

Étude de la production primaire phytoplanctonique dans les eaux littorales de la côte normande (Manche orientale)

Phytoplankton côtier
Ultraphytoplankton
Chlorophylle *a*
Quotient d'assimilation
Modèles semi-empiriques

Coastal phytoplankton
Ultraphytoplankton
Chlorophyll *a*
Assimilation number
Single process semi-empirical models

Philippe Gros, Mireille Ryckaert

Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29273 Brest Cedex.

Reçu le 4/2/83, révisé le 24/5/83, accepté le 26/5/83.

RÉSUMÉ

Des échantillonnages mensuels d'un peuplement phytoplanctonique côtier ont été réalisés de février 1978 à janvier 1980 sur la côte française de la Manche orientale, ainsi que des mesures de plusieurs descripteurs de l'environnement. L'analyse d'inertie appliquée à ces données a permis de hiérarchiser leur variabilité spatio-temporelle, et de montrer que la principale source de variation intervient à l'échelle saisonnière.

Suivant cette échelle d'observation, on examine la répartition de la biomasse chlorophyllienne dans différentes fractions du peuplement. Ce problème est traité de manière originale par résolution d'un système d'équations non linéaires combinant les dénombrements des taxons et les dosages de chl *a*. Les diatomées centriques représentent 78% de la biomasse, suivies par les autotrophes < 5 µm (17%). On observe une forte dispersion autour de ces moyennes calculées pour les deux années d'étude : au printemps, les pennées peuvent inclure plus de la moitié de la chl *a*. La biomasse des dinoflagellés est toujours négligeable (< 1% en moyenne).

La contribution à la capacité photosynthétique du peuplement a été évaluée pour chacune des quatre catégories floristiques en ajustant un modèle semi-empirique aux mesures de production en conditions de lumière saturante. Les centriques en assurent en moyenne 67%, et l'ultraplancton 31%. Le quotient d'assimilation de ce dernier oscille autour de 10,5 mgC (mg chl *a*.h)⁻¹, et ses fluctuations saisonnières suivent celles de la température selon une loi de $Q_{10} \approx 1,55$. L'indice de productivité de l'ultraplancton vaut plus du double des P_{max} estimés pour les diatomées et les dinoflagellés.

Oceanol. Acta, 1983, 6, 4, 435-450.

ABSTRACT

Phytoplanktonic primary production in coastal waters of Normandy, Eastern Channel

A phytoplankton community was sampled monthly between February 1978 and January 1980 in a coastal area of the Eastern Channel. During each cruise, measurements of several physico-chemical and biological factors were also carried out. This data basis permitted the description of the ecosystem's behaviour in a synthetic manner by inertia analysis techniques, which draw up an ordination of the components of the spatio-temporal variability of the coastal pelagic biotope. For the given time—and space—steps of our sampling strategy, it is shown that the major source of variation is seasonal. This determines the preferential observational scale of the study, whose aim is the analysis of the variability of the low-frequency processes of primary productivity.

The contributions of different taxonomic and size fractions to the total chlorophyll biomass were first studied and evaluated in the context of seasonal patterns. This question is approached in an original manner, by solving a system of nonlinear

equations combining counts of taxonomic units on the one hand with corresponding amounts of chl *a* on the other. The greater part of the total chl *a* is represented by centric diatoms (78%), and secondly by the size fraction < 5 μm (17%). Considerable dispersion is observed around these estimates of central tendency (mean proportions computed for the whole period February 1978-January 1980): the pennate diatoms may thus contain more than half of the chl *a* measured in spring. The dinoflagellate biomass remains continuously at a negligible level (< 1% of the community's).

A similar numerical approach has been used to specify the main fractions accounting for the photosynthetic capacity of the community: a semi-empirical nonlinear model was fitted to the measures of light-saturated primary production. It shows that 67% of this production is, on an annual average, assignable to the centric diatoms, and 31% to the ultraplankton (< 5 μm). The assimilation number of this last size fraction oscillates around 10.5 mgC (mg chl *a*.h)⁻¹, with its seasonal fluctuations following temperature variations ($Q_{10} \approx 1.55$). The productivity index of ultraplankton is more than twice the estimated Pmax of diatoms and dinoflagellates. The discussion of our results includes a sensitivity analysis of the model, performed on the jackknifed squared C.V. matrix of the L.S. estimates of the parameters.

Oceanol. Acta, 1983, 6, 4, 435-450.

INTRODUCTION

En 1974, a été entreprise l'étude des écosystèmes côtiers de la Manche, dans le cadre d'un programme suscité par la réalisation de grands aménagements énergétiques (centrales électronucléaires) en différents secteurs du littoral français. Les recherches en cours ont pour but de fournir des moyens de discrimination entre les fluctuations naturelles d'une part, et les changements du milieu imputables à l'activité industrielle d'autre part. Une telle ambition (évaluation de la nature et de l'échelle des modifications du biotope) nécessite la compréhension préalable du fonctionnement des écosystèmes devant être soumis à perturbation, et requiert donc le développement de filières d'investigation préférentielles (Rosenberg, Resh *et al.*, 1981) : enquêtes préliminaires à caractère d'inventaire, étude des relations entre facteurs du milieu et processus écophysologiques, simulation et modélisation.

Les résultats qui vont être présentés s'inscrivent dans ce contexte général : ils concernent le milieu pélagique côtier face au site choisi pour la construction de la centrale nucléaire de Penly (début de fonctionnement prévu pour 1984 ; puissance installée : 4 x 1 300 MW). On s'intéressera spécialement à quelques interactions entre les caractères de l'environnement hydrologique et la dynamique du compartiment phytoplanctonique.

STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE ET TECHNIQUES DE MESURE

La localisation des stations a été déterminée en fonction de l'emprise spatiale présumée des effluents réchauffés de la centrale : trois stations (C, M et L) sont alignées face au site de la côte vers le large (fig. 1). D'après le modèle numérique du Laboratoire National d'Hydraulique de Chatou qui décrit l'extension des isothermes autour du point de rejet, ces stations appartiennent à un

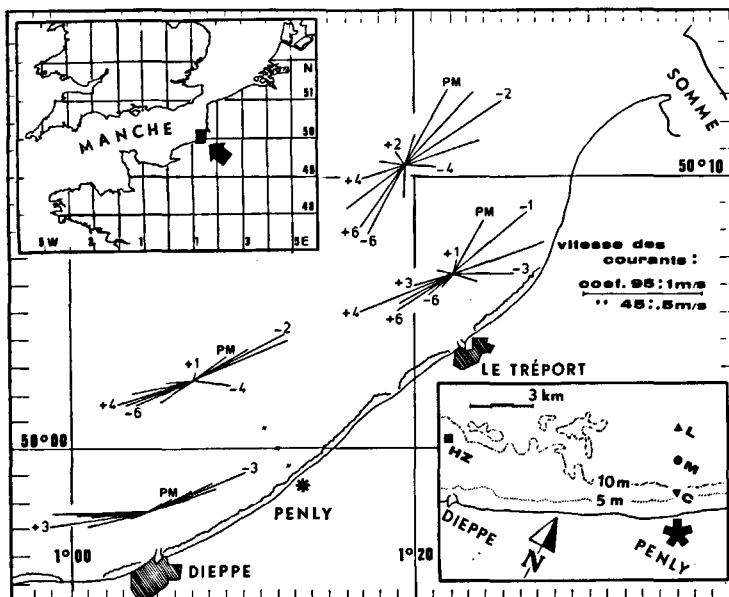


Figure 1

Positions géographiques des stations C, M, L et HZ. Sont également précisées heure par heure la vitesse et l'orientation des courants de marée pendant le cycle semi-diurne (d'après les données du SHOM).

Location maps of the stations C, M, L and HZ, with semi-diurnal tidal currents also indicated (PM = high tide).

secteur qui sera directement affecté par le fonctionnement de la centrale (Boulot, Hauguel, 1981). Une station témoin HZ (c'est-à-dire hors de la zone atteinte par la « tache thermique ») a donc été placée dans le SW de la radiale (fig. 1), étant donné que la circulation résiduelle est le plus souvent orientée vers le NE.

La stratégie d'échantillonnage est également adaptée aux mouvements alternatifs induits par les courants de marée : afin d'étudier l'ensemble de la masse d'eau qui transite devant la centrale pendant un cycle, les trois stations C, M et L sont visitées aux étales de courant de basse mer et de pleine mer, les prélèvements étant effectués entre temps à la station HZ. Dans un repère supposé solidaire de l'eau côtière, les deux radiales C-M-L encadrent la bande qui a défilé devant Penly, sous l'hypothèse approchée que le front de déplacement peut être considéré comme perpendiculaire à la ligne de côte. Il ne sera pas tenu compte ici de cette source de variation, qui a été réduite en choisissant de réaliser les échantillonnages en morte eau (coefficient de marée entre 40 et 70) : cette situation correspond au minimum de vitesse des courants (fig. 1), et donc à des conditions pratiques optimales de travail en mer, particulièrement pour l'immersion des bouteilles de prélèvement.

Les campagnes ont donc lieu à intervalles d'environ un mois, sous réserve que les conditions météorologiques l'autorisent. En chacune des quatre stations, les échantillons sont recueillis à trois niveaux d'immersion : surface, mi-profondeur et au niveau du fond. 24 campagnes ont ainsi été réalisées, ainsi que 17 sorties de contrôle. Ces dernières sont intercalées entre deux campagnes consécutives, et sont limitées à un échantillonnage de surface à la station M (et éventuellement à la station HZ).

L'eau est recueillie dans des bouteilles Niskin (volume : 5 l) équipées de thermomètres à renversement Richter et Wiese. La salinité est mesurée par conductimétrie au salinomètre Guidline. La charge particulaire (minérale et organique) est estimée après passage à l'étuve de filtrats réalisés sur membranes cellulose Millipore

(\varnothing pores : 0,45 μm). Le dosage des éléments nutritifs (nitrites, nitrates, phosphates et silicium) est effectué sur auto-analyseur Technicon II suivant le protocole décrit par Tréguer et Le Corre (1975), l'ammonium étant dosé par la méthode manuelle de Koroleff (1969). L'oxygène dissous est estimé suivant la méthode manuelle de Winckler (dosimat Metromm). La chlorophylle est mesurée après filtration (filtres Whatman GF/C) par fluorimétrie (Turner 111) sur extraits acétoniques : la teneur en chl *a* et la quantité de phéopigments sont estimées par la technique de Lorenzen (1967). Les taxons du microphytoplancton sont identifiés après fixation au lugol acide selon la méthode d'Utermöhl. La capacité photosynthétique du peuplement est mesurée en plaçant en incubateur des flacons de 100 ml inoculés avec 1 ml d'une solution de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ dosée à 4 $\mu\text{Ci.ml}^{-1}$; ces flacons sont maintenus pendant 3 à 4 h à la température de surface, et soumis à une intensité lumineuse saturante (Ryther, 1956) de 15 klux (0,075 ly.mn^{-1}) fournie par des tubes fluorescents blancs.

Le mésozooplancton est capturé par des filets WP2 (ouverture : 0,25 m^2 ; maille : 200 μm) équipés de flux-mètres Tsurumi, et tractés verticalement depuis le fond jusqu'à la surface en chaque station. La biomasse (mg de poids sec. m^{-3}) est mesurée après filtration sur soie à maille de 100 μm . Le carbone et l'azote organique sont dosés par chromatographie en phase gazeuse sur auto-analyseur Hewlett-Packard 185B C-H-N.

