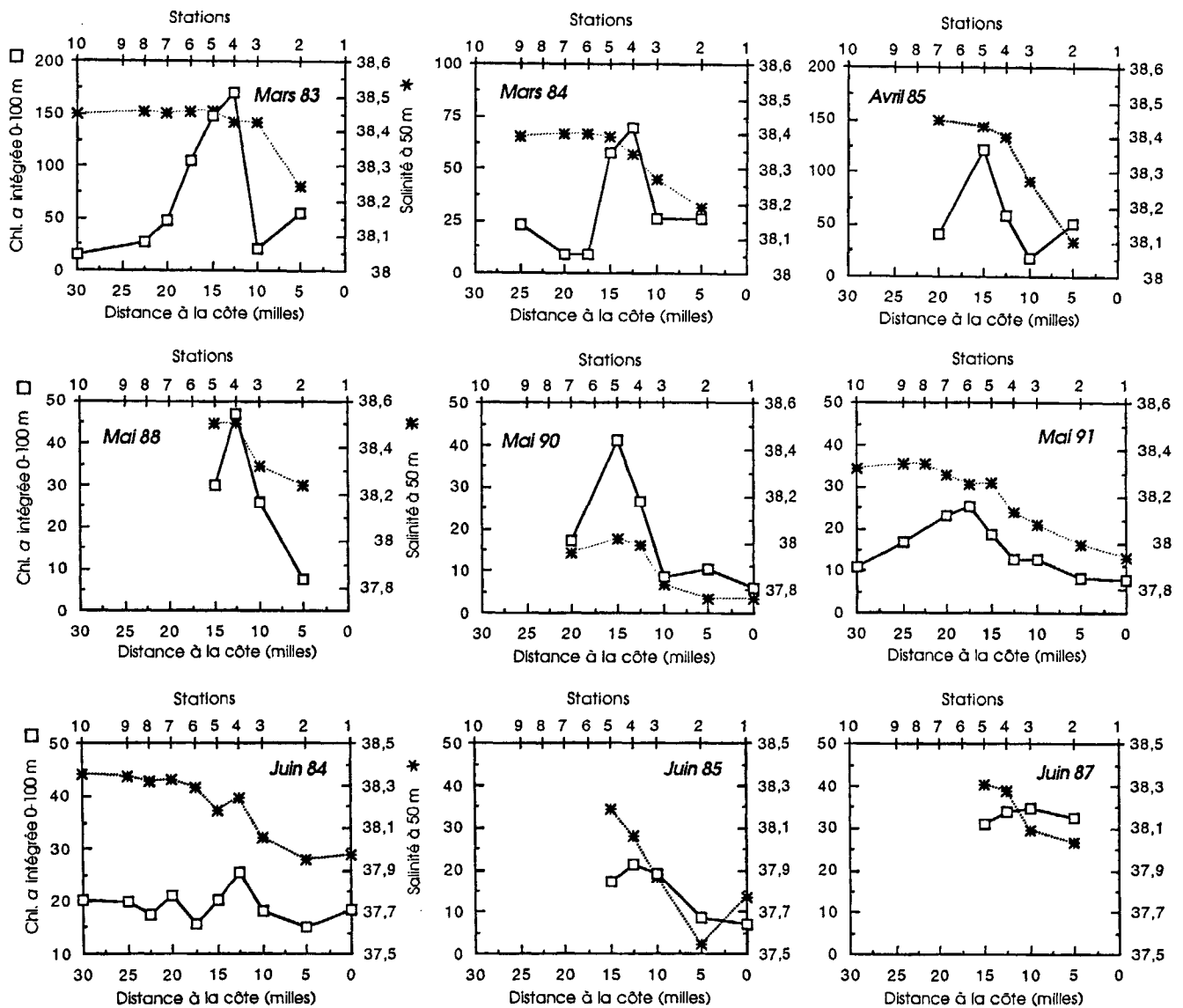


Figure 7

Distribution horizontale de la salinité à 50 m (...j....) et de la chl a intégrée entre 0 et 100 m (mg · m⁻²; o) en fonction de la distance à la côte corse (milles) et de la position des stations (1 à 10). Les coupes verticales correspondant à chaque profil sont présentées aux figures 2, 4 et 6.

