

Organisation spatiale et modélisation écologique d'un peuplement phytoplanctonique de lagune (étang de Thau, France)

Phytoplankton
Peuplements
Pigments chlorophylliens
Modélisation écologique
Lagune méditerranéenne

Phytoplankton
Populations
Chlorophyll pigments
Ecological modelling
Mediterranean lagoon

Vincent JARRY ^a*, Guy-François FRISONI ^b et Pierre LEGENDRE ^c

^a Laboratoire d'Hydrobiologie marine et continentale, URA CNRS 1355, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 2, France.

^b Institut des Aménagements régionaux et de l'Environnement, Domaine de Lavalette, 1037, rue Jean-François Breton, 34090 Montpellier, France.

^c Département de sciences biologiques, Université de Montréal, C.P. 6138, Succ. A, Montréal, Québec H3C 3J7, Canada.

* *Nouvelle adresse*: Environnement Canada, Centre Saint-Laurent, 105, rue McGill, bureau 400, Montréal, Québec H2Y 2E7, Canada.

Reçu le 9/08/90, révisé le 9/04/91, accepté le 2/05/91.

RÉSUMÉ

Un échantillonnage systématique a été réalisé sur vingt stations à quatre périodes différentes de l'année (juin 1986, octobre 1986, février 1987 et mai 1987) dans l'étang de Thau. Des analyses multivariées (groupement, analyse en coordonnées principales) sur les dénombrements des espèces phytoplanctoniques ont permis de définir des zones homogènes dans l'étang et de caractériser celles-ci en fonction des taxons d'origine continentale ou marine. Les résultats permettent de comprendre l'importance de ces différents apports, et en particulier de mettre en relief l'aspect ponctuel des influences continentales, par opposition à l'influence plus globale de la mer.

Les conclusions tirées de l'étude taxonomique du peuplement sont confirmées par une modélisation statistique de la concentration de trois pigments chlorophylliens (chlorophylle *a*, chlorophylle *b* et chlorophylle *c*), dans laquelle les effets de différentes variables du milieu sont testés (salinité, filtration des coquillages, éléments nutritifs et hydrodynamisme).

Oceanologica Acta, 1991. **14**, 5, 473-488.

ABSTRACT

Spatial organization of a lagoon phytoplankton population (Thau lagoon, Hérault, France) under marine and continental influences

A systematic sampling of twenty stations was conducted over four periods within a year (June 1986, October 1986, February 1987, and May 1987) in Thau lagoon. Multivariate analyses (clustering, and principal coordinate analysis) were carried out on phytoplankton species counts. These analyses allowed homogenous areas within the lagoon to be identified and permitted the characterization of these areas in terms of the marine or continental origins of their phytoplankton taxa. The

results show the relative importance of each kind of input (marine, continental), and contrast the punctual influence of the continental inputs against the more global effects of the sea.

The conclusions drawn from the taxonomic portion of the study were confirmed by statistical modelling of three pigment concentrations (chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, and chlorophyll *c*) where their effect on various environmental variables (salinity, oyster filtration, nutrients, and hydrodynamic) were evaluated.

Oceanologica Acta, 1991. **14**, 5, 473-488.

INTRODUCTION

L'étude du phytoplancton, qui se situe à la base de la chaîne trophique de la plupart des écosystèmes aquatiques, est particulièrement importante dans ces zones d'interface que sont les lagunes littorales. Différents processus, tels que les crises dystrophiques (*malaïgues* en langue occitane), ou encore l'utilisation des algues par les coquillages d'élevage, y accentuent le rôle du phytoplancton (Jarry *et al.*, 1990). Dans les milieux lagunaires exploités par l'homme, il est fondamental de bien cerner le rôle de ce premier maillon, dans le but d'évaluer correctement les conséquences écologiques et environnementales des modifications d'origine anthropiques sur l'ensemble de la chaîne trophique (Amanieu *et al.*, 1989).

La nourriture des coquillages dans le bassin de Thau est constituée en majorité de diatomées (Lafont, 1986). Ce groupe est considéré comme ayant une bonne valeur alimentaire pour les coquillages. Par ailleurs, c'est parmi les diatomées et les dinoflagellés que l'on trouve les espèces de taille susceptible d'être retenue par les filtreurs. Les chlorophycées, souvent nanoplanctoniques, ont probablement un moindre rôle nutritionnel. Hormis ce possible intérêt conchylicole, nous ne négligeons pas l'intérêt scientifique, et en particulier écologique, Frisoni (1984) ayant montré la dominance des diatomées et des dinoflagellés en milieu lagunaire sous influence marine prépondérante, et la dominance des cryptophycées et chlorophycées en milieu plus confiné ou soumis à des apports d'eau douce.

Le premier objectif de ce travail, réalisé dans un étang situé à l'interface entre le milieu marin et le milieu continental (étang de Thau, Hérault, France), est de montrer que le rapport chlorophylle *c*/chlorophylle *a* est un bon indicateur de l'abondance des taxa d'origine marine tels que les diatomées pennées et centriques, qui correspondent à la plus grande partie du phytoplancton se développant dans l'étang, malgré le fait que certaines espèces accompagnatrices dans les zones peu profondes puissent être des diatomées pennées d'origines benthiques. Par ailleurs, le rapport chlorophylle *b*/chlorophylle *a* représenterait le phytoplancton d'origine continentale tel que les chlorophycées et les euglénophycées. Utilisant ces nouvelles variables synthétiques comme variables «à expliquer» dans une modélisation de type causal, nous voulons montrer ensuite que les variations d'abondance des taxa d'origines marine et continentale ne sont pas explicables par les mêmes variables environnementales.

Plusieurs facteurs de l'environnement peuvent influencer

la répartition spatiale du phytoplancton: les éléments nutritifs (Sanders *et al.*, 1987 ; Sakshaug et Olsen, 1986 ; Elrifi et Turpin, 1987 ; Kokkinakis et Wheeler, 1987 ; Caraco *et al.*, 1987), la turbidité (Fisher *et al.*, 1988), l'hydrodynamique (Therriault et Platt, 1981 ; Therriault *et al.*, 1978 ; Millet, 1989), la prédation (Riemann *et al.*, 1988), la lumière (Fréchette et Legendre, 1982 ; Pennock, 1985). Il devient donc difficile de favoriser une seule variable pour expliquer le fonctionnement du sous-système phytoplanctonique. Par ailleurs, on ne peut non plus considérer l'ensemble du phytoplancton comme une variable homogène de l'environnement, *via* par exemple la biomasse phytoplanctonique totale exprimée en termes de chlorophylle *a*. L'étude taxonomique par discrimination pigmentaire est rendue nécessaire pour atteindre une meilleure compréhension de ce compartiment, car il semble évident que les différents groupes taxonomiques ont des besoins écologiques différents. Par exemple, on peut poser l'hypothèse que les organismes pélagiques stricts tels que les diatomées auraient, face à l'hydrodynamisme, un comportement différent des flagellés tels que les chlorophycées (Sournia, 1982).

Cette étape descriptive a été complétée ici par une comparaison entre les répartitions spatiales des pigments (la chlorophylle *a* et les rapports chlorophylle *b*/chlorophylle *a* et chlorophylle *c*/chlorophylle *a*), et la répartition des peuplements phytoplanctoniques dans l'étang. Elle nous permet de valider l'étude pigmentaire comme approche taxonomique de la structure d'un peuplement phytoplanctonique.

Nous avons modélisé trois variables à expliquer, soit la biomasse totale (sous forme de concentration de chlorophylle *a*) et les rapports chlorophylle *b*/chlorophylle *a* et chlorophylle *c*/chlorophylle *a*, en tant qu'indicateurs des grands groupes taxonomiques du phytoplancton. Nous pourrions accessoirement tester différentes hypothèses sur l'écologie du phytoplancton de l'étang de Thau et, grâce à ces résultats, mieux comprendre l'organisation de l'ensemble du peuplement phytoplanctonique.

Plusieurs modèles ont été proposés pour expliquer les variations d'abondance du phytoplancton (Harris, 1980 ; Dauta et Capblancq, 1985 ; Zimmerman *et al.*, 1987 ; Lung et Paerl, 1988 ; Keller, 1989). On peut classer ces modèles en deux grandes catégories : les modèles régressifs et les modèles mécanistes (Keller, 1989). Les modèles régressifs peuvent relever de l'approche corrélative ou de l'approche explicative (*sensu* Gold, 1977), selon le soin apporté dans le choix des variables explicatives ; nous avons choisi l'analyse des coefficients de direction, qui appartient à

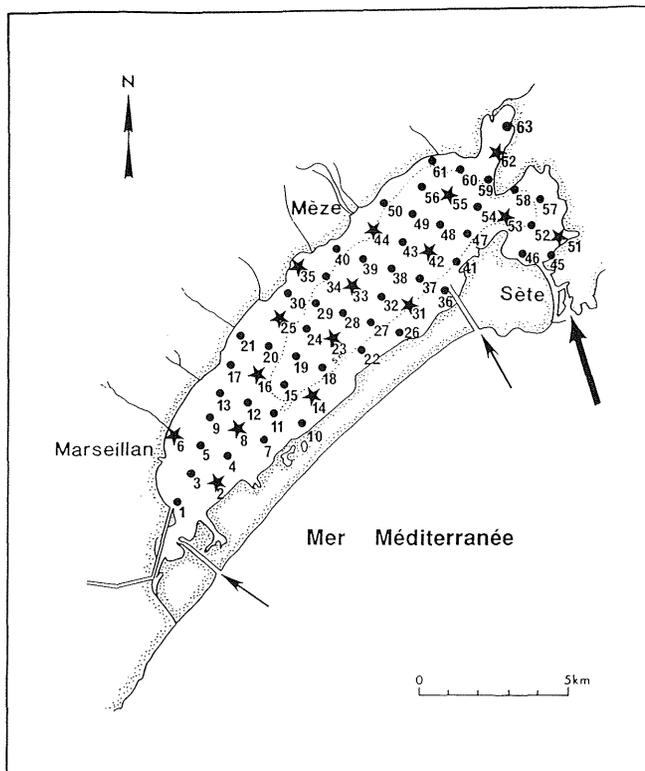


Figure 2

Position des 63 stations d'échantillonnage du programme Écothau de 1986-1987. Les étoiles sur la carte représentent les stations utilisées pour l'étude des peuplements phytoplanctoniques, tandis que les chiffres représentent le numéro de la station. Les flèches indiquent les communications avec la mer, la flèche la plus grosse représente les canaux de Sète, principale entrée d'eau dans l'étang de Thau.

Localization of the 63 sampling stations (numbers 1 to 63) from the Ecothau 1986-1987 programme. The stars represent stations where phytoplankton samples were taken. Arrows indicate openings to the sea, the largest indicates the beginning of the Sète canals, the main seawater entry point.

3°31'50" à 3°42'30" de longitude Est, et de 43°20' à 43°28' de latitude Nord, derrière un cordon littoral (lido) édifié entre le mont Saint-Clair et le cap d'Agde. Les échanges avec la mer sont possibles grâce à trois ouvertures, mais la majorité des échanges se fait à l'Est, par l'intermédiaire des canaux du port de Sète. Le bassin versant est petit (à peine 30 km²), et il s'écoule par dix petits cours d'eau de 3 à 12 km de longueur. A ces tributaires, on doit ajouter le canal du Midi au Sud-Ouest, le canal du Rhône à Sète au Nord-Est, et une source subaquatique, La Bise, débouchant au Nord, dans la crique de l'Angle, au fond d'un gouffre de 30 m. Il faut noter, en terminant, la présence de parcs conchylicoles recouvrant un cinquième de la superficie totale de l'étang (fig. 1 b). Une description plus détaillée est disponible dans Amanieu *et al.* (1989), ainsi qu'une étude sur le fonctionnement hydrodynamique de l'étang de Thau, dans Millet (1989)

Échantillonnage

Les quatre campagnes d'échantillonnage ont été réalisées les 17 juin 1986, 21 octobre 1986, 6 février 1987 et 19 mai 1987, ce qui correspond aux situations les plus différentes de l'année. A chaque sortie, les 63 stations, réparties selon

un maillage carré de 1 km de côté, sont prospectées, le matin, dans un délai de 4 à 6 heures par trois bateaux opérant simultanément. Les prélèvements sont effectués à 50 cm sous la surface, à l'aide de bouteilles Niskin. Un sous-ensemble systématique de seize stations (indiqué par des étoiles sur la fig. 2), distantes de 2 km, ont été utilisées pour l'analyse taxonomique du phytoplancton.

Pigments chlorophylliens

Nous avons adopté une méthode spectrofluorométrique précise et sélective pour le dosage des chlorophylles et de leurs produits de dégradation (Neveux et Panouse, 1987). Les teneurs en chlorophylle *a* représentent la biomasse totale du phytoplancton. De leur côté, les proportions relatives des différentes chlorophylles *a*, *b*, *c* donnent des informations sur les principales composantes des communautés puisque, à l'exception de quelques prasinophycées qui contiendraient à la fois de la chlorophylle *b* et de la chlorophylle *c* (Wilhelm *et al.*, 1986), ces deux pigments se distribuent de manière indépendante dans le règne végétal. La chlorophylle *b* indique la présence d'algues vertes (chlorophycées, prasinophycées ou euglénophycées), alors que tous les autres groupes (diatomées, cryptophycées, dinophycées, chrysophycées) contiennent de la chlorophylle *c*.

Un maximum de précautions est pris pour protéger les pigments de la lumière durant les différentes étapes de l'opération. La méthode comporte les stades suivants:

- filtration de 50 ml sur membrane en fibre de verre Whatman GF/F ;
- broyage manuel du filtre dans l'acétone à 90 % ;
- extraction à 5 °C pendant deux heures ;
- centrifugation de 5 minutes à 3000 t/mn⁻¹ ;
- mesure de la fluorescence de l'extrait sur un spectrofluorimètre Aminco-Bowman à six couples de longueurs d'onde, correspondant aux maximums d'excitation et d'émission de chaque pigment.

L'interprétation des données est un peu plus complexe. D'abord parce qu'à concentration équivalente, la biomasse associée à la chlorophylle *b* est plus faible que celle associée à la chlorophylle *c*, le rapport chlorophylle *b*/chlorophylle *a* par cellule étant généralement plus élevé que le rapport chlorophylle *c*/chlorophylle *a*. Ensuite parce qu'en cas d'abondance de cyanobactéries à phycobilines, ces rapports chlorophylle *b*/chlorophylle *a* et chlorophylle *c*/chlorophylle *a* s'abaissent, car ce groupe ne possède pas de chlorophylles accessoires (*b* et *c*).

Communautés phytoplanctoniques

La composition spécifique des peuplements a été analysée à seize stations, représentées par des étoiles sur la figure 2 (maillage 2 km) ; fixés au lugol, les échantillons ont été étudiés par la méthode d'Utermöhl au microscope inversé. Au total, 76 taxons ont été observés lors de cette étude, représentant cinq familles et 68 genres ; 50 taxons ont pu être identifiés à l'espèce. Après élimination des taxons

rare (moins de 5 % d'occurrence), 24 taxons ont été retenus pour l'analyse statistique, dont 12 déterminations à l'espèce, 10 au genre et 2 à la famille.

Pré-traitement de données

Cartes de répartition des différentes variables

Nous avons employé une méthode d'interpolation numérique, le krigeage (Matheron, 1970), basée sur la modélisation de l'évolution de la variance en fonction de l'espace (semi-variogramme). L'interpolation cartographique (voir fig. 4, 5 et 6) a été effectuée en utilisant le modèle de semi-variogramme, qui résume le mieux l'ensemble de l'information sur la variable étudiée dans l'espace (progiciel UNIMAP, European Software Contractors A/S).

Partition de l'étang en zones homogènes

Nous avons utilisé le coefficient de Steinhaus (Legendre et Legendre, 1984) comme mesure de ressemblance entre les stations. La matrice ainsi obtenue attribue un niveau de ressemblance entre 1 et 0 à chaque paire de stations. Par la suite, nous avons réalisé les groupements par agglomération hiérarchique à liens intermédiaires au niveau de connexité de 0,75 (Legendre et Legendre, 1984). Cette méthode permet de créer des groupes de stations homogènes quant à leur composition taxonomique. Ces groupes ont permis d'établir une cartographie des peuplements phytoplanctoniques de l'étang (voir fig.7).

Ordination

Nous avons utilisé les coordonnées principales comme méthode d'ordination (Gower, 1966 ; Legendre et Legendre, 1984). Elle permet, à partir de la matrice de similarité, de situer les objets (stations) dans un espace de dimensions réduites, qui préserve le mieux possible les relations de ressemblance entre les objets par rapport à un système d'axes. Nous avons calculé des corrélations non-paramétriques (*tau* de Kendall) entre les coordonnées des trois premiers axes de l'analyse en coordonnées principales et les taxa étudiés. Le but de cette analyse est d'identifier

un (ou plusieurs) taxon(s) responsable(s) de la position des stations dans l'espace réduit des coordonnées principales, et ainsi expliquer la composition taxonomique de l'étang (fig. 7). Les programmes utilisés font partie du progiciel «R» (Legendre, 1985).

Modélisation écologique

Le modèle présenté sur la figure 3 tente de schématiser de façon holistique les variables du milieu pouvant expliquer l'évolution de la biomasse chlorophyllienne de l'étang de Thau. Ce modèle n'a pas la prétention d'être exhaustif ; il prend en compte des variables abiotiques et biotiques, et n'est ni un modèle «ascendant», ni un modèle «descendant». Ce sont les résultats obtenus pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage qui nous permettront de décider si les variables dites «inférieures» (telles que l'hydrodynamique) ont un rôle explicatif prépondérant par rapport aux variables dites «supérieures» (telles que les prédateurs). Nous laisserons donc parler les données, tel que suggéré par Amanieu *et al.* (1989). Les données brutes ont été transformées pour rendre linéaires les relations entre les variables à expliquer et les variables explicatives.

Variables à expliquer

Les variables dépendantes des modèles sont la chlorophylle *a*, le rapport chlorophylