

Succession saisonnière des populations phytoplanctoniques des eaux côtières de la Manche

Microphytoplankton côtier
Successions saisonnières
Analyse des correspondances

Coastal microphytoplankton
Seasonal successions
Correspondence analysis

Mireille Ryckaert, Philippe Gros, Evelyne Erard-Le Denn
Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), Centre Océanologique de
Bretagne, BP 337, 29273 Brest cedex, France

RÉSUMÉ

On étudie les variations saisonnières des populations microphytoplanctoniques échantillonnées entre 1976 et 1980 sur quatre sites côtiers de la Manche, dans le but de situer les maxima d'abondance des différents taxons par rapport à quelques propriétés physico-chimiques du milieu. A l'aide d'un codage disjonctif, on construit le tableau des fréquences qui croise les espèces avec les descripteurs de l'environnement. Ce tableau est ensuite décrit par l'analyse des correspondances, qui met en évidence les principaux traits de la tendance moyenne de l'évolution annuelle du peuplement.

Oceanol. Acta, 1983. Actes 17^e Symposium Européen de Biologie Marine, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, 171-175.

ABSTRACT

Seasonal succession of coastal phytoplanktonic populations in the Channel

Quantitative microphytoplankton samples were collected from shallow-water coastal stations in Channel between 1976 and 1980. The aim of the study is to describe the seasonal succession of the populations with respect to some physico-chemical parameters, *i.e.* to relate the distribution of abundance to hydrographic seasons. We build a contingency table (species \times environmental variables, both under disjunctive coding), which is described by correspondence analysis (reciprocal averaging). The results show the main features of the annual changes in the community dominated by diatoms.

Oceanol. Acta, 1983. Proceedings 17th European Marine Biology Symposium, Brest, France, 27 September-1 October, 1982, 171-175.

INTRODUCTION

A l'échelle de l'année, la variation la plus évidente des systèmes planctoniques des eaux tempérées est la variation saisonnière. A tel point que l'on y fait communément référence en parlant de « cycle saisonnier », même si l'on sait que les caractéristiques des phénomènes observés ne coïncident que plus ou moins approximativement avec celles d'un cycle. Et de fait, de très nombreux travaux ont montré que l'on constate, d'année en année, une assez bonne reproductibilité moyenne des cortèges plurispécifiques. A ce niveau, plusieurs remarques s'imposent :

— ce point de vue ne concerne que des phénomènes confinés dans une étroite bande de l'ensemble de toutes les fréquences possibles. Explicitement ou non, on néglige les deux extrémités du spectre : celle des hautes

fréquences (rythmes horaires, semi-diurnes, circadiens, etc.) comme celle des basses fréquences (variations pluriannuelles) ;

— même si l'on se cantonne au domaine limité par cette fenêtre, il n'existe pas de consensus autour d'une définition complète de la succession des algues phytoplanctoniques : ainsi Hulburt (1983) propose-t-il de considérer l'imprévisibilité de la floraison des populations comme une caractéristique du phytoplancton. Cette idée est à rapprocher de celle de Williams *et al.* (1981) : ces auteurs considèrent qu'à cause de la composition déterministe qu'il contient, le concept de communauté végétale des écologistes terrestres n'est pas transposable au milieu pélagique. Il est en particulier inapplicable aux peuplement de diatomées, dont la composition spécifique en une aire et à un instant donnés serait purement stochastique.

A ces conceptions s'oppose l'étude de la biomasse phytoplanctonique considérée globalement, et dont les traits majeurs de la distribution temporelle (et/ou spatiale) peuvent être simulés, en fonction de l'état du milieu, par des modèles explicatifs (ou plus simplement empiriques). La divergence entre cette approche et la précédente est vraisemblablement due *pro parte* au fait qu'entre le niveau de l'espèce et celui du peuplement existent des intégrations dont les propriétés sont aujourd'hui inconnues. Aussi la recherche de sous-unités fonctionnelles « utilisables » s'appuie-t-elle sur d'autres critères que ceux de la taxinomie (citons par exemple la taille des cellules).