Horizontal distribution of salinity at 50 m (...j....) and chl a integrated between 0 and 100 m (mg · m⁻²; o) in function of the distance from the Corsican coast (miles) and of the position of the stations (1 to 10). Vertical sections corresponding to each profile are presented at figures 2, 4 and 6.

frontal (Hecq *et al.*, 1986; Goffart, 1992). Un processus semblable a été mis en évidence au large de Nice, où l'existence d'advections obliques, entraînant en profondeur la biomasse formée près du front, joue un rôle essentiel dans la distribution du matériel particulaire et des communautés microbiennes (Boucher *et al.*, 1987; Sournia *et al.*, 1990; Savenkoff *et al.*, 1993). Dans une certaine mesure, le système frontal peut être comparé à un chémostat (Estrada et Margalef, 1988) où le maintien d'un écosystème phytoplanctonique jeune et très productif est entretenu par l'advection verticale, qui apporte régulièrement des sels nutritifs dans la couche euphotique (Sournia *et al.*, 1990), et par l'exportation de la matière organique produite en surface, que ce soit par les courants, horizontaux et verticaux, ou par les consommateurs (Frontier, 1985). À cette période de l'année, l'enrichissement en phytoplancton observé au niveau du front a sans aucun doute une signification écolo-

gique importante mais survient dans un contexte de production généralisée.

Fin avril, la distribution du phytoplancton le long de la radiale rappelle celle observée lors de la seconde partie du mois de mars (poussée phytoplanctonique généralisée et plume de chl a au niveau du front; Goffart, 1992). Cependant, les maxima de chlorophylle s'enfoncent dans la colonne d'eau (Fig. 8). Le réchauffement superficiel, qui permet une augmentation de la stabilité des couches de surface, entraîne aussi l'arrêt du flux de sels nutritifs vers la partie supérieure de la couche euphotique (Lewis *et al.*, 1986). La croissance phytoplanctonique y est rapidement limitée par l'épuisement en sels nutritifs et le maximum de chlorophylle s'enfonce dans la couche stratifiée, jusqu'à une profondeur où le flux de nitrates permet la production nouvelle (Prieur et Legendre, 1988).

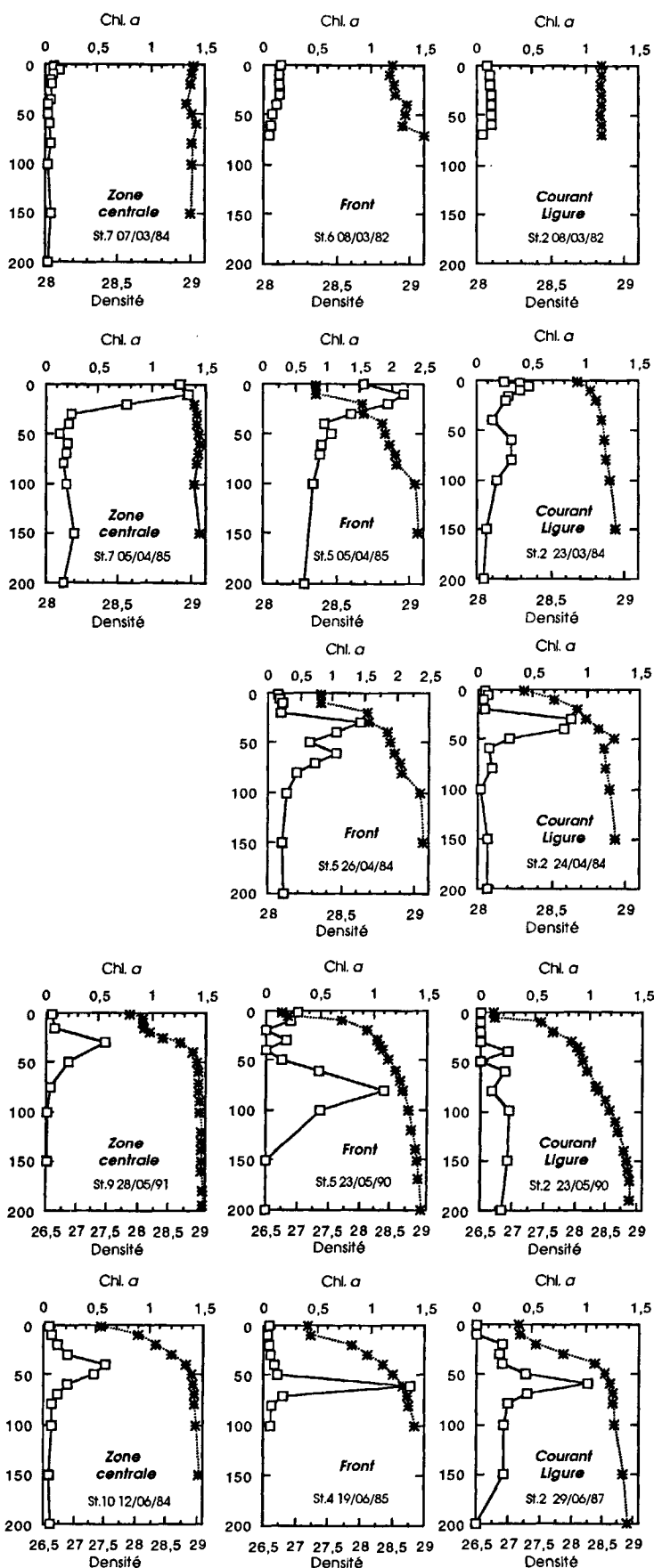


Figure 8

Évolution temporelle de la distribution verticale de la densité ($\sigma_t, \dots, j, \dots$) et de la chl a ($mg \cdot m^{-3}, o$) au niveau de la zone centrale, du front et du courant Ligure.

Temporal evolution of the vertical distribution of density ($\sigma_t, \dots, j, \dots$) and chl a ($mg \cdot m^{-3}, o$) within the central zone, the front and the Ligurian current.

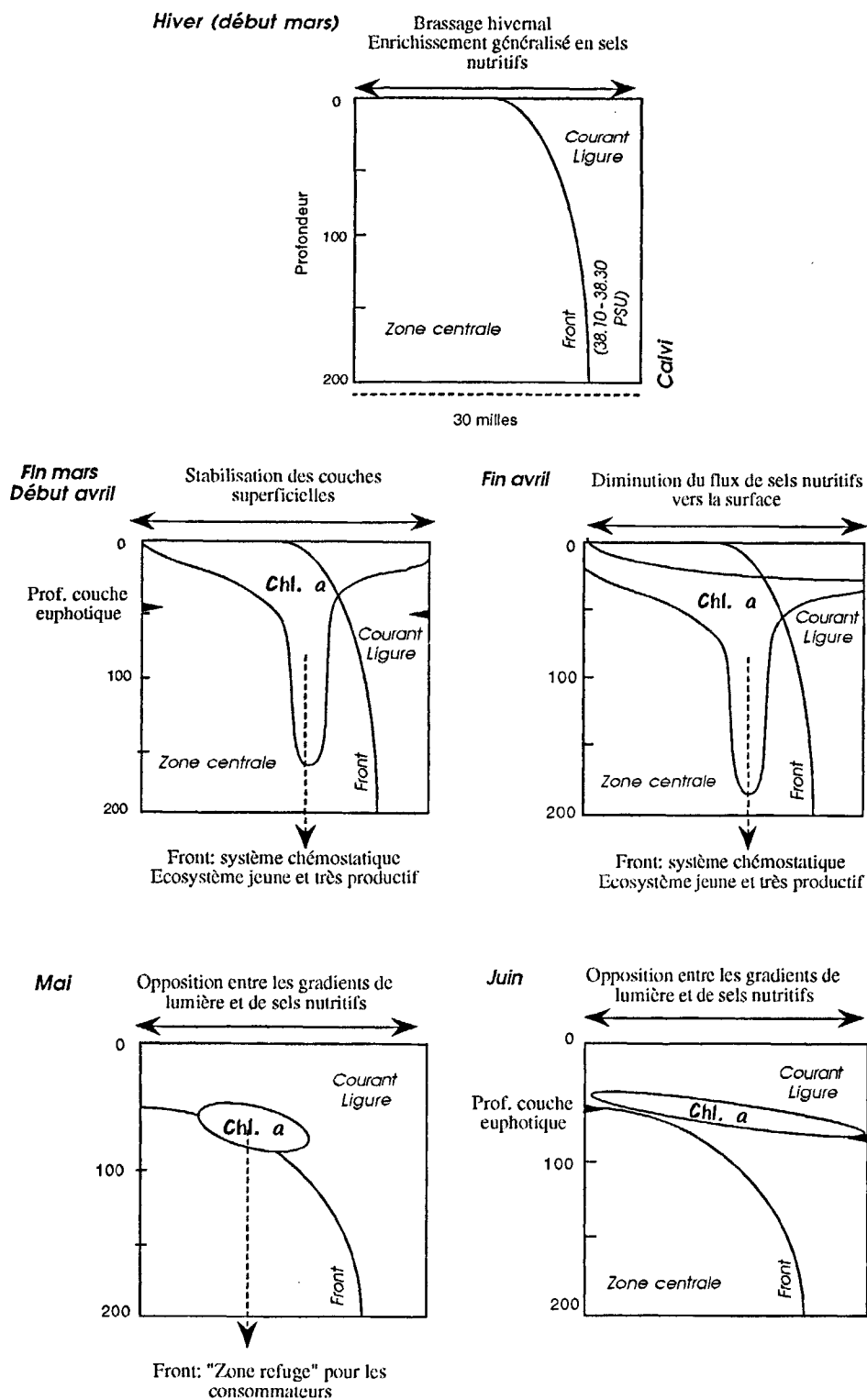


Figure 9

Schémas de synthèse du fonctionnement de l'écosystème phytoplanctonique du bassin Ligure (secteur Corse), basé sur les processus physiques et biologiques impliqués dans la zone frontale et identifiés à partir de l'ensemble des données exposées précédemment. En raison de la nature conceptuelle des schémas, ni l'échelle ni les proportions ne sont respectées. La longueur totale de la section est de 30 milles.

Schematic representation of the functioning of the phytoplankton ecosystem of the Ligurian basin (Corsican sector), based on the physical and biological processes involved in the frontal zone and identified on the basis of the previously exposed data. The total length of the transect is 30 miles but scales of the schemes are not significant.

Pendant toute la période de stratification thermique, la position du maximum de chlorophylle dans la colonne d'eau est contrôlée par l'opposition entre les gradients

de lumière, indispensable au maintien de l'activité photosynthétique, et de sels nutritifs, présents uniquement en profondeur. En mai, la reproductibilité des cartes de

distribution de la chlorophylle *a* est remarquable. Une zone riche en phytoplancton est toujours associée au système frontal et, dans une moindre mesure, à la zone du large. Elle est située dans la nitracline et son extension en profondeur et vers la côte est très limitée. Par rapport au printemps, le ralentissement des mouvements verticaux associés au système frontal limite le transport en profondeur de la matière organique produite au niveau du front. De plus, le véritable épuisement en phytoplancton des eaux du courant ligure, observé malgré la présence de sels nutritifs à des profondeurs encore compatibles avec une production primaire, pourrait être lié à l'intensité de la pression du grazing. Bien que les valeurs de chl *a* soient très basses (de 0 à 0,2 mg · m⁻³), les concentrations en phaeophorbides *a* y sont du même ordre de grandeur (Goffart et Hecq, 1993), indiquant l'existence d'un broutage significatif. Dans ces conditions, le maintien des populations phytoplanctoniques associées au système frontal pourrait être dû au développement préférentiel d'espèces caractérisées par des taux de croissance élevés. Des mesures de production primaire devraient confirmer cette hypothèse. En mai, le rôle écologique du front en tant que zone refuge paraît primordial, puisqu'il constitue la seule région où du phytoplancton reste disponible en quantité importante pour les consommateurs. En juin, le long de toute la radiale, une couche riche en chl *a*, de 10 à 50 mètres d'épaisseur, est située dans le bas de la couche euphotique. On note une tendance généralisée à l'uniformisation des concentrations en chlorophylle *a* de toutes les zones hydrologiques étudiées.

Malgré l'aspect permanent de la structure frontale, il a été mis en évidence une étroite relation entre un coup de vent soutenu de sud-ouest (> à 10 m · s⁻¹ pendant au moins deux jours) et un déplacement du gradient halin vers la côte (Mouchet et Frankignoulle, 1988). L'effet du vent se fait sentir jusqu'au moins 100 mètres de profondeur et se manifeste tant au niveau de la position du front halin que de sa structure.

RÉFÉRENCES

- Béthoux J.P., L. Prieur et F. Nyffeler (1981). Utilisation de moyennes hydrologiques pour le calcul des flux d'eaux dans le bassin Liguro-Provençal. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **27**, 6, 193-196.
- Béthoux J.P. et L. Prieur (1983). Hydrologie et circulation en Méditerranée nord-occidentale. *Pétrole et Techniques* **299**, 25-34.
- Boucher J., F. Ibanez et L. Prieur (1987). Daily and seasonal variations in the spatial distribution of zooplankton populations in relation to the physical structure in the Ligurian front. *J. Mar. Res.* **45**, 133-173.
- Cruzado A. (1985). Chemistry of Mediterranean Waters. In: *Western Mediterranean*, R. Margalef, editor. Pergamon Press, 126-147.
- Estrada M. et R. Margalef (1988). Supply of nutrients to the Mediterranean photic zone along a persistent front. *Oceanologica Acta* n° sp. **9**, 133-142.
- Frontier S. (1985). Les fronts hydrologiques: écosystèmes de contact. Dans: *Aspects interdisciplinaires de l'Océanographie Méditerranéenne dans le domaine pélagique*, Abstracts du Colloque International du CNRS, Villefranche-sur-Mer, 16-20/09/85.
- Goffart A. (1992). Influence des contraintes hydrodynamiques sur la structure des communautés phytoplanctoniques du bassin Liguro-Provençal (secteur Corse). *Thèse de doctorat, Université de Liège, Belgique*, 163 p.
- Goffart A. et J.H. Hecq (1985). Influence du front Liguro-Provençal - secteur corse - sur la production planctonique (1983-1984). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **29**, 9, 133-134.
- Goffart A. et J.H. Hecq (1990). Stabilité interannuelle de la distribution de la production planctonique associée au front Liguro-Provençal (secteur corse). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **32**, 1, P-II3.
- Goffart A. et J.H. Hecq (1993). Control of Phytoplankton Development by Nitrate Availability in the Liguro-Provençal Basin (Western Mediterranean). In: *Progress in Belgian Oceanography Research (Brussels, January 21-22 1993)*. Royal Academy of Belgium, National Committee of Oceanology, 251-261.
- Hansen H.P. et K. Grasshoff (1983). Automated chemical analysis. In: *Methods of seawater analysis*, K. Grasshoff, M. Ehrhardt, K. Kremling, eds. Verlag Chemie, Weinheim (2nd Ed.), 347-379.

CONCLUSIONS

À méso-échelle, la répartition de la biomasse végétale est fortement conditionnée par la présence du front liguro-provençal et des phénomènes qui y sont associés à l'échelle de quelques kilomètres. Les campagnes réalisées entre 1982 et 1991 ont montré le caractère permanent du front et la stabilité interannuelle de ses caractéristiques hydrologiques. Le rôle prépondérant du système frontal dans l'organisation des communautés phytoplanctoniques a été mis en évidence de même que la reproductibilité des processus biologiques liés à son fonctionnement. En augmentant le flux de sels nutritifs utilisables par la production phytoplanctonique, les processus physiques caractéristiques du front liguro-provençal contrôlent directement la croissance et la distribution des cellules phytoplanctoniques. De plus, ils sont responsables de la formation et du maintien d'une zone privilégiée où la nourriture disponible pour les consommateurs est plus abondante que dans les régions adjacentes, ce qui conditionne le fonctionnement de l'ensemble du réseau trophique. La plus forte production de la zone frontale est particulièrement remarquable pendant les périodes printanière et post-printanière (de la seconde partie de mars à la fin du mois de mai).

Remerciements

Les auteurs sont reconnaissants aux équipages des navires océanographiques *Recteur Dubuisson* et *Winnaretta Singer* pour leur aide efficace lors des sorties en mer. Ils remercient le personnel de STARESO (Calvi, Corse) pour son soutien logistique à terre et les deux lecteurs anonymes pour leurs précieuses remarques. Les mesures de salinité des mois d'avril 85 et avril 88 ont été réalisées par Anne Mouchet. Les températures et les salinités des mois de mai 90 et 91 ont été acquises lors des stages d'océanologie de la licence en Océanologie de l'Université de Liège. J.H. Hecq est Chercheur Qualifié du Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS, Belgique).

- Hecq J.H., J.M. Bouquegneau, S. Djenidi, M. Frankignoulle, A. Goffart et M. Licot** (1986). Some aspects of the Liguro-Provençal frontal ecohydrodynamics. In: *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*, J.C.J. Nihoul, editor. Elsevier Oceanography Series, Amsterdam, **42**, 257-271.
- Hecq J.H., C. Veeschkens et A. Goffart** (1991). Results of phytopigments analysis by HPLC during the oceanographic cruise in the Strait of Magellan (Feb. Mar. 1991). In: *Strait of Magellan Oceanographic Cruise, February-March 1991. Data Report. Part I: Physical, Chemical and Biological Oceanography*. Ital. Nat. Sc. Comm. Ant., Genova 1991, 169-194.
- Jeffrey S.W. et G.F. Humphrey** (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c* and *c*₂ in algae, phytoplankton and higher plants. *Biochem. Physiol. Plant.* **167**, 191-194.
- Lewis M.R., W.G. Harrison, N.S. Oakey, D. Hebert et T. Platt** (1986). Vertical Nitrate Fluxes in the Oligotrophic Ocean. *Science* **234**, 870-873.
- Licot M.** (1985). Etude écohydrodynamique du front Liguro-Provençal au large de la Corse. *Thèse de doctorat, Université de Liège, Belgique*, 131 p.
- Litt F.X.** (1983). Analyse numérique, 2^{ème} partie. *Notes de cours, Faculté des Sciences Appliquées, Université de Liège, Belgique*.
- Mantoura R.F.C. et C.A. Llewellyn** (1983). The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoids pigments and their breakdown products in natural waters by reverse-phase High Performance Liquid Chromatography. *Analytica Chimica Acta* **151**, 297-314.
- Minas H.J., M. Minas, B. Coste, J. Gostan, P. Nival et M. C. Bonin** (1988). Production de base et de recyclage; une revue de la problématique en Méditerranée nord-occidentale. *Oceanologica Acta* n° sp. **9**, 155-162.
- Momzikoff A., S. Dallot et M.D. Pizay** (1992). Blue and yellow fluorescence of filtered seawater in a frontal zone (Ligurian Sea, N.W. Mediterranean Sea). *Deep-Sea Res.* **39**, 1481-1498.
- Morel A. et J.-M. André** (1991). Pigment distribution and primary production in the Western Mediterranean as derived and modeled from Coastal Zone Color Scanner observations. *J. Geophys. Res.* **96**, 12685-12698.
- Mouchet A. et M. Frankignoulle** (1988). Variations spatio-temporelles du front Liguro-Provençal liées au régime des vents. *Bull. Soc. r. Sc. Liège* **4-5**, 327-343.
- Neveux J., D. Delmas, J.-C. Romano, P. Algarra, L. Ignatiades, A. Herbland, P. Morand, A. Neori, D. Bonin, J. Barbe, A. Suke-nik et T. Berman** (1990). Comparison of chlorophyll and phaeopigment determinations by spectrophotometric, fluorometric, spectrofluorometric and HPLC methods. *Mar. Microb. Food Webs.* **4** (2), 217-238.
- Prieur L.** (1973). Interprétation d'une zone de forte turbidité sur la radiale Calvi-Nice. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **22**, 5, 59-61.
- Prieur L.** (1985). Systèmes frontaux en mer Ligure à partir des mesures multiparamétriques en continu. *Courrier Mediproduct* **2**, 2-5 + figs.
- Prieur L. et M. Tiberti** (1985). Identification et échelles des processus physiques et biologiques responsables de l'hétérogénéité spatiale près du front de Mer Ligure. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* **29**, 35-36.
- Prieur L. et L. Legendre** (1988). Oceanographic criteria for new phytoplankton production. In: *Toward a Theory on Biological-Physical Interactions in the World Ocean*, B.J. Rothshild Editor. Kluwer Academic Publishers, 71-112.
- Savenkoff C., L. Prieur, J.P. Reys, D. Lefèvre, S. Dallot, et M. Denis** (1993). Deep microbial communities evidenced in the Liguro-Provençal front by their ETS activity. *Deep-Sea Res.* **40**, 709-725.
- Sournia A., J.-M. Brylinski, S. Dallot, P. Le Corre, M. Leveau, L. Prieur et C. Froget** (1990). Fronts hydrologiques au large des côtes françaises: Les sites-ateliers du programme Frontal. *Oceanologica Acta* **13**, 413-438.
- Unesco** (1983). Algorithms for computation of fundamental properties of seawater. *Unesco technical papers in Marine Science* **44**, 53 p.
- Venrick E.L., S.L. Cummings et C.A. Kemper** (1987). Picoplankton and the resulting bias in chlorophyll retained by traditional glass-fiber filters. *Deep-Sea Res.* **34**, 1951-1956.