Vingt-quatre descripteurs du milieu furent ainsi mesurés entre février 1978 et janvier 1980 (fig. 3). Ils ont été saisis simultanément au cours de 18 campagnes, et ces résultats sont rassemblés dans un tableau formé de 24 colonnes (variables ou descripteurs) et 50 lignes (observations). Une observation est définie pour une date et une station données, et consiste en un vecteur-ligne de 24 composantes ; chaque composante est égale à la moyenne des valeurs mesurées aux trois niveaux d'immersion pour l'un des descripteurs. Étant données la faible profondeur de la zone d'étude, ainsi que

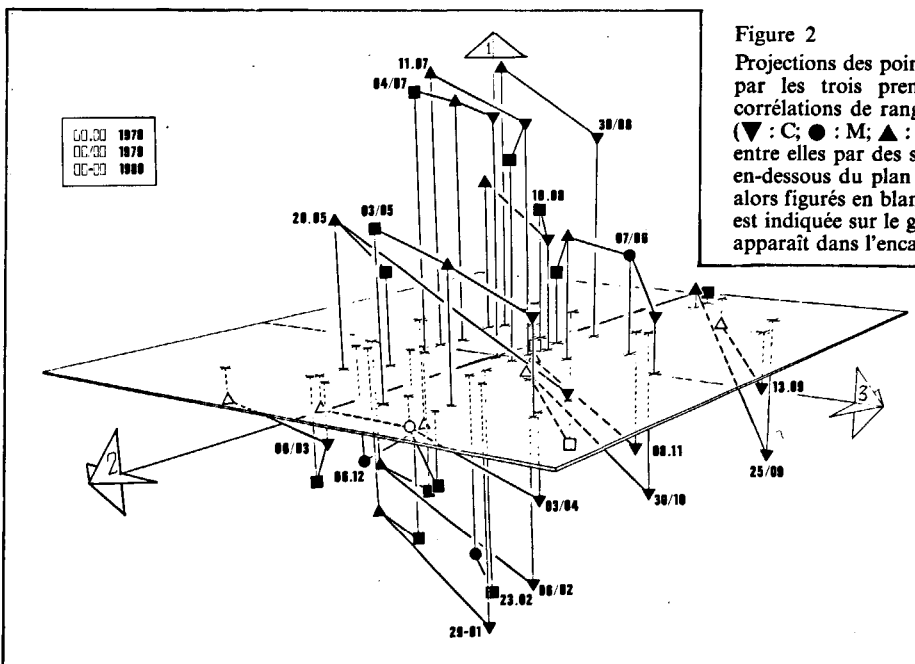


Figure 2

Projections des points-observations dans le sous-espace engendré par les trois premiers vecteurs propres de la matrice des corrélations de rangs entre descripteurs. Les différentes stations (∇ : C; \bullet : M; \blacktriangle : L; \blacksquare : HZ) d'une même campagne sont reliées entre elles par des segments continus (ou tiretés s'ils se trouvent en-dessous du plan 2-3, les symboles associés aux stations étant alors figurés en blanc). La date (jour, mois) de chaque campagne apparaît dans l'encadré.

3D plot of the observations (stations) in the subspace of the first three eigenvectors of the matrix of Spearman's rank correlations between environmental variables. The different stations (∇ : C; \bullet : M; \blacktriangle : L; \blacksquare : HZ) of the same cruise are linked by continuous lines (dotted if masked by the plane 2-3, the symbols of the stations being in that case open instead of black). The date of each cruise (day, month) is indicated on the graph, and the symbolism associated to the years of study are recalled in the inset.

l'intensité de l'hydrodynamisme, on ne retient en chaque station que les moyennes des variables suivant la verticale.

RÉSULTATS

Description synthétique de l'environnement hydrobiologique

L'évolution du milieu sera représentée géométriquement par l'analyse en composantes principales (ACP) du tableau des données : les observations sont projetées dans un sous-espace de l'espace des descripteurs (fig. 2), engendré par les premiers vecteurs propres de la matrice des similitudes inter-variables. Celles-ci sont de nature ainsi que d'échelles de mesure fort différentes, et la corrélation des rangs constitue le seul critère de liaison « intrinsèque », indépendant des changements d'échelle et de la diversité des profils des distributions marginales. Nous avons donc choisi pour forme d'inertie la matrice des corrélations de Spearman, qui présente en outre l'avantage de conduire à des configurations robustes (c'est-à-dire très peu sensibles à l'influence d'éventuelles valeurs aberrantes).

Soulignons aussi un argument essentiel en faveur du choix de l'ACP : en ajustant le nuage des observations

Tableau 1

Comparaison des pourcentages d'inertie relatifs aux trois premières valeurs propres avec les intervalles de confiance approchés obtenus après simulation de 70 analyses d'un tableau 24 x 50 de rangs permutés aléatoirement.

Comparison between percentages of the total variance explained by the first three axes and approximate confidence intervals provided by a simulation of 70 analyses performed on a 24 x 50 table of randomly permuted ranks.

Pourcentages de la trace relatifs aux 3 premières valeurs propres	Bornes entre lesquelles on ne rejette pas l'hypothèse de « bruit de fond ». Seuil de sécurité approximatif : 95%
40,9	9,3-12,2
17,7	8,6-10,4
10,1	7,7- 9,4

grandes valeurs propres extraient respectivement 40,9, 17,7 et 10,1% de la trace : le nuage est assez nettement concentré dans le sous-espace des trois premiers axes, où se trouve donc résumée la majeure partie de l'information contenue dans le tableau des données. L'analyse étant non paramétrique, la loi des valeurs propres ne dépend que des dimensions de ce tableau, et l'on peut tester le « degré de signification » des pourcentages d'inertie (mais seulement de façon

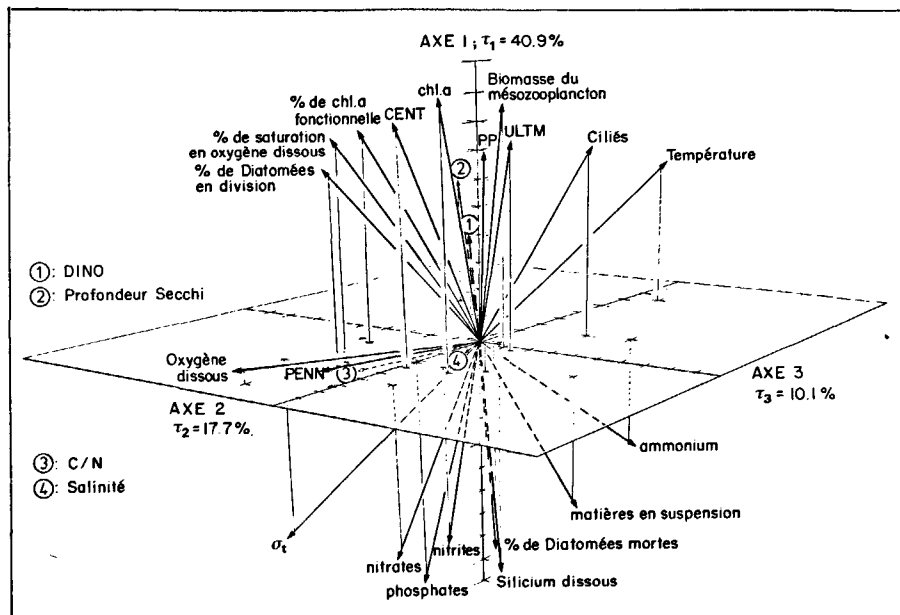


Figure 3

Configuration duale de la figure 2. Projections des vecteurs unitaires représentant les descripteurs dans le sous-espace des observations. Les règles d'interprétation de ce graphique, ainsi que de la fig. 2, sont celles de l'ACP normée. ULTM, CENT, PENN, DINO : cf. texte; PP : production primaire en incubateur; C/N : rapport C/N du mésozooplankton.

Dual configuration of Figure 2. Environmental variables are represented by the projections of unit vectors in the subspace of the observations. This graph, as the previous one, is to be read according to the rules of interpretation of PCA of correlations. ULTM, CENT, PENN, DINO: phytoplankton size- and taxonomic fractions (see text); PP: light-saturated primary production; C/N: C/N ratio of mesozooplankton.

par un sous-espace de l'espace des descripteurs, on ajuste implicitement le nuage des descripteurs par un sous-espace de l'espace des observations (fig. 3). Ces configurations duales apportent une aide précieuse à la lecture des résultats (Laurec et al., 1979); on se rappellera cependant que la figure 2 procède d'une analyse du nuage des observations par rapport à son barycentre, ce qui n'est généralement pas vérifié pour les variables (fig. 3) dont les proximités s'interprètent en termes de corrélation (Lebart et al., 1979).

Les figures 2 et 3 mettent en évidence les différentes sources responsables de la « dispersion organisée » du nuage des observations dont l'inertie totale est partitionnée suivant des directions mutuellement orthogonales. Les axes factoriels associés aux trois plus

approchée, car les hypothèses d'indépendance des descripteurs, ainsi que d'indépendance des valeurs propres, ne sont pas respectées). Le tableau 1 compare nos résultats aux intervalles de confiance tirés des tables de Lebart et Fénelon (1973), et montre que les trois premiers facteurs extraient de la dispersion du nuage une part plus forte que celle attribuable au hasard.

De ce point de vue, le premier plan factoriel fait ressortir la prépondérance de la variation temporelle : l'axe 1 correspond à l'alternance été-hiver, et l'axe 2 à l'opposition entre printemps et automne. Autrement dit, on observe une image du cycle saisonnier responsable d'environ 60% de l'inertie totale. Par conséquent, les phénomènes étudiés plus loin (évolution de la biomasse chlorophyllienne, variations du quotient

d'assimilation) le seront suivant cette échelle temporelle saisonnière.

Le troisième axe permet de distinguer entre elles les stations de chaque campagne, en particulier les stations C et L qui conservent toujours la même disposition relative. Cet ordonnancement résulte de la permanence de la distribution spatiale de quelques descripteurs physico-chimiques, qui évoluent dans le temps en maintenant un gradient dirigé de la côte vers le large : le calcul des contributions absolues (c.a.) des variables à l'axe 3 montre que quatre d'entre elles ont une c.a. > 10%, notamment les matières en suspension (c.a. = 20%) et la salinité (c.a. = 18%). La persistance du gradient provient vraisemblablement de la structure du champ de courants (fig. 1), la circulation de marée parallèle à la côte ralentissant les échanges perpendiculairement à celle-ci. Par la suite, nous ne tiendrons pas compte de cette hétérogénéité spatiale, que l'ACP ne fait apparaître que comme une source de variation mineure ($\tau_3 = 10,1\%$), et qui ne correspond qu'à de faibles différences pour les variables concernées.

Nous retiendrons principalement :

— que le pas de temps de la stratégie d'échantillonnage n'est bien adapté qu'à la saisie des phénomènes s'exerçant selon l'échelle saisonnière, qui d'ailleurs induisent une variabilité majeure en région tempérée (ce que résume Cushing en évoquant à propos du pélagos une onde de matière de forte amplitude et de basse fréquence);

— que dans ce contexte, et concernant plus spécialement le phytoplancton, la figure 3 montre que les quatre catégories impliquées dans l'analyse ne présentent pas les mêmes proximités vis-à-vis des autres descripteurs du milieu : ainsi les diatomées pennées (PENN) occupent-elles une position éloignée de celles des centrées (CENT) et de l'ultraplancton (ULTM : fraction < 5 μm , formée surtout de flagellés chlorophylliens, cryptophycées principalement). Quant à l'abondance des dinoflagellés (DINO), elle n'intègre aucun des schémas de la variabilité extraite par les trois premiers axes : la somme de leurs contributions relatives à la variable DINO n'atteint que 14%, contre une moyenne de 71% pour les 23 autres descripteurs. Ces comportements divergents confortent la partition du peuplement photoautotrophe, et plus particulièrement la définition des quatre catégories, qui reposait sur des considérations taxinomiques, dimensionnelles, et aussi sur les connaissances acquises en matière de succession floristique dans les eaux côtières de la Manche (Ryckaert *et al.*, sous presse).

Répartition de la chlorophylle *a* dans le peuplement photoautotrophe

Les résultats précédents font ressortir la singularité de chacune des quatre catégories phytoplanctoniques, eu égard aux relations qu'elles entretiennent avec les descripteurs introduits dans l'analyse. Pour préciser le rôle de chacune dans la dynamique de l'écosystème (et spécialement leurs contributions à la production primaire), il est nécessaire de les exprimer à l'aide d'une référence commune possédant une signification fonctionnelle. Ce problème sera résolu par voie numérique,

en utilisant un modèle empirique à l'aide duquel les numérations de cellules seront converties en quantité de chl *a*.

Choix du modèle

Le modèle le plus élémentaire réaliserait une simple allocation proportionnelle de la chl *a* aux quatre fractions P_i ($P_1 = \text{ULTM}$, $P_2 = \text{CENT}$, $P_3 = \text{PENN}$, $P_4 = \text{DINO}$) du peuplement :

$$\widehat{\text{CHL}}_j = \sum_{i=1}^4 A_i \cdot P_{i,j} + e_j \quad (1)$$

où $\widehat{\text{CHL}}_j$ est la quantité observée de chl *a* dans l'échantillon j ($j = 1, 2, \dots, n$), et $P_{i,j}$ représente l'effectif de la catégorie P_i dans ce même échantillon. La résolution du système (1) consiste à estimer les quatre paramètres A_i en recherchant l'optimum d'un critère

fonction des écarts résiduels e_j ($e_j = \widehat{\text{CHL}}_j - \text{CHL}_j$, où CHL_j est la chl *a* calculée). Si l'on ajuste le modèle (1) aux dosages et comptages des n échantillons, on doit admettre que la quantité de chl *a*/cellule dans chaque P_i demeure constante (égale à A_i) pendant les deux années d'étude. Cette hypothèse n'est pas réaliste. Il faut donc modifier l'équation (1), tout en la maintenant au plus faible niveau de complexité possible, étant donné d'une part le problème posé (définir un modèle empirique de la distribution de la chl *a* dans les quatre fractions), d'autre part l'information dont on dispose pour y répondre (numérations de cellules, dosages de chl). Nous choisirons donc de transformer l'effectif de chaque P_i en chl *a* à l'aide d'une fonction monotone non linéaire : la fonction puissance réalise de ce point de vue le compromis *ad hoc* entre flexibilité et simplicité. D'où le modèle :

$$\widehat{\text{CHL}}_j = \sum_{i=1}^4 A_{2i-1} \cdot P_{i,j}^{A_{2i}} + e_j \quad (2)$$

La comparaison du système d'équations (2) au système (1) montre que l'introduction de la variabilité de la teneur en chl *a*/cellule s'obtient au prix d'un doublement du nombre des paramètres à optimiser. Le bénéfice de cette complication est une réduction sensible de l'écart quadratique résiduel total quand on passe du modèle linéaire ($\sum_j e_j^2 = \text{SCE1} = 218,62$) au modèle non linéaire

$$(\sum_j e_j^2 = \text{SCE2} = 52,43), \text{ avec } j = 1, 2, \dots, \text{NOBS et}$$

NOBS = 93. Si l'on admet l'indépendance et la normalité des résidus, la comparaison de la statistique :

$$\frac{[(\text{SCE1} - \text{SCE2})/\text{SCE2}]}{(\text{NOBS} - \text{NPARAM2})/\text{NPARAM1}} = 67,35$$

à la distribution de F ($\nu_1 = 4$, $\nu_2 = 85$) montre, malgré l'inexactitude du test appliqué hors du contexte linéaire, que la probabilité critique ($pc \approx 10^{-25}$) est largement inférieure au seuil de confiance usuel à 5%. Nous rejetterons donc l'hypothèse nulle (H_0 : égalité des variances résiduelles), et nous retiendrons le modèle (2).

Ajustement

La résolution de ce système non linéaire consiste en la recherche des valeurs numériques des 8 composantes du vecteur **A** des paramètres. Nous choisissons comme critère d'optimalité le classique critère des moindres carrés : la meilleure estimation de **A** est celle qui réalise le minimum de la somme $S(\mathbf{A}) = \sum_j e_j^2$ sous les contraintes

$A_{2i-1} > 0$. Dans l'expression de $S(\mathbf{A})$, les écarts e_j ne sont pas pondérés par le carré de l'inverse de la valeur prédite CHL_j car on suppose que la variance résiduelle est constante. La représentation graphique des résidus (fig. 4c) permet de vérifier *a posteriori* (Draper, Smith, 1966, chapitre 3; Smith, 1979, chapitre 5).

Pour rechercher le minimum de la fonction-objectif $S(\mathbf{A})$, nous avons utilisé une technique séquentielle d'exploration directe, qui progresse vers l'optimum en évaluant les valeurs prises par $S(\mathbf{A})$ aux 9 sommets du simplexe construit dans l'espace des 8 paramètres (Nelder, Mead, 1965). D'une programmation particulièrement aisée, spécialement pour le traitement des contraintes (Box, 1965), cette technique demeure concurrentielle vis-à-vis de méthodes plus sophistiquées (du premier ou du second ordre) tant que le nombre de paramètres à optimiser est inférieur à 10 (tab. 3 in Box, 1966).

Résultats

Chaque symbole de la figure 4a indique la quantité moyenne de chl *a* ($mg \cdot m^{-3}$) observée en une station, et estimée d'après les mesures réalisées aux trois niveaux d'immersion. A la figure 4b apparaissent les valeurs CHL_j fournies par la résolution du système (2). La figure 4c illustre la bonne qualité de l'ajustement : il n'apparaît pas de tendance dans les résidus, et l'on vérifie que l'hypothèse d'une variance résiduelle stable est raisonnable.

Les contributions aux biomasses calculées CHL_j des catégories ULTM, CENT, PENN et DINO sont présentées à la figure 4d. Si l'on ne considère que les proportions moyennes calculées sur les deux ans d'étude, l'essentiel de la chl *a* se distribue pour plus des 3/4 dans les diatomées centriques, et pour environ 1/6 dans l'ultraplancton (tab. 2). De ce point de vue général, les influences des diatomées pennées et des dinoflagellés semblent négligeables. Ce résultat est à rapprocher de la tendance qui se dégage de la comparaison entre effectifs moyens : pour ULTM, CENT, PENN et DINO pris dans cet ordre, l'abondance chute d'une puissance de 10 quand on passe d'une catégorie à la suivante (tab. 2).

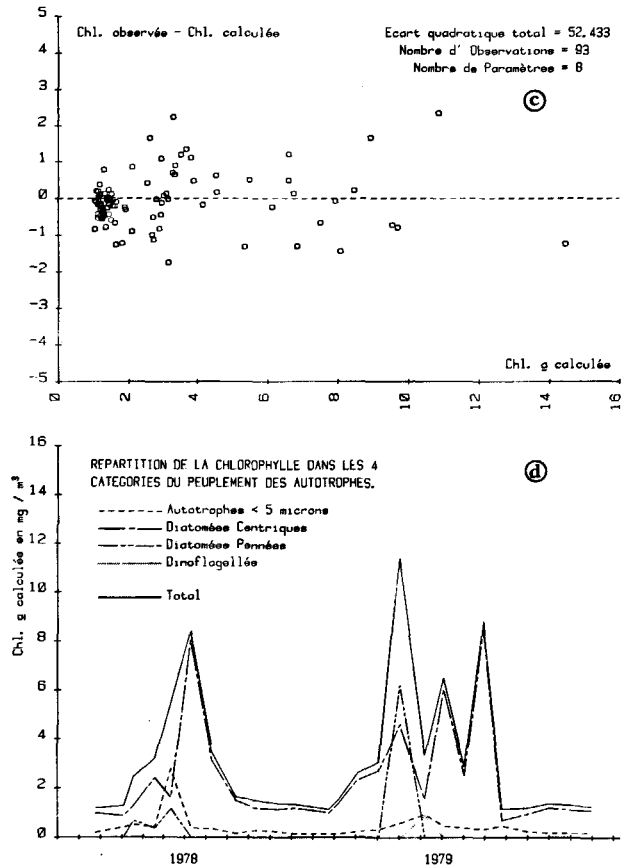
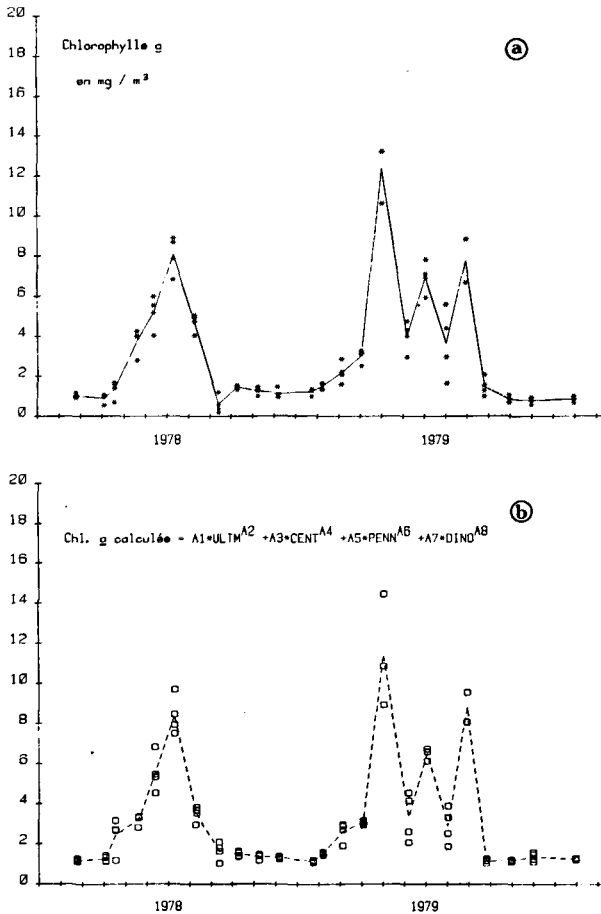


Figure 4

(a) évolution de la biomasse chlorophyllienne phytoplanctonique; chaque point représente la biomasse mesurée en une station, et les segments continus joignent entre elles les valeurs moyennes estimées pour les campagnes successives; (b) résultat de l'ajustement du modèle (2) aux données précédentes; (c) représentation des écarts à l'ajustement; (d) contributions à la biomasse chlorophyllienne des quatre catégories autotrophes. (a), (b) et (d) : temps exprimé en mois sur l'échelle des abscisses.

(a) seasonal variation of the chl *a* of the phytoplankton biomass; each point indicates the values observed on one station, and the mean values estimated for successive cruises are linked by continuous lines; (b) result of the fit of the model (2) to the previous data set; (c) plot of residuals; (d) expected contributions to the total chlorophyll of the four autotrophic fractions. (a), (b) and (d): time scale in months.

Tableau 2

Résultats de la résolution du système d'équations non linéaires (2). Les valeurs moyennes indiquées dans ce tableau sont calculées sur l'ensemble de la période d'étude (février 1978-janvier 1980). C.V. : coefficient de variation.

Results of the fit of the model (2) to the data set. The mean values indicated in the table are computed for the whole period of study (February 1978-January 1980). C.V.: coefficient of variation.

		Catégories			
		ULTM	CENT	PENN	DINO
Contribution (%) à la biomasse chlorophyllienne	moyenne	16,9%	78,1%	4,1%	< 1%
	écart-type	12,0%	18,1%	12,0%	5,9%
Effectif observé : nombre de cellules par centimètre cube	moyenne	2228	319	39	4
	variance	$3,8 \cdot 10^7$	$4,5 \cdot 10^5$	1800	23
	C.V.	280%	210%	110%	120%
Contenu chlorophyllien individuel calculé (pg chl.a/cellule)	moyenne	0,408	26,470	1,836	1150
	écart-type	0,150	15,803	6,456	7800

Autour de cette tendance existent cependant de fortes variations intermensuelles : les pennées renferment par exemple 53% de la chl *a* du peuplement le 3 mai 1979 (jusqu'à 65% à la station C). De ce point de vue, la figure 4d montre que les variations saisonnières de la richesse du milieu en chl *a* sont principalement dues aux fluctuations d'abondance des diatomées. En effet, la part qui revient à l'ultraplankton se maintient sans grands écarts autour d'un niveau moyen de 0,438 µg chl *a*.l⁻¹ (variance = 0,304), avec toutefois une exception notable : le 13 juin 1978, lors du développement d'abondantes colonies de *Phaeocystis poucheti*, ULTM représente 2,78 µg chl *a*.l⁻¹. Il demeure néanmoins que les maxima saisonniers de chl *a* sont dus aux floraisons printanières et estivales des populations de diatomées, le pic d'abondance des pennées précédant celui des centriques. Cette succession, très nette en 1979, avait été révélée précédemment par l'analyse multivariée (fig. 2 et 3). Enfin, la participation des dinoflagellés à l'évolution de la biomasse chlorophyllienne n'est jamais importante. Ce dernier caractère distingue la zone côtière étudiée des régions du large de la Manche occidentale et de la Mer du Nord, où la stabilisation de la colonne d'eau permet aux péridiniens de dominer le cortège floristique estival (Maddock *et al.*, 1981; Horwood *et al.*, 1982).

La résolution du système (2) permet non seulement de quantifier les contributions des quatre catégories autotrophes à la biomasse, mais fournit aussi pour chacune une estimation du contenu cellulaire en chl *a*. Le modèle empirique utilisé est non linéaire, et cette teneur varie formellement avec l'effectif de la catégorie : on peut donc lui adjoindre une estimation de variance. Pour apprécier la qualité de ces résultats, présentés au tableau 2, on peut avoir recours à deux procédures distinctes. La première est d'ordre technique, et consiste à évaluer la précision des composantes du vecteur \hat{A} des estimateurs. Nous avons utilisé à cette fin la technique du jackknife (*cf.* Miller, 1974) qui permet d'associer à chaque estimateur une estimation de sa variance (dite de Quenouille-Tukey). Pour calculer celle-ci, nous avons appliqué la méthode sous sa forme la plus usuelle, c'est-à-dire en calculant une pseudo-valeur pour chacune des 93 observations. On peut alors quantifier le degré de détermination individuel des composantes de \hat{A} en attribuant à chacune un coefficient de variation au numérateur duquel apparaît l'écart-type de

Quenouille-Tukey. On montre ainsi que les paramètres du modèle (2) sont plutôt bien déterminés (0,7% < C.V. < 10%), à l'exception du coefficient multiplicatif A_7 de la catégorie DINO (C.V. (\hat{A}_7) = 15%). Le contenu pigmentaire calculé pour les dinoflagellés doit donc être considéré avec réserve; la moindre qualité de l'estimation provient de la relative rareté de cette catégorie (tab. 2 et 3). En contrepartie, son faible effectif entraîne que l'erreur commise sur l'évaluation de la biomasse chlorophyllienne des dinoflagellés n'a pas de conséquence appréciable sur les résultats relatifs aux autres fractions, notamment ULTM et CENT. Les estimations des paramètres A_i associés à ces deux catégories valent respectivement : $A_1 = 4,78 \cdot 10^{-3}$; $A_2 = 0,623$; $A_3 = 0,228$; $A_4 = 0,457$, pour \widehat{CHL} en µg.l⁻¹, et les abondances P_{ij} en nombre de cellules par cm³.

La bonne précision des estimateurs $\hat{A}_1, \dots, \hat{A}_6$ et \hat{A}_8 étant admise, on peut confronter les valeurs du tableau 2 aux résultats obtenus ailleurs par d'autres méthodes. Cette comparaison nécessite le recensement des espèces dominantes, dont les effectifs moyens (pendant la période février 1978-janvier 1980) sont donnés par le tableau 3. On constate que les genres *Rhizosolenia*, *Chaetoceros* et *Thalassiosira* regroupent la majorité des diatomées centriques. Les pennées appartiennent surtout aux genres *Thalassionema* et *Nitzschia*. On ne dispose que d'assez peu d'information sur la teneur en chl *a* de la plupart des espèces du tableau 3 (à l'exception de *S. costatum*); le plus souvent ne sont publiés que des volumes cellulaires, ou les principales dimensions linéaires. Quelques-unes de ces valeurs, obtenues pour des populations naturelles de régions tempérées, sont rassemblées dans les trois dernières colonnes du tableau. Dans la mesure où ces résultats sont extrapolables au peuplement que nous étudions, on constate la présence d'algues relativement plus volumineuses chez les diatomées centriques (*Rhizosolenia*, *Thalassiosira*) que chez les pennées. Si l'on adopte en première analyse l'hypothèse simplificatrice selon laquelle les plus grosses cellules sont aussi les plus riches en chl *a*, on explique ainsi la différence entre les contenus individuels moyens calculés des catégories CENT et PENN (tab. 2). De plus, ces estimations (respectivement 26 et 2 pg chl *a*/cellule) appartiennent à la gamme des valeurs communément admises.

Tableau 3

Principales espèces des trois taxons CENT, PENN et DINO du peuplement étudié. Colonnes 1 et 2 : abondances moyennes (avec écart-type) calculées pour la période février 1978-janvier 1980. Colonnes 3 et 4 : distributions temporelles observées à Penly pendant cette même période. Les valeurs inscrites dans les colonnes 5, 6 et 7 (volumes, contenus chlorophylliens) sont dues à divers auteurs : ⁽¹⁾ Van Valkenburg *et al.*, 1978, baie de Chesapeake; ⁽²⁾ Smith, 1980; ⁽³⁾ Lehman, 1981, bassin de Bedford; ⁽⁴⁾ Jensen et Sakshaug, 1973, Fjord de Trondheim; ⁽⁵⁾ Taguchi, 1976, cultures. Les mesures de Kim (6^e colonne) décrivent des algues de la côte méditerranéenne (Golfe de Marseille). L'amplitude des variations du contenu chlorophyllien de *S. costatum* est déduite des résultats de nombreux travaux.

*Some characteristics of the main species of the phytoplanktonic community off Penly. First two columns: mean numbers of cells.l⁻¹ (with standard deviation) computed for the whole period under study (February 1978-January 1980). 3rd and 4th columns: seasonal distributions of abundance during the same period. The values indicated in columns 5, 6 and 7 (volumes, chlorophyll contents) are from several authors: ⁽¹⁾ Van Valkenburg *et al.*, 1978, Chesapeake Bay; ⁽²⁾ Smith, 1980; ⁽³⁾ Lehman, 1981, Bedford Basin; ⁽⁴⁾ Jensen and Sakshaug, 1973, Trondheimsfjord; ⁽⁵⁾ Taguchi, 1976, axenic cultures. Kim's data (6th column) are referred to Mediterranean cells (Gulf of Marseille). Range indicated for the chl a content of *S. costatum* from numerous sources.*

Espèce ou groupe d'espèces	Effectif moyen (nombre de cellules par litre)	Écart-type	Présence	Période d'abondance maximale	Volume cellulaire (µm ³)	Volume plasmique (µm ³) d'après Kim (1980)	Contenu chlorophyllien (pg chl.a/cellule)
<i>Rhizosolenia delicatula</i>	113 200	474 000	toute l'année	juillet		5 300	
<i>Chaetoceros socialis</i>	98 420	573 600	janvier à novembre	mars à août	28 ⁽¹⁾	450	1,8-2,8 ⁽⁴⁾
<i>Rhizosolenia faeorensis</i> + <i>R. fragilissima</i>	20 660	81 710	janvier à septembre	mai à août	<i>R. fra.</i> 5 840 ⁽¹⁾	<i>R. fra.</i> 5 700	
<i>Thalassiosira decipiens</i> + <i>T. levanderi</i> + <i>T. subtilis</i>	20 300	40 610	toute l'année	mars à août	<i>T. dec.</i> 1 088 ⁽³⁾	<i>T. dec.</i> 4 500	
<i>Rhizosolenia shrubsolei</i> + <i>R. styliiformis</i>	19 180	59 470	février à décembre	août		<i>R. sty.</i> 171 000	
<i>Coscinosira polychorda</i> + <i>Thalassiosira condensata</i> + <i>T. gravida</i>	16 920	67 690	toute l'année	mars à juillet	<i>T. gra.</i> 1 237 ⁽¹⁾	<i>T. con.</i> 6 300	<i>T. gra.</i> 10-25 ⁽⁴⁾
<i>Rhizosolenia stolterfothii</i>	14 430	42 580	mai à décembre	août		13 100	
<i>Thalassiosira nordenskioldii</i>	14 190	67 090	janvier à juillet et novembre	mars à mai	650 ⁽³⁾		71 ⁽⁵⁾
<i>Thalassiosira rotula</i>	13 040	29 170	toute l'année	février à juillet	<i>T. rot.</i> 3 580 ⁽²⁾		
<i>Paralia sulcata</i>	10 700	13 790	toute l'année	septembre à décembre			
<i>Skeletonema costatum</i>	9 726	17 010	toute l'année	février à juillet	628 ⁽¹⁾ ; 312 ⁽²⁾ ; 245 ⁽³⁾	310	0,3-14
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	15 220	28 970	toute l'année	mars à mai	2 262 ⁽¹⁾	530	1,2 ⁽⁴⁾
<i>Nitzschia « delicatissima »</i> + <i>N. seriata</i>	6 425	22 630	toute l'année	mai à juillet	<i>N. del.</i> 48 ⁽³⁾	<i>N. del.</i> 310 <i>N. ser.</i> 2 100	
<i>Asterionella japonica</i>	5 797	20 150	février à décembre	février à mai		1 070	
<i>Nitzschia closterium</i>	5 281	4 857	toute l'année	avril à octobre	760 ⁽¹⁾	60	
Cellules en chaîne : <i>Fragilaria</i> + <i>Plagiogramma</i> + <i>Navicula pelagica</i>	3 324	4 925	toute l'année	hiver et printemps			
Dinoflagellés indéterminés + <i>Heterocapsa triquetra</i>	1 340	1 028	toute l'année	avril à juillet			<i>H. tri.</i> 170 ⁽⁴⁾
<i>Gymnodinium</i> sp. + <i>G. lohmani</i>	1 354	2 838	toute l'année	avril à juillet	<i>G. spp.</i> 23 113 ⁽¹⁾		

Pour l'ultraplancton (ULTM), on ne dispose que d'une base de comparaison beaucoup plus restreinte. En effet, les travaux s'appuyant sur le fractionnement dimensionnel du phytoplancton individualisent généralement le nanoplancton (limite supérieure : 10 à 22 µm ou plus suivant les auteurs; Harris, 1978, p. 118). Nous obtenons pour la fraction ULTM des concentrations pigmentaires distribuées symétriquement entre 0,082 et 0,802 pg chl a/cellule. Ces résultats sont compatibles avec ceux de Van Valkenburg et Flemer (1974, baie de Chesapeake) : teneurs moyennes de 0,35 à 1,20 pg chl a/cellule (valeurs extrêmes de 0,06 et 3,93) pour le phytoplancton traversant un filtre à pores de 10 µm.

Autour de ces valeurs centrales existe dans chaque catégorie une variation saisonnière. Au tableau 4 sont présentés quelques caractères du peuplement pendant les phases de son développement intense. La comparai-

son des tableaux 2 et 4 montre que la teneur en chl a/cellule augmente en même temps que l'effectif chez les diatomées pennées : ainsi, le 13 juin 1978, elles sont essentiellement représentées par *Nitzschia « delicatissima »* et *N. seriata*, qui contiennent environ 8 pg chl a/cellule. De même l'année suivante, le début de la floraison est dominé par *Thalassionema nitzschioides* (33 pg chl a/cellule). La suite de la floraison est assurée par les centriques; chez celles-ci au contraire, la concentration cellulaire en chl a est la plus faible quand l'abondance des populations est maximale.

L'explication de ces variations du contenu pigmentaire individuel réside pour une part dans le fait qu'à l'intérieur des catégories plurispécifiques CENT et PENN se succèdent des populations différentes. Mais ce n'est sans doute pas la seule cause, car le tableau 3 montre que la plupart des algues dominantes sont

Tableau 4

Caractéristiques du peuplement pendant les phases printanières et estivales de son développement maximal.
Some characteristics of the community during the spring and summer phases of its maximal development.

Date	13.06.78		11.07.78	03.05.79	04.07.79	30.08.79
Stations	C, M, L, HZ		C, M, L, HZ	C, M, L	C, M, L, HZ	M, L
Catégorie responsable du bloom chlorophyllien	PENN	ULTM	CENT	PENN	CENT	CENT
Nombre de cellules par litre	1,17.10 ⁵	2,8.10 ⁷	2,47.10 ⁶	1,86.10 ⁵	1,32.10 ⁶	2,77.10 ⁶
% de la biomasse chlorophyllienne du peuplement	18,8%	50,5%	95,3%	52,5%	92,9%	96,1%
Chl.a/cellule	8,17 pg	0,10 pg	3,34 pg	32,64 pg	4,62 pg	3,12 pg
Espèces dominantes dans la catégorie et effectif (nombre de cellules par litre)	<i>Nitzschia « delicatissima »</i> + <i>N. seriata</i> (1,09.10 ⁵)	<i>Phaeocystis poucheti</i>	<i>Rhizosolenia delicatula</i> (2,27.10 ⁶) <i>Cerataulina pelagica</i> (5,87.10 ⁴) <i>Eucampia zodiacus</i> (4,54.10 ⁴)	<i>Thalassiosira nitzschoïdes</i> (1,50.10 ⁵) <i>Fragilaria</i> + <i>Plagiogramma</i> + <i>Navicula pelagica</i> (1,22.10 ⁴) <i>Nitzschia « delicatissima »</i> + <i>N. seriata</i> (8,5.10 ³)	<i>Rhizosolenia faeorensis</i> + <i>R. fragilissima</i> (3,82.10 ⁵) <i>R. delicatula</i> (3,17.10 ⁵) <i>Coscinosira polychorda</i> + <i>Thalassiosira condensata</i> + <i>T. gravida</i> (3,28.10 ⁵) <i>T. decipiens</i> + <i>T. levanderi</i> + <i>T. subtilis</i> (1,21.10 ⁵) <i>Skeletonema costatum</i> (5,84.10 ⁴)	<i>Chaetoceros socialis</i> (2,30.10 ⁶) <i>Rhizosolenia shrubsolei</i> + <i>R. styliformis</i> (2,71.10 ⁵) <i>R. delicatula</i> (9,40.10 ⁴) <i>R. stolterfothii</i> (9,40.10 ⁴)

présentes toute l'année. On doit donc aussi invoquer l'adaptation de leur composition cytoplasmique aux variations des facteurs abiotiques. En ce sens, si l'on adopte l'hypothèse de Jensen et Sakshaug (1973, p. 152), les conditions de milieu en fin d'hiver et début de printemps favorisent l'élévation de la teneur en chl a/cellule : ainsi devant Penly, la floraison des pennées se produit dans un environnement où les éléments nutritifs sont abondants (15 à 30 µatg N-NO₃. 1⁻¹, 10 à 15 µatg Si.1⁻¹ par exemple), et la température inférieure à 10°C. Leur contenu chlorophyllien est alors supérieur à la moyenne annuelle. A l'inverse, la période d'abondance des centriques se situe en juillet-août, en conditions d'éclairement maximal, dans un milieu appauvri en sels nutritifs (0,28 à 4,36 µatg N-NO₃.1⁻¹, 0,033 à 0,150 µatg N-NO₂.1⁻¹, 0,17 à 0,80 µatg P-PO₄.1⁻¹, Si < 2 µatg.1⁻¹), et à des températures de l'ordre de 15 à 17°C. D'où une réduction de la quantité de chl a/cellule. Rappelons à cet égard qu'une illustration très claire des situations respectives des variables CENT et PENN par rapport aux descripteurs de l'environnement a été donnée par la figure 3.

Les résultats qui viennent d'être exposés procèdent d'un modèle empirique, et non d'un modèle explicatif. Par conséquent, la simplicité formelle (et conceptuelle) du système (2) ne permet ni de hiérarchiser, ni même d'identifier les causes majeures des variations observées. Au mieux peut-on formuler quelques hypothèses parmi les plus plausibles : celles que nous avons proposées sont en accord avec les conclusions de la plupart des nombreux travaux consacrés au déterminisme de la variabilité du contenu pigmentaire des cellules phytoplanctoniques. Cependant, l'intérêt de la technique numérique que nous avons choisie ne se situe pas uniquement au niveau descriptif. La bonne précision

des résultats permet d'utiliser les contributions à la biomasse chlorophyllienne dans le calcul de la productivité de chaque catégorie du peuplement.

Estimation de l'indice de productivité

Sur plus de la moitié des échantillons recueillis ont été réalisées des mesures de production primaire en incubateur, et en conditions de lumière saturante. Il s'agit d'une production potentielle (celle que l'on observerait en l'absence de limitation par la disponibilité en énergie lumineuse) qui renseigne sur la capacité

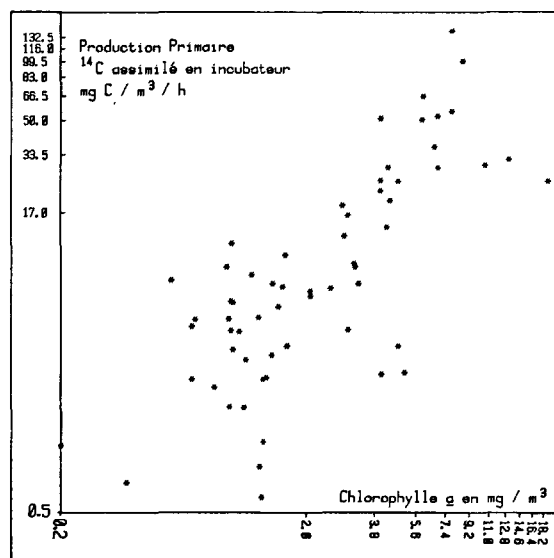


Figure 5
Représentation en coordonnées logarithmiques de la relation entre capacité photosynthétique et biomasse chlorophyllienne du peuplement.
Log-Log plot of the relation between photosynthetic capacity and total chl a of the phytoplankton community.

photosynthétique du peuplement. Nous nous proposons d'examiner les principaux facteurs responsables des variations de basse fréquence de cette production.

Relation production potentielle-chl *a*

La forme du nuage des 62 points expérimentaux (fig. 5) suggère une relation linéaire entre le log de la production potentielle et le log de la biomasse chlorophyllienne. De fait, un modèle linéaire prédictif ajusté à ces variables transformées « explique » (au sens statistique) 57% de la variance du log de la production considérée comme variable réponse. On retrouve là un résultat classique (cf. Cadée, Hegeman, 1979, p. 229), à savoir que le profil de la variation saisonnière de la production à saturation est très semblable à celui de la quantité de chl *a* présente dans le milieu. Ceci concorde avec l'hypothèse de Falkowski (1981) : si l'on suppose constant le temps moyen de renouvellement photochimique des unités photosynthétiques, le maximum de production est alors simplement proportionnel à la chlorophylle. Cependant, la forte dispersion résiduelle des points de la figure 5 autour de la tendance linéaire incite à élaborer un modèle intégrant d'autres facteurs que la biomasse totale.

Modèle semi-empirique des variations saisonnières de la production potentielle

La construction d'un tel modèle repose sur un corps d'hypothèses nécessairement simplificatrices. Au surplus, notre protocole expérimental limite le nombre des variables explicatives. Nous nous appuyerons donc sur les trois suppositions suivantes :

- on peut négliger les phénomènes de couplage entre production et consommation dans les flacons d'incubation ;
- il n'y a pas de limitation par les éléments nutritifs ;
- l'intensité lumineuse qui règne dans l'incubateur est toujours saturante, sans qu'il y ait photoinhibition : la production mesurée est supposée correspondre à la production maximale.

Sous ces conditions, nous retiendrons deux facteurs explicatifs. Le premier est la biomasse chlorophyllienne, étant donnée la relation entre celle-ci et la production potentielle (fig. 3 et 5). Pour évaluer les contributions à cette production des quatre catégories (ULTM, CENT, PENN et DINO), nous n'emploierons pas les dosages de la chl *a* totale, mais nous introduirons dans le modèle les biomasses qui ont été calculées pour chaque catégorie P_i par résolution du système (2). L'un des intérêts est de maintenir une frontière dimensionnelle (5 μ m) dans l'analyse, compte tenu de l'évolution d'un certain nombre de propriétés avec la dimension des cellules (Malone, 1981). De plus, on conserve l'individualité d'unités taxinomiques (diatomées d'une part, dinoflagellés de l'autre), distinction justifiée si l'on se réfère à Mandelli *et al.* (1970, fig. 8, p. 157), mais qui n'est peut-être pas nécessaire d'après les récents résultats de Taguchi (1981).

Le second facteur explicatif que nous ferons intervenir est la température du milieu. Son effet sur le quotient d'assimilation P_{max} (production maximale par unité de chl *a*) a été largement mis en évidence dans une variété

de milieux côtiers (Williams, Murdoch, 1966; Mandelli *et al.*, 1970; Eppley, 1972; Takahashi *et al.*, 1973; Platt, Jassby, 1976). L'emploi de techniques de partition de la variance expliquée par un modèle multilinéaire a permis de démontrer qu'en milieu tempéré la température est en fait le facteur prépondérant parmi ceux qui influencent les variations de P_{max} (Harrison, Platt, 1980; Hobson, 1981). A l'instar de plusieurs auteurs (Durbin *et al.*, 1975; Colijn, Van Buurt, 1975; Malone, 1977; 1982; Malone, Neale, 1981), nous exprimerons l'effet de la température à l'aide d'une formulation analytique de type exponentiel. D'où le modèle :

$$\widehat{PPP}_j = \left(\sum_{i=1}^4 B_i \cdot \text{CHL}(P_{i,j}) \right) \exp(B_5 \cdot \text{TEMP}_j) + e_j \quad (3)$$

où $\text{CHL}(P_{i,j})$ représente la biomasse chlorophyllienne calculée de la catégorie P_i dans l'échantillon j , et \widehat{PPP}_j la production primaire potentielle mesurée correspondante, l'incubation étant réalisée à la température TEMP_j ; e_j est l'écart résiduel ($e_j = \widehat{PPP}_j - \text{PPP}_j$, où PPP_j est la production calculée).

Ajustement

Le critère d'optimalité est le minimum de $S(\mathbf{B}) = \sum_j e_j^2$

(sous les contraintes $B_i > 0$ pour $i = 1, \dots, 5$), recherché à l'aide de la même technique que celle appliquée à la résolution du système (2). L'examen des résidus (fig. 6c) pourrait cependant inciter à préférer le critère

$S'(\mathbf{B}) = \sum_j (\widehat{PPP}_j / \text{PPP}_j - 1)^2$. Pour le vérifier, nous avons

aussi effectué cet ajustement, mais nous ne l'avons pas retenu car il entraîne un écrasement de la variance résiduelle quand la valeur prédite PPP_j augmente. Signalons enfin que nous avons éliminé 6 mesures de production (station C du 20.05.78; stations C et L du 11.07.78; stations C, L et HZ du 10.08.78) parmi les 62 présentées à la figure 5, car leurs valeurs ne pouvaient pas être reproduites correctement par le modèle (3). Les résultats ne concernent que les 56 observations restantes.

Résultats

La comparaison des figures 6a, 6b et 6c montre que le modèle (3) reproduit fidèlement les variations saisonnières de la production potentielle. Suivant cette échelle d'observation, la figure 6d met en évidence la prépondérance des contributions de deux catégories à la capacité photosynthétique du peuplement : les 2/3 de la production potentielle sont assurés par les diatomées centriques, et près de 1/3 par l'ultraplancton. Le tableau 5 montre que les influences des pennées et des dinoflagellés apparaissent négligeables.

Le modèle employé n'est pas conçu pour apprécier le pourcentage de la variance des \widehat{PPP}_j attribuable à l'effet de la température. Le choix de la formulation analytique introduite *a priori* dans l'équation (3) fait implicitement référence à la loi d'Arrhenius, selon laquelle les fluctuations saisonnières de la température induiraient pour l'essentiel une modification de l'activité des

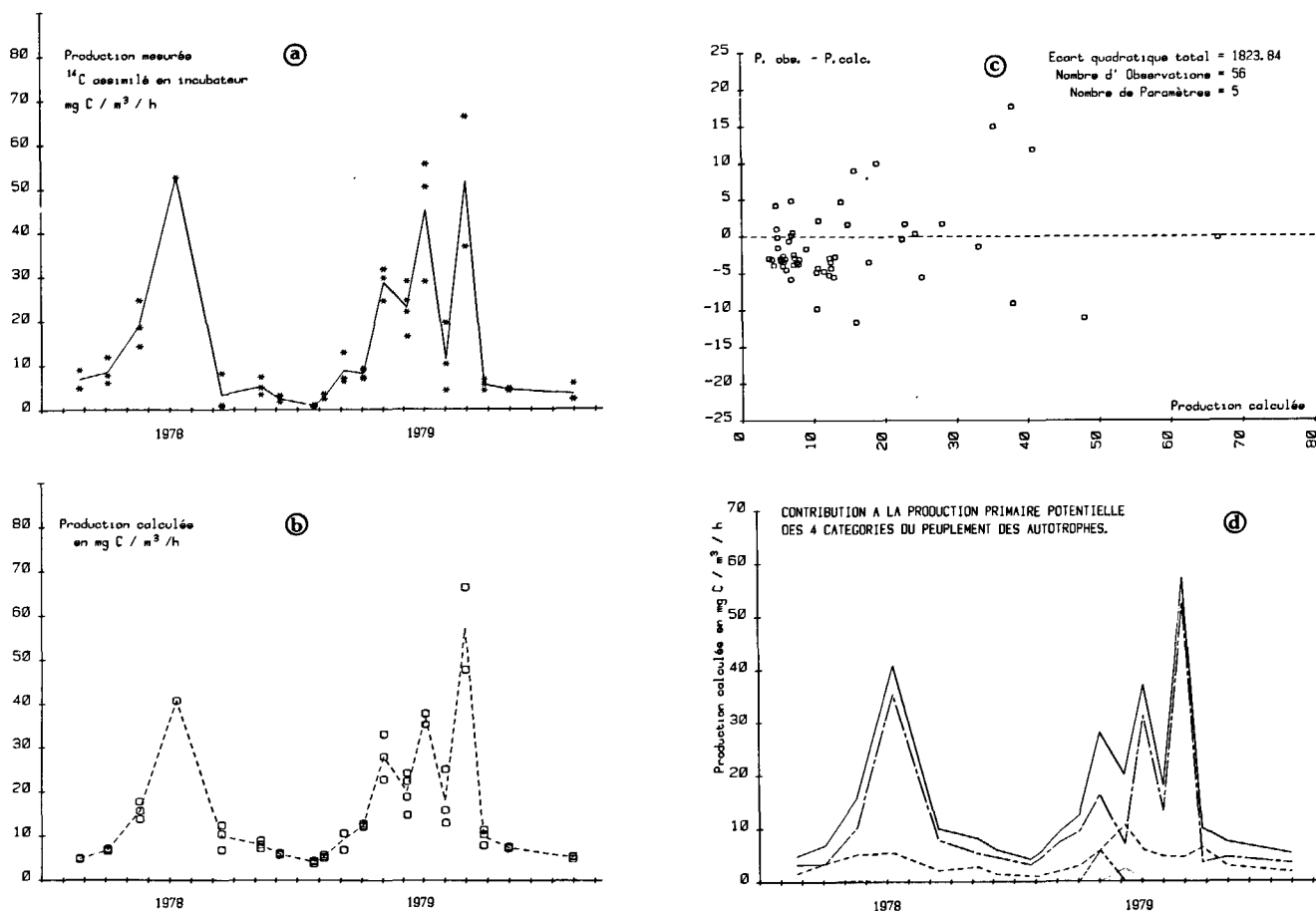


Figure 6

(a) variation saisonnière des mesures de production potentielle utilisées dans la résolution du système d'équations (3) (cf. texte); (b) résultat de l'ajustement de ce modèle; (c) tracé des écarts à l'ajustement; (d) production potentielle calculée pour chacune des quatre catégories du peuplement (mêmes symboles que sur la figure 4 d). a), b) et d) : échelle des temps en mois.

(a) seasonal variation of the observed potential production; the six outliers are not indicated on the graphs (see text); (b) result of the fit of the model (3); (c) plot of residuals; (d) expected contributions to the potential primary production of the four fractions of the phytoplankton community (same symbols as Fig. 4 d). a), b) and d) : time scale in months.

enzymes impliquées dans la fixation du carbone. De ce point de vue, l'estimation du paramètre B_5 ($4,41 \cdot 10^{-2}$ pour TEMP exprimée en $^{\circ}\text{C}$) permet de conclure que cette variable externe agit sur l'ensemble du peuplement suivant une loi de $Q_{10} \approx 1,55$.

Estimation de l'indice de productivité de chaque fraction : la résolution du système (2) réalise une allocation de la biomasse chlorophyllienne ($\text{mg chl } a \cdot \text{m}^{-3}$) aux différentes catégories du peuplement (ULTM, CENT, PENN et DINO). D'autre part, la production ($\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$) de chacune est calculée par le modèle (3). On peut donc en déduire les quotients

d'assimilation P_{max} (exprimés en $\text{mg C} (\text{mg chl } a \cdot \text{h})^{-1}$) des différentes fractions. Les valeurs moyennes calculées pour les deux années d'étude apparaissent au tableau 5. Suivant cette échelle temporelle, on observe que le P_{max} de l'ultraplancton est plus de deux fois supérieur à ceux des trois autres catégories. Ceci confirme la tendance mise en évidence par Malone (1977), qui a montré que le quotient d'assimilation du nanoplancton est plus élevé que celui du microplancton. Plus généralement, ces résultats accèdent l'idée de l'existence d'une relation (éventuellement de type allométrique) entre productivité et dimension des cellules.

Tableau 5

Résultats de la résolution du système d'équations non linéaires (3). Valeurs moyennes de la contribution à la production potentielle et du quotient d'assimilation, calculées sur les 2 années d'étude pour chaque catégorie du peuplement phytoplanktonique.

Results of the fit of the model (3) to the data set. Expected mean values (over the two years of study) of the contribution (as percentage) to light-saturated primary production and of the assimilation number P_{max} , computed, for each fraction of the phytoplanktonic community.

		Catégories			
		ULTM	CENT	PENN	DINO
Contribution (%) à la production primaire potentielle	moyenne	30,6	67,5	1,2	0,7
	écart-type	14,7	16,0	4,9	4,0
Indice de productivité P_{max} $\text{mg C} (\text{mg chl } a \cdot \text{h})^{-1}$	moyenne	10,5	4,2	1,3	2,6
	écart-type	2,1	0,9	0,3	0,5

DISCUSSION

Étant données d'une part la nature empirique du modèle (2), et d'autre part la bonne concordance entre biomasses observées et calculées, la discussion ne concernera que le modèle (3).

Validité des hypothèses

● La définition du système d'équations (3) procède de plusieurs approximations, la principale étant celle qui suppose que les productions mesurées \widehat{PPP}_j sont toujours des productions maximales, c'est-à-dire que l'éclairement constant qui règne dans l'incubateur (15 klux) est saturant pour tous les échantillons, quelles que soient la profondeur et la date auxquelles ils sont collectés. Cette hypothèse doit être discutée de ces deux points de vue. En premier lieu, compte tenu de la décroissance de l'éclairement quand on s'enfonce dans la couche photique, on pourrait considérer que le passage à 15 klux n'a pas les mêmes conséquences physiologiques suivant le niveau d'immersion auquel sont recueillis les prélèvements. Cependant, il a été montré que lorsqu'en milieu brassé le mélange vertical est intense, les fluctuations de la lumière ambiante se produisent à un rythme trop élevé pour que le phytoplancton ait le temps de s'ajuster à chacune des nouvelles conditions qu'il rencontre : les cellules sont alors adaptées à l'éclairement moyen qui règne dans la couche mélangée (Savidge, 1979; Falkowski, 1981; Falkowski, Wirick, 1981). Il est donc légitime de considérer comme des répliqués les échantillons saisis à différentes profondeurs en une même station, étant données les caractéristiques de l'hydrodynamisme côtier devant Penly.

Néanmoins, il demeure qu'en toute rigueur il faudrait réaliser en chaque station une « cinétique lumière » (Gallegos, Platt, 1981) qui permettrait de préciser à partir de quelle intensité est atteint le voisinage de l'asymptote correspondant à la production maximale ; c'est seulement de cette manière que l'on est assuré de bien mesurer le P_{max} . Ce protocole n'a pu être retenu pour des raisons matérielles, et nous avons donc utilisé le même éclairement pendant toute la durée de l'étude. Cette hypothèse n'est probablement pas vérifiée dans tous les cas : l'examen de la figure 6c révèle en effet que le modèle (3) tend à surestimer légèrement les faibles valeurs de production ($< 15 \text{ mg C.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$). Il est vraisemblable que ceci provient du « stress » imposé aux populations hivernales par le passage instantané à 15 klux.

● Il convient également de commenter la manière dont est introduite l'influence de la température dans le système (3) : on postule que son effet est identique pour chacune des quatre catégories. La référence à la loi d'Arrhenius confère une base rationnelle à cette formulation. Mais ce point de vue peut néanmoins être critiqué, et l'on pourrait préférer distinguer un « effet

température » propre à chaque catégorie P_i en affectant à chacune dans le modèle (3) un terme $\exp(B_i \cdot \text{TEMP})$ plutôt que le facteur $\exp(B_s \cdot \text{TEMP})$ commun aux quatre fractions. Nous n'avons pas retenu cette option, qui nécessite l'optimisation de trois paramètres supplémentaires, car les cinq coefficients du système (3) ne sont pas eux-mêmes tous estimés avec une précision suffisante (*vide infra* : « précision des estimations »). Au surplus, nous pensons que la simplicité de ce système n'autorise pas à détailler outre mesure la formulation de l'effet de la température, dès lors que l'on peut s'interroger sur la « pureté » de la mesure de cet effet : la recherche des valeurs numériques des paramètres B_i (donc de B_s) procède de la minimisation d'un critère d'écart entre valeurs théoriques et valeurs observées ; si ces dernières sont influencées (avec la même latence) par d'autres facteurs que la température, ces facteurs variant en phase (ou en opposition de phase) avec celle-ci, alors leur effet sera comptabilisé dans l'estimation de B_s . Les conclusions des travaux auxquels nous avons fait référence nous amènent toutefois à considérer que si dans l'expression (3) le terme TEMP était de nature composite, l'influence de la température y serait suffisamment prépondérante pour que l'on puisse négliger une éventuelle contamination par d'autres facteurs, et que soient écartés les risques de confusion dans l'interprétation des résultats.

● Nous avons aussi considéré que dans les flacons d'incubation, les couplages entre production, consommation et dégradation ne sont pas assez étroits pour que la quantité de ^{14}C fixé pendant 3 à 4 h mesure « autre chose » que la production primaire. Nous avons en effet employé la technique au $^{14}\text{C-CO}_2$ dans un contexte très différent de ceux dans lesquels sa fiabilité a été mise en doute (Peterson, 1980). De plus, la récente étude de Dring et Jewson (1982) suggère que dans ce contexte l'incorporation du radiocarbone est proportionnelle à la photosynthèse brute. Comme nous avons travaillé en lumière saturante, il est légitime de supposer la photosynthèse nette entachée d'une surestimation de 10-15%. Cette présomption concorde avec les résultats des incubations effectuées à l'obscurité. Il est donc justifié d'estimer le potentiel de production nette du peuplement étudié par la quantité de ^{14}C assimilé en incubateur, corrigée par les mesures de fixation dans les flacons noirs.

● Enfin, nous n'avons pas tenu compte d'une possibilité de limitation par les éléments nutritifs. Ce choix apparaît fondé si l'on considère d'une part les concentrations minimales mesurées, et d'autre part si l'on admet avec Falkowski (1981) qu'il n'est nullement évident que les taux de photosynthèse soient limités par les sels nutritifs (qui influencent la biomasse). Ajoutons que dans le bassin de Bedford, Harrison et Platt (1980) n'ont mis en évidence aucun lien entre quotient d'assimilation et disponibilité en éléments nutritifs. Ce type de relation demeure de toutes façons délicat à établir en l'absence de données sur la dynamique des échanges : un dosage instantané n'apporte en effet qu'une information statique, et ne renseigne pas sur l'intensité des flux (spécialement en cas de recyclage rapide).

Relation entre productivité et dimension des cellules

Les variations saisonnières du quotient d'assimilation sont gouvernées par au moins deux facteurs : la température, dont nous avons déjà discuté l'influence, et la dimension des cellules. Cette double subordination s'explique aisément. En effet, quand on emploie la technique au radiocarbone en lumière saturante, l'estimation du taux de croissance spécifique maximum μ_{max} est donnée par l'équation :

$$\mu_{max} = (1/\Delta t) \ln((\theta + \Delta^{14}C/[chl_0])/\theta),$$

où $[chl_0]$ représente la biomasse chlorophyllienne incubée à l'instant t_0 , et $\Delta^{14}C$ l'augmentation en carbone de cette biomasse pendant la durée Δt de l'expérience; θ désigne le rapport C/chl à t_0 . L'égalité ci-dessus équivaut à :

$$\Delta^{14}C/[chl_0] = \theta (\exp(\mu_{max} \cdot \Delta t) - 1)$$

Or, par définition : $P_{max} = (\Delta^{14}C/[chl_0])/\Delta t$. D'autre part, on sait depuis Eppley (1972) que la relation entre μ_{max} et la température T peut être approchée par une fonction puissance. Et enfin, plusieurs auteurs ont montré que μ_{max} décroît lorsque la dimension S des cellules augmente (Banse, 1976; 1982; Chan, 1978; Schlesinger *et al.*, 1981). En première analyse, on peut donc écrire que $\mu_{max} = \phi(T, S)$, et les intersections de la surface définie par ϕ avec deux plans (d'équations $S = \text{constante}$) sont tracées sur la figure 5 de Malone (1982, p. 232). L'approximation de μ_{max} par une fonction de deux variables permet alors d'exprimer que :

$$P_{max} = \frac{\theta}{\Delta t} \Phi(T, S),$$

où les valeurs prise par Φ sont des nombres sans dimension, l'ensemble des valeurs possibles pour P_{max} étant borné supérieurement au voisinage de $25 \text{ mg C}(\text{mg chl } a.h)^{-1}$ (Falkowski, 1981).

La dépendance de P_{max} vis-à-vis de la dimension des cellules rejoint la constatation déjà ancienne de la tendance à l'augmentation de l'activité métabolique des organismes lorsque leur taille diminue, sujet qui a suscité de nombreuses et classiques études portant sur le règne animal (homéo- et poikilothermes), et seulement plus récemment sur les algues unicellulaires (*vide supra*). Ainsi Banse (1976) fait-il explicitement référence au modèle allométrique. La généralisation des résultats acquis demeure cependant malaisée, car l'influence des facteurs autres que la taille (différences interspécifiques, conditions de milieu) reste mal comprise. De plus, le modèle allométrique appliqué à la physiologie n'extrait une tendance nette que s'il est ajusté à des données couvrant une large amplitude dimensionnelle, et s'accompagne d'une forte variation résiduelle : il arrive qu'il ne soit pas vérifié localement (dans la gamme d'une puissance de 10 par exemple). A défaut de règle exacte, il offre une idée directrice.

De ce point de vue, nos résultats qui montrent la supériorité de l'indice de productivité de la catégorie des autotrophes $< 5 \mu\text{m}$ sont à rapprocher de ceux de Taguchi (1976) ou de Malone (1977; 1982). A un niveau d'interprétation plus fin, il est difficile de décider que la

distinction entre les tendances moyennes des trois autres fractions (CENT, PENN, DINO; cf. tab. 5) recouvre une différence réellement significative. Cette question pose le problème de la précision des estimations.

Précision des estimations

Pour évaluer la précision des estimations des paramètres du modèle (3), nous avons utilisé, comme précédemment, la technique du jackknife. Elle permet d'obtenir une estimation de la matrice de variance-covariance du vecteur \hat{B} des estimateurs. Si les composantes de ce vecteur n'étaient qu'au nombre de 2 ou 3, la solution la plus élégante serait la construction d'une région de confiance (approchée car le modèle (3) est non linéaire) dans l'espace des paramètres B_i . Mais cet espace étant ici de dimension 5, il nous a fallu opérer en deux étapes : la première quantifie le degré individuel de détermination des estimateurs \hat{B}_i en leur attribuant un coefficient de variation calculé à l'aide de la variance de Quenouille-Tukey. Pour $\hat{B}_1, \dots, \hat{B}_5$ pris dans cet ordre, et associés respectivement dans l'équation (3) à ULTM, CENT, PENN, DINO et TEMP, on obtient les C.V. suivants : 34,7, 22,0, 76,5, 82,9 et 26,3%. Ces valeurs montrent que \hat{B}_3 et \hat{B}_4 (relatifs à PENN et DINO) ne sont que faiblement déterminés. Par conséquent, les estimations des P_{max} de ces catégories demeurent trop imprécises pour que l'on puisse conclure qu'elles diffèrent significativement soit entre elles, soit encore de l'estimation du P_{max} des centriques. En revanche, les autres paramètres du modèle (B_1, B_2, B_5) sont mieux déterminés, et l'on peut conclure que la mise en évidence de l'effet de la température, ainsi que la différence entre le P_{max} de l'ultraplancton et celui des centriques, ne sont probablement pas des artéfacts. Les valeurs optimales de B_1 et B_2 sont respectivement 6,46 et 2,60,

pour CHL (P_{ij}) exprimé en $\text{mg chl } a.m^{-3}$, et \widehat{PPP}_j en $\text{mg C}.m^{-3}.h^{-1}$.

La seconde étape intègre l'ensemble des relations entre paramètres, et s'adresse plus spécialement à leur détermination globale. Il s'agit d'une étude de sensibilité du modèle, qui repose sur l'idée suivante : comme les estimateurs \hat{B}_i ne sont pas indépendants, on peut rechercher dans l'espace qu'ils engendrent les directions mutuellement orthogonales de plus (ou moins) forte détermination du vecteur \hat{B} , directions qui peuvent être définies par des combinaisons linéaires des \hat{B}_i (Bard, 1974, chap. VII). Ces directions sont obtenues par extraction des éléments propres de la matrice de variance-covariance des composantes de \hat{B} : le vecteur propre associé à la plus grande valeur propre correspond à la direction de moindre sensibilité, et ainsi de suite. Diagonaliser la matrice de variance-covariance ne constitue cependant pas toujours un choix judicieux, car les résultats dépendent alors des valeurs absolues des paramètres si ces derniers ne sont pas rapportés à la même norme. On peut s'affranchir de cette difficulté en travaillant avec la matrice des corrélations de Bravais-Pearson, mais on rencontre alors un autre inconvénient : le même poids est attribué à tous les \hat{B}_i , quel que soit leur degré de détermination. Nous avons donc eu recours à un compromis original exempt des

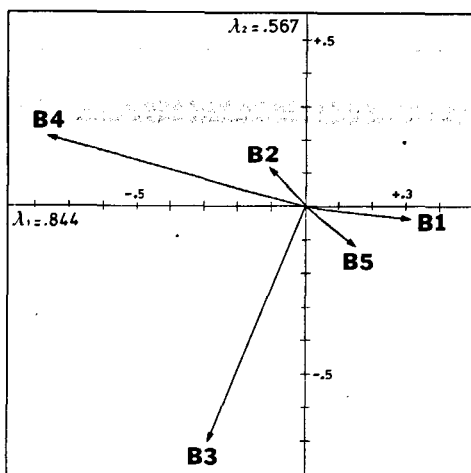


Figure 7

Analyse de la sensibilité du modèle (3). ACP de la matrice des carrés des coefficients de variation-covariation (cf. texte) des estimateurs \hat{B}_i . Projection des paramètres du modèle dans le sous-espace des deux premières directions propres.

Sensitivity analysis of the model (3). PCA of the jackknifed squared C.V. matrix (see text) of the L.S. estimators \hat{B}_i . Plot of the parameters of the model in the subspace of the first two eigenvectors.

défauts présentés par les deux précédentes méthodes (Laurec, comm. pers.) : étudier la « matrice des coefficients de variation-covariation », de terme général $(\text{cov}(\hat{B}_i, \hat{B}_j)) / (\hat{B}_i \hat{B}_j)$. La position des paramètres du modèle dans l'espace des deux principales directions propres de cette matrice est décrite par ACP (fig. 7). La somme des trois premières valeurs propres λ_i représente 99 % de la trace : la décroissance des λ_i (respectivement égales à 0,8440, 0,5667, 0,0828, 0,0141 et 0,0008) met en évidence la forte concentration des \hat{B}_i dans le sous-espace engendré par les trois premiers vecteurs propres, et les deux premiers axes ($\tau_1 = 56\%$, $\tau_2 = 38\%$) indiquent les directions suivant lesquelles les combinaisons linéaires des paramètres sont les moins bien déterminées. Ainsi B_3 et B_4 , qui respectivement contribuent pour l'essentiel à la définition des axes 1 et 2, sont les paramètres auxquels le modèle (3) est le moins sensible. Leurs variations « acceptables » s'exercent donc indépendamment, ce que laissait présager la faible valeur de leur coefficient de corrélation ($r(\hat{B}_3, \hat{B}_4) = 0,14$), et l'on rejoint les conclusions formulées à l'issue de l'étape précédente. Les trois autres paramètres (B_1, B_2, B_5) sont alignés suivant le troisième axe, qui est une direction de forte détermination ($\tau_3 = 5\%$). Cet axe oppose B_5 à B_2 et B_1 , i.e., on ne peut que faiblement s'écarter de la valeur optimale de B_5 (au-delà de ce que permet la variance de \hat{B}_5 pour un seuil d'acceptabilité donné) à condition de s'écarter dans le même temps et en sens contraire des valeurs optimales de B_1 et B_2 .

Écart à l'ajustement

Notre procédure séquentielle de calcul [résultat de la résolution du système (2) repris dans celle du système (3)] conduit à une estimation réaliste de P_{\max} : pour l'ensemble du peuplement, l'indice calculé oscille autour d'une moyenne annuelle de 5,13 (écart-type = 1,42, avec $n = 56$). Rappelons que Harrison et Platt (1980) proposent qu'une valeur de 5 est typique des eaux côtières tempérées. L'indice moyen observé

entre février 1978 et janvier 1980 n'est que légèrement inférieur (4,55, écart-type = 2,80). On peut négliger la différence entre moyennes observées et calculées, mais pas la diminution (de moitié) des dispersions associées. Ce resserrement des valeurs prédites par le modèle (3) est clairement révélé par la comparaison des figures 6a et 6b : le rapprochement des deux graphes montre que le modèle est bien calé sur les valeurs moyennes mesurées à chaque campagne, mais que la dispersion des points simulés (autour de la tendance centrale) est plus faible que celle des points observés. En d'autres termes, il existe une variabilité intra-campagne que le modèle ne reproduit pas, et dont la cause la plus vraisemblable serait la variabilité de courte période (circadienne) de la production en lumière saturante (cf. Mc Caull, Platt, 1977; Gargas *et al.*, 1979; Prézelin, Ley, 1980; Harding *et al.*, 1981; 1982a; b; Malone, 1982). La durée du trajet entre les stations impose en effet de réaliser les mesures à différentes heures de la journée, et l'équation (3) n'inclut aucune formulation qui permettrait d'intégrer les phénomènes de haute fréquence (Mc Caull *et al.*, *op. cit.*), elle n'est conçue que pour la description des variations temporelles saisonnières. Les phénomènes qui interviennent à une autre échelle « alimentent » la variation résiduelle. Ces considérations sont à rapprocher de l'une des conclusions de Harrison et Platt (1980, p. 258) qui, après analyse des sources de la variabilité saisonnière du quotient d'assimilation, rappellent que l'ampleur des changements diurnes est probablement du même ordre.

CONCLUSION

De même que tous les résultats issus de simulation, ceux que nous avons exposés voient leur qualité directement conditionnée par au moins deux facteurs : tout d'abord, la validité des conclusions ne peut, dans le meilleur des cas, qu'égaliser celle des postulats sur lesquels est bâti le modèle ; nous avons par conséquent largement discuté les principales hypothèses simplificatrices sur lesquelles nous nous sommes appuyés. Ensuite, pour un critère d'ajustement et une technique d'optimisation donnés, la fiabilité des estimations obtenues est tributaire de celle du lot d'observations utilisé pour calculer les paramètres. Sachant qu'en écologie les mesures sont souvent entachées d'une incertitude relative atteignant 10 à 30 %, on ne peut attendre des modèles calés sur ces données une meilleure précision. Enfin, la compréhension des phénomènes étudiés s'opère sous des contraintes imposées par les caractéristiques de la stratégie d'échantillonnage : à cet égard, nous avons insisté sur l'aspect essentiellement saisonnier de la variabilité expliquée.

Abstraction faite de ces difficultés, il demeure que la connaissance du quotient d'assimilation reste d'une portée limitée pour le calcul ultérieur de la production végétale. Les variations de P_{\max} dépendent en effet, entre autres facteurs, de celles du rapport C/chl (*vide supra*). Le déterminisme pluricausal de ce facteur de conversion est encore aujourd'hui imparfaitement connu, malgré l'abondance des travaux qui lui ont été

consacrés. En ce sens, Cullen (1982) identifie comme une priorité l'élaboration d'un modèle prévisionnel des variations du rapport C/chl (notons cependant que le modèle temporel de production primaire en Mer du Nord de Horwood (1982), est insensible à ce paramètre). Une alternative différente est proposée par Falkowski (1981), et consiste à remplacer P_{max} par un indice d'efficacité photosynthétique ψ intégré sur la couche photique (*op. cit.*, équation 5, p. 213), qui serait empiriquement relié à la biomasse et à la production. Quels que soient les développements qui interviendront dans ces domaines, les résultats que nous apportons montrent qu'il est peu réaliste de traiter l'ensemble du phytoplancton comme un compartiment supposé homogène, ainsi qu'il est souvent fait dans les modèles d'écosystèmes appliqués au milieu marin. A l'aide d'une approche numérique simple, nous établissons que la compréhension des mesures de bilans résultant de son activité physiologique (production primaire) nécessite la connaissance, même grossière, de sa composition. Nous avons pour cela réalisé une partition du peuplement ne faisant intervenir qu'un faible nombre de catégories. Ce n'est que l'un des choix envisageables, et l'on pourrait par exemple tenir compte plus explicitement des périodes préférentielles de floraison de certains taxons, en opérant un découpage qui intégrerait la position des espèces dans la succession saisonnière. On reconnaît en effet dans les eaux côtières de la Manche orientale un ensemble de populations d'affinité plutôt hivernale (*Navicula pelagica*, *Diploneis* spp., *Raphoneis* spp., *Paralia sulcata*, *Lauderia borealis*, ...), s'opposant à un groupe dont la floraison est estivale (*Guinardia flaccida*, *Cerataulina pelagica*, *Rhizosolenia* spp., *Leptocylindrus* spp.). Mentionnons aussi le contingent des taxons dont

émergeront les quelques populations responsables de la floraison de printemps et du début de l'été : *Asterionella japonica*, *Nitzschia* spp., *Thalassionema nitzschioides*, *Skeletonema costatum*, les genres *Chaetoceros* et *Thalassiosira*. En fait, toute partition optimale du peuplement phytoplanctonique en sous-unités fonctionnelles procède d'une part des objectifs de l'étude, et d'autre part d'un choix multicritère qui doit prendre en compte des paramètres de diverses natures (dimensions des cellules, préférences écologiques, ou encore différences phylogénétiques par exemple). L'esquisse que nous avons proposée est de ce point de vue susceptible d'être affinée, à la condition que soient acquises l'information et les connaissances nécessaires pour valider des modèles plus complexes.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier Madame Marie-Pierre Crassous pour sa collaboration technique. Ils sont également reconnaissants à Messieurs Alain Herbland, Alain Laurec et Alain Ménesguen pour leurs critiques pertinentes et leurs suggestions constructives.

Ce travail a été effectué dans le cadre de la convention générale conclue entre le Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO) et Électricité de France, protocole qui régit le déroulement des études d'impact jusqu'en décembre 1985.

RÉFÉRENCES

- Banse K., 1976. Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size- a review, *J. Phycol.*, **12**, 2, 135-140.
- Banse K., 1982. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in marine pelagial, *Limnol. Oceanogr.*, **27**, 6, 1059-1071.
- Bard Y., 1974. *Nonlinear parameter estimation*, Academic Press, New York, San Francisco, London, 341 p.
- Boulot F., Hauguel A., 1981. Modélisations de la dilution des rejets thermiques en mer, EDF, *Bull. Direction Études Recherches, Sér. A, Nucléaire, Hydraulique, Thermique*, N° 2, 9-30.
- Box M.J., 1965. A new method of constrained optimization and a comparison with other methods, *Comput. J.*, **8**, 42-52.
- Box M.J., 1966. A comparison of several current optimization methods, and the use of transformations in constrained problems, *Comput. J.*, **9**, 67-77.
- Cadée G.C., Hegeman J., 1979. Phytoplankton primary production, chlorophyll and composition in an inlet of the western Wadden Sea (Marsdiep), *Neth. J. Sea Res.*, **13**, 2, 224-241.
- Chan A.T., 1978. Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. I. Growth under continuous light, *J. Phycol.*, **14**, 396-402.
- Colijn F., Van Buurt G., 1975. Influence of light and temperature on the photosynthetic rate of marine benthic diatoms, *Mar. Biol.*, **31**, 3, 209-214.
- Cullen J.J., 1982. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll *a*, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**, 5, 791-803.
- Draper N.R., Smith H., 1966. *Applied regression analysis*, John Wiley & Sons, Inc., New York, London, Sydney, 407 p.
- Dring M.J., Jewson D.H., 1982. What does ¹⁴C uptake by phytoplankton really measure? A theoretical modelling approach, *Proc. R. Soc. Lond. B*, **214**, 351-368.
- Durbin E.G., Krawiec R.W., Smayda T.J., 1975. Seasonal studies on the relative importance of different size fractions of phytoplankton in Narragansett Bay (USA), *Mar. Biol.*, **32**, 271-287.
- Eppley R.W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea, *Fish. Bull.*, **70**, 4, 1063-1085.
- Falkowski P.G., 1981. Light-shade adaptation and assimilation numbers, *J. Plankton Res.*, **3**, 2, 203-216.
- Falkowski P.G., Wirick C.D., 1981. A simulation model of the effects of vertical mixing on primary productivity, *Mar. Biol.*, **65**, 69-75.
- Gallegos C.L., Platt T., 1981. Photosynthesis measurements on natural populations of phytoplankton: numerical analysis, in: *Physiological bases of phytoplankton ecology*, edited by T. Platt, *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, **210**, 103-112.
- Gargas E., Hare I., Martens P., Edler L., 1979. Diel changes in phytoplankton photosynthesis efficiency in brackish waters, *Mar. Biol.*, **52**, 2, 113-122.
- Harding L.W. Jr., Meeson B.W., Prézélin B.B., Sweeney B.M., 1981. Diel periodicity of photosynthesis in marine phytoplankton, *Mar. Biol.*, **61**, 95-105.
- Harding L.W. Jr., Prézélin B.B., Sweeney B.M., Cox J.L., 1982. Diel oscillations of the photosynthesis—irradiance (P-I) relationship in natural assemblages of phytoplankton, *Mar. Biol.*, **67**, 2, 167-178.

- Harding L. W. Jr., Prézélin B. B., Sweeney B. M., Cox J. L., 1982 b. Primary production as influenced by diel periodicity of phytoplankton photosynthesis, *Mar. Biol.*, **67**, 2, 179-186.
- Harris G. P., 1978. Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton, *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, **10**, I-IV, 1-171.
- Harrison W. G., Platt T., 1980. Variations in assimilation number of coastal marine phytoplankton: effects of environmental co-variables, *J. Plankton Res.*, **2**, 4, 249-260.
- Hobson L. A., 1981. Seasonal variations in maximum photosynthetic rates of phytoplankton in Saanich inlet, Vancouver island, British Columbia, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **52**, 1-13.
- Horwood J., 1982. Algal production in the west-central North Sea, *J. Plankton Res.*, **4**, 1, 103-124.
- Horwood J. W., Nichols J. H., Harrop R., 1982. Seasonal changes in net phytoplankton of the west-central North Sea, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **62**, 15-23.
- Jensen A., Sakshaug E., 1973. Studies on the phytoplankton ecology of the Trondheimsfjord. II. Chloroplast pigments in relation to abundance and physiological state of the phytoplankton, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **11**, 2, 137-155.
- Kim K. T., 1980. Contribution à l'étude de l'écosystème pélagique dans les parages de Carry-le-Rouet (Méditerranée nord-occidentale). 3. Composition spécifique, biomasse et production du microplancton, *Tethys*, **9**, 4, 317-344.
- Koroleff F., 1969. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue, *Int. Cons. Explor. Sea, C.M. 1969/C*, **9**, 19-22.
- Laurec A., Chardy P., de la Salle P., Ryckaert M., 1979. Use of dual structures in inertia analysis: ecological implications, in: *Multivariate methods in ecological work*, edited by L. Orloci, C. R. Rao and W. M. Stiteler, Statistical Ecology Series, vol. 7, 127-174.
- Lebart L., Fénélon J. P., 1973. *Statistique et informatique appliquées*, 2^e édition, Dunod éd., Paris, 457 p.
- Lebart L., Morineau A., Fénélon J. P., 1979. *Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes*, Dunod éd., Paris, 510 p.
- Lehman P. W., 1981. Comparison of chlorophyll *a* and carotenoid pigments as predictors of phytoplankton biomass, *Mar. Biol.*, **65**, 237-244.
- Lorenzen C. J., 1967. Determination of chlorophyll and pheophytin: spectrophotometric equation, *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 343-346.
- Maddock L., Boalch G. T., Harbour D. S., 1981. Populations of phytoplankton in the western English Channel between 1964 and 1974, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **61**, 3, 565-583.
- Malone T. C., 1977. Light-saturated photosynthesis by phytoplankton size fractions in the New York Bight, USA, *Mar. Biol.*, **42**, 281-292.
- Malone T. C., 1981. Algal size, in: *The physiological ecology of phytoplankton*, edited by I. Morris, Blackwell Scientific Publications, chapter 12, 433-463.
- Malone T. C., 1982. Phytoplankton photosynthesis and carbon-specific growth: light-saturated rates in a nutrient-rich environment, *Limnol. Oceanogr.*, **27**, 2, 226-235.
- Malone T. C., Neale P. J., 1981. Parameters of light-dependent photosynthesis for phytoplankton size fractions in temperate estuarine and coastal environments, *Mar. Biol.*, **61**, 289-297.
- Mandelli E. F., Burkholder P. R., Doheny T. E., Brody R., 1970. Studies of primary productivity in coastal waters of southern Long Island, New York, *Mar. Biol.*, **7**, 153-160.
- Mc Caull W. A., Platt T., 1977. Diel variations in the photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 4, 723-731.
- Miller R. G., 1974. The jackknife—a review, *Biometrika*, **61**, 1, 1-15.
- Nelder J. A., Mead R., 1965. A simplex method for function minimization, *Comput. J.*, **7**, 308-313.
- Peterson B. J., 1980. Aquatic primary productivity and the ¹⁴C-CO₂ method: a history of the productivity problem, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**, 359-385.
- Platt T., Jassby A. D., 1976. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton, *J. Phycol.*, **12**, 4, 421-430.
- Prézélin B. B., Ley A. C., 1980. Photosynthesis and chlorophyll *a* fluorescence rhythms of marine phytoplankton, *Mar. Biol.*, **55**, 4, 295-307.
- Rosenberg D. M., Resh V. H. et al., 1981. Recent trends in environmental impact assessment, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 5, 591-624.
- Ryckaert M., Gros P., Erard-Le Denn E., 1983. Succession saisonnière des populations phytoplanktoniques des eaux côtières de la Manche, *Proc. 17^e Symp. Europ. Mar. Biol. Oceanol. Acta, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982* (sous presse).
- Ryther J. H., 1956. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity, *Limnol. Oceanogr.*, **1**, 1, 61-70.
- Savidge G., 1979. Photosynthetic characteristics of marine phytoplankton from contrasting physical environments, *Mar. Biol.*, **53**, 1, 1-12.
- Schlesinger D. A., Molot L. A., Shuter B. J., 1981. Specific growth rates of freshwater algae in relation to cell size and light intensity, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 9, 1052-1058.
- Smith R. A., 1980. The theoretical basis for estimating phytoplankton production and specific growth rate from chlorophyll, light and temperature data, *Ecol. Modelling*, **10**, 243-264.
- Smith W. R., 1979. Parameter estimation in nonlinear models of biological systems, *Fish. Mar. Serv. Tech. Rep.*, **889**, 90 p.
- Taguchi S., 1976. Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms, *J. Phycol.*, **12**, 2, 185-189.
- Taguchi S., 1981. Seasonal studies of the Dinoflagellate *Ceratium longipes* (Bailey) Gran in the Bedford Basin (Canada), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **55**, 115-131.
- Takahashi M., Fujii K., Parsons T. R., 1973. Simulation study of phytoplankton photosynthesis and growth in the Fraser river estuary, *Mar. Biol.*, **19**, 2, 102-116.
- Tréguer P., Le Corre P., 1975. Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'Autoanalyzer II Technicon), *Rapp. Tech. Univ. Bretagne Occidentale*, 2^e éd., 110 p.
- Van Valkenburg S. D., Flemer D. A., 1974. The distribution and productivity of nannoplankton in a temperate estuarine area, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **2**, 4, 311-322.
- Van Valkenburg S. D., Jones J. K., Heinle D. R., 1978. A comparison by size class and volume of detritus versus phytoplankton in Chesapeake Bay, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **6**, 569-582.
- Williams R. B., Murdoch M. B., 1966. Phytoplankton production and chlorophyll concentration in the Beaufort Channel, North Carolina, *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 73-82.