Cependant, les données que nous avons récoltées en Manche font apparaître que les maxima d'abondance de certaines espèces correspondent de manière préférentielle à certains types de propriétés mesurables du milieu, comme nous allons le montrer dans ce qui va suivre.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Saisie des données

Lors de chaque campagne mensuelle, 20 à 30 échantillons sont recueillis dans la frange littorale des secteurs géographiques identifiés à la figure 1, en des stations distantes de 1 à 5 km de la côte. Le tableau 1 donne la liste des paramètres physicochimiques retenus dans la présente étude. Les techniques de mesure, ainsi que la stratégie d'échantillonnage, ont été exposés par Gros et Ryckaert (1983).

Analyse des données

Considérons l'un quelconque des sites d'étude de la figure 1. Les résultats des échantillonnages réalisés sur le site sont rassemblés dans deux tableaux bidimensionnels, ces tableaux possédant en commun la dimension temporelle : chaque ligne est définie par la

Tableau 1

Modalités des descripteurs du milieu.

List of environmental descriptors, and definition of the associated logical variables.

Abréviations	Descripteurs	Modalités
T	Température (T °C)	≤ 5,)5,7),)7,9),)9,11),)11,15), ≥ 15
NO ₃	Nitrates (µatg/l)	≤ 5,)5,10(, ≥ 10
NO ₂	Nitrite (µatg/l)	≤ 1,)1,3(, ≥ 3
PO ₄	Phosphates (µatg/l)	≤ 1, ≥ 1
Si	Silicates (µatg/l)	≤ 2,)2,5(, ≥ 5
CHL	Chlorophylle a (µg/l)	< 5,)5,2(, ≥ 2
PCA	% chlorophylle active	≤ 70, > 70
PSO	% saturation en oxygène	≤ 100, > 100

date d'une campagne de prélèvements, et les variables mesurées sont décrites par les colonnes des tableaux. Le premier d'entre eux contient les valeurs prises par les descripteurs physicochimiques du milieu (température, éléments nutritifs, chlorophylle), et le second les abondances des taxons microphytoplanctoniques. L'objectif de l'analyse est de croiser les deux tableaux, pour mettre en correspondance les effectifs des taxons avec les descripteurs de l'environnement. A cette fin, ceux-ci comme ceux-là sont soumis à un codage disjonctif complet (Lebart *et al.*, 1977), qui répartit l'ensemble des valeurs de chaque paramètre physicochimique (de même que l'effectif de chaque taxon) en intervalles consécutifs et non empiétant. L'examen des distributions marginales des descripteurs et des espèces conduit ainsi à les représenter par plusieurs modalités logiques sensiblement équiprobables, et à l'intersection de deux modalités (descripteur × taxon), apparaît le nombre d'occurrences de leur réalisation conjointe. Dans une première étape, les tableaux de fréquences ainsi construits pour chaque site ont été décrits séparément par l'analyse des correspondances. Ces résultats préliminaires ne seront pas présentés ici, car la similitude des structures mises en évidence pour Gravelines (305 échantillons), Penly (237), Paluel (106) et Flamanville (155), autorise à analyser ensemble les

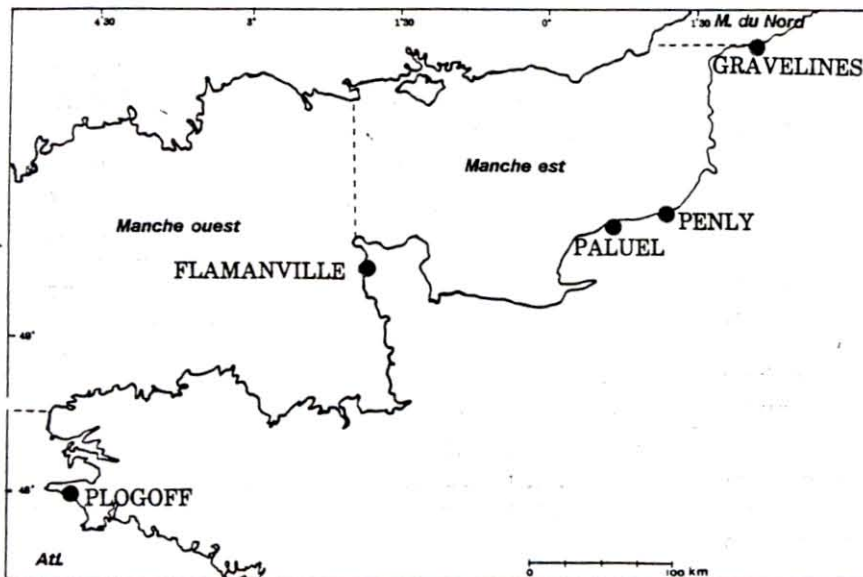


Figure 1
Positions géographiques des sites étudiés.
Location map of the areas investigated.

803 échantillons (collectés entre 1976 et 1980) regroupés dans un seul tableau. Les données de Plogoff (Atlantique Nord-Est) ont été exclues du fait de leur originalité par rapport à celles collectées en Manche. Les bornes des modalités affectées aux descripteurs et aux taxons sont présentées aux tableaux 1 et 2. L'analyse globale des quatre sites permet alors de situer les contingents microphytoplanctoniques par rapport aux caractéristiques de leur contexte écologique multivarié, en effaçant la composante géographique. Le but est en effet de faire ressortir le dénominateur commun des successions saisonnières floristiques en Manche, et non d'en détailler les particularités locales.

RÉSULTATS

La projection des modalités des descripteurs dans le premier plan factoriel (fig. 2) illustre l'alternance saisonnière classiquement décrite depuis les travaux pionniers de Cooper (1933). L'axe I ($\tau_1 = 57,8\%$) oppose les conditions hivernales (fortes concentrations en éléments nutritifs, basses températures) aux conditions estivales (nutrilites épuisés, milieu réchauffé). L'axe II ($\tau_2 = 20,8\%$) introduit la discrimination entre les saisons de transition ; il est essentiellement défini par les

variations de la biomasse chlorophyllienne (contribution absolue : 46 %), qui généralement culmine avec la floraison printanière.

Ces résultats sont en eux-mêmes assez triviaux, car leur principal intérêt réside dans la relation qu'ils entretiennent avec la configuration duale (fig. 3). Cette dernière montre l'ordonnement des modalités des taxons dans le sous-espace des descripteurs. On y retrouve la structure saisonnière, et la superposition des deux plans factoriels permet de rapprocher chaque modalité-espèce (fig. 3) des modalités-descripteurs (fig. 2) qui concordent avec ses affinités écologiques. Ainsi, correspondant aux conditions printanières, on observe le regroupement dans le plan I-II des espèces potentiellement responsables du maximum de biomasse phytoplanctonique : essentiellement *Nitzschia closterium*, *Skeletonema costatum*, *Asterionella japonica*, *Thalassionema nitzschioides*, les genres *Thalassiosira* et *Chaetoceros*. Notons cependant que si ces taxons se trouvent associés dans la typologie dégagée par l'analyse (qui englobe les données des quatre sites toutes années confondues), on sait par ailleurs que la floraison printanière en un site lors d'une année donnée n'est assurée que par une fraction de ce groupe, voire presque exclusivement par une seule des espèces (Crassous *et al.*, 1981).

Tableau 2
Modalités des taxons classés par abondance décroissante.
List of taxa, definition of the associated logical variables.

Code	Taxon	Modalités
Rhiz del	<i>Rhizosolenia delicatula</i>	(abs., \leq med. ($104 \cdot 10^3/l$), > med.)
Groupe 1	<i>Fragilaria</i> spp., <i>Navicula pelagica</i> , <i>Plagiogramma</i> spp.	(abs., \leq med. ($72 \cdot 10^3/l$), > med.)
Aste jap	<i>Asterionella japonica</i>	(abs., \leq med. ($60 \cdot 10^3/l$), > med.)
Thal 1	<i>Thalassiosira decipiens</i> , <i>Thalassiosira levanderi</i> , <i>Thalassiosira subtilis</i>	(\leq med. ($46 \cdot 10^3/l$), > med.)
Para sul	<i>Paralia sulcata</i>	(\leq méd. ($44 \cdot 10^3/l$), > med.)
Nitz clo	<i>Nitzschia closterium</i>	(med. ($40 \cdot 10^3/l$), > med.)
Thaa nit	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	(\leq med. ($40 \cdot 10^3/l$), > med.)
Skel cos	<i>Skeletonema costatum</i>	(\leq med. ($36 \cdot 10^3/l$), > med.)
Nitz del ser	<i>Nitzschia</i> « <i>delicatissima</i> », <i>Nitzschia</i> « <i>seriata</i> »	(abs., < med. ($18 \cdot 10^3/l$), > med.)
Groupe 2	<i>Navicula</i> spp., <i>Pinnularia</i> spp., <i>Synedra</i> spp., diatomées naviculoides	(\leq med. ($14 \cdot 10^3/l$), > med.)
Cosi/Thal	<i>Coscinosira polychorda</i> , <i>Thalassiosira condensata</i> , <i>Thalassiosira granulata</i>	(\leq med. ($12 \cdot 10^3/l$), > med.)
Thal rot	<i>Thalassiosira rotula</i>	(\leq med. ($8 \cdot 10^3/l$), > med.)
Chae soc	<i>Chaetoceros socialis</i>	(abs., prés.)
Chae 2	<i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>Chaetoceros debilis</i>	(abs., prés.)
Thal nor	<i>Thalassiosira norsdenskioldii</i>	(abs., prés.)
Lept 1	<i>Leptocylindrus danicus</i> , <i>Leptocylindrus minimus</i>	(abs., prés.)
Laud bor	<i>Lauderia borealis</i>	(abs., prés.)
Rhiz 1	<i>Rhizosolenia faeroensis</i> , <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	(abs., prés.)
Chae spl	<i>Chaetoceros</i> spl.	(abs., prés.)
Rhiz sto	<i>Rhizosolenia stolterfothii</i>	(abs., prés.)
Rhiz 2	<i>Rhizosolenia setigera</i> , <i>Rhizosolenia pungens</i>	(abs., prés.)
Rhiz 3	<i>Rhizosolenia shrubsolei</i> , <i>Rhizosolenia styliformis</i>	(abs., prés.)
Chae 3	<i>Chaetoceros</i> spp.	(abs., prés.)
Cera pel	<i>Cerataulina pelagica</i>	(abs., prés.)
Bidd	<i>Biddulphia</i> spp.	(abs., prés.)
Nitz 1	<i>Nitzschia</i> spp.	(abs., prés.)
Gymn. Gyro	<i>Gymnodinium</i> spp., <i>Gyrodinium</i> spp.	(abs., prés.)
Dipl. Rhap	<i>Diploneis</i> spp., <i>Rhaphoneis</i> spp.	(abs., prés.)
Chae 1	<i>Chaetoceros compressus</i> , <i>Chaetoceros decipiens</i> , <i>Chaetoceros teres</i>	(abs., prés.)
Dinx, Hete	Dinoflagellés indéterminés, <i>Heterocapsa triquetra</i>	(abs., prés.)
Dity bri	<i>Ditylum brightwellii</i>	(abs., prés.)
Actn	<i>Actinopterychus senarius</i> , <i>Actinopterychus</i> spp.	(abs., prés.)
Peri	<i>Peridinium</i> spp.	(abs., prés.)
Euca zod	<i>Eucampia zodiacus</i>	(abs., prés.)
Guin fla	<i>Guinardia flaccida</i>	(abs., prés.)
Gyrs, Pleu	<i>Gyrosigma</i> spp., <i>Pleurosigma</i> spp.	(abs., prés.)
Dict spe	<i>Dictyocha speculum</i>	(abs., prés.)
Eugl	Euglénophytes	(abs., prés.)
Minu bip	<i>Minuscula bipes</i>	(abs., prés.)
Pror gra, mic	<i>Prorocentrum gracile</i> , <i>Prorocentrum micans</i>	(abs., prés.)

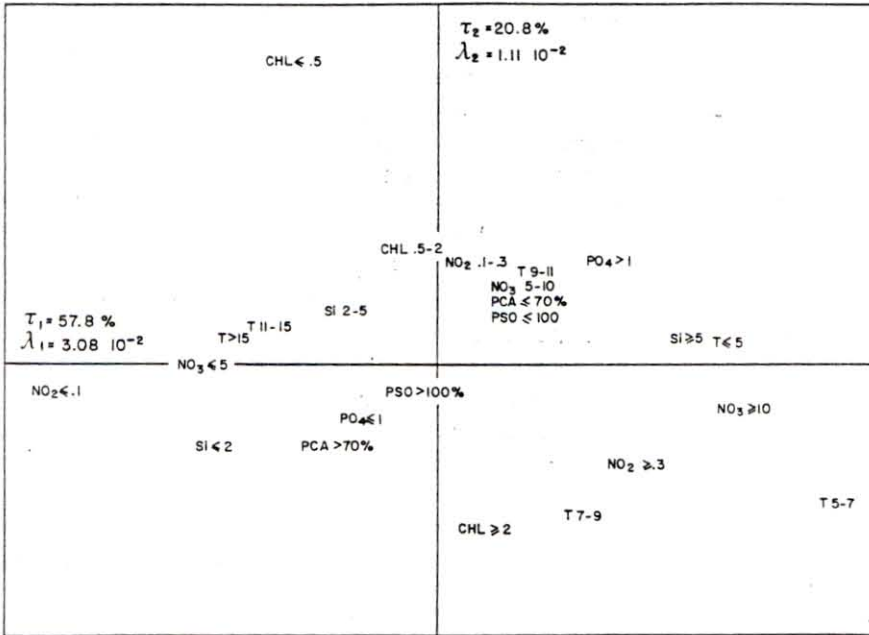


Figure 2

Projection des modalités des descripteurs sur le premier plan factoriel.

Positions of the logical modalities associated with environmental variables on the first two axes from the correspondence analysis.

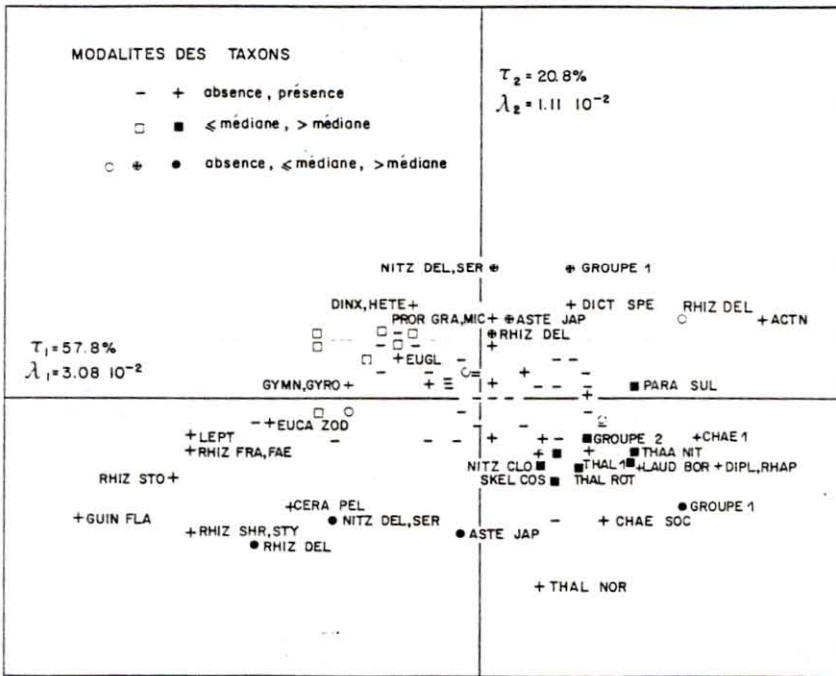


Figure 3

Configuration duale de la figure 2. Projection des modalités-espèces dans le sous-espace des descripteurs du milieu.

Dual configuration of figure 2. Each species is represented by the projection of its two (or three) modalities in the subspace of the environmental variables.

Avec l'installation des conditions estivales succède régulièrement à ces espèces un ensemble de Diatomées incluant typiquement plusieurs représentants du genre *Rhizosolenia* (cf. fig. 3), avec *Nitzschia « delicatissima »*, *Guinardia flaccida*, *Leptocylindrus* spp. Puis en fin d'été et en automne apparaissent les dinoflagellés (*Gymnodinium*, *Gyrodinium*), qui ne deviennent qu'exceptionnellement dominants. Enfin, la communauté hivernale est principalement formée de taxons présents tout au long de l'année, mais qui durant les autres saisons sont « masqués » par les espèces précédemment mentionnées, et qui ne deviennent prépondérants que du fait de la diminution des effectifs de celles-ci (ou de leur disparition). Ce sont par exemple *Paralia sulcata*, et surtout *Thalassionema nitzschioides* (qui est plutôt tardihivernale et susceptible de participer à la floraison printanière).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Avant d'aborder la discussion relative à la portée et aux limites des résultats, nous formulerons quelques précisions d'ordre technique.

— L'analyse des correspondances sous codage disjonctif possède deux attraits remarquables : le premier réside dans la souplesse de la méthode (qui permet de traiter ensemble des variables qualitatives et quantitatives), et le second, qui nous intéresse directement ici, est sa faculté de rendre compte de relations non linéaires entre variables quantitatives. En contrepartie, on sait d'une part que le remplacement d'une valeur numérique par une appartenance à un intervalle entraîne une perte d'information, et d'autre part que les discontinuités créées par la définition des modalités soulèvent quelques

difficultés, pour l'examen desquelles nous renvoyons le lecteur à Dessier et Laurec (1978); concernant ce point, signalons qu'un « codage flou » a été proposé par Gallego (1982), dans le but d'atténuer l'effet des discontinuités engendrées par le découpage en intervalles. Quant à la part d'arbitraire qui intervient dans le choix des bornes de ceux-ci, rappelons qu'elle est en partie compensée par la propriété d'équivalence distributionnelle.

— La description synthétique des cortèges floristiques que nous proposons complète les résultats déjà acquis dans d'autres régions de la Manche. Si l'on ne se réfère qu'à la récente étude de Maddock *et al.* (1981), on note que la dominance des péridiniens, qui caractérise le cycle saisonnier des eaux du large de la Manche Ouest (présence d'une thermocline), constitue la principale différence avec les successions observées sur les sites côtiers de la Manche orientale (absence de thermocline). En outre, au plan méthodologique, soulignons que l'analyse de Maddock *et al.* (*op. cit.*) est diachronique,

c'est-à-dire qu'elle ordonne les taxons selon leurs profils de variation temporelle. Ce point la distingue de notre approche, dans laquelle la dimension temporelle n'est pas explicitement introduite, et où le rapprochement des espèces procède d'une similitude entre variations d'abondance repérées par rapport à l'évolution de descripteurs de l'environnement. Cependant, même s'ils sont en ce sens assortis d'ambitions fonctionnelles, les résultats que nous présentons demeurent descriptifs, et ne permettent au mieux qu'une présomption de relations causales. On n'aborde donc pas ici la question du déterminisme des floraisons microphytoplanctoniques : on n'en connaît en effet que les modifications taxinomiques, mais on ignore les changements concomitants des propriétés physiologiques dont elles s'accompagnent : taux d'assimilation, de production, de croissance par exemple. Nous reprendrons ici l'opinion de Smayda (1973), selon laquelle la connaissance de ces propriétés permettra de ne plus restreindre le problème de la succession à un simple phénomène floristique.

RÉFÉRENCES

- Cooper L. H. N., 1933. Chemical constituents of biological importance in the English Channel, November 1930 to January 1932. I. Phosphate, silicate, nitrite and ammonia, *J. Mar. Biol. Assoc.*, **18**, 677-728.
- Crassous M. P., Erard E., Ryckaert M., 1981. Apparition des floraisons et successions saisonnières phytoplanctoniques sur quelques sites de la Mer du Nord, Manche et Atlantique, 2^e journées de la thermocéologie, 15-16 novembre 1979, EDF, Direction Équipement, 53-70.
- Dessier A., Laurec A., 1978. Le cycle annuel du zooplancton à Pointe-Noire (R. P. Congo). Description mathématique, *Oceanol. Acta*, **1**, 3, 285-304.
- Gallego F. J., 1981. Codage flou en analyse des correspondances, *Cah. Anal. Données*, **7**, 4, 413-430.
- Gros Ph., Ryckaert M., 1983. Étude de la production primaire phytoplanctonique dans les eaux littorales de la côte normande (Manche Orientale), *Oceanol. Acta*, **6**, 4, 435-450.
- Hulbert E. M., 1983. The capacity for change and the unpredictability of the phytoplankton of the East coast of the United States, *J. Plankton Res.*, **5**, 1, 35-42.
- Lebart L., Morineau A., Tabard N., 1977. *Techniques de la description statistique. Méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux*, Dunod éd., Paris, 351 p.
- 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**, 565-593.
- Smayda T. J., 1973. The growth of *Skeletonema costatum* during a winter-spring bloom in Narragansett Bay, Rhode Island, *Norw. J. Bot.*, **20**, 219-247.
- Williams W. T., Bunt J. S., John R. D., Abel D. J., 1981. The community concept and the phytoplankton, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **6**, 115-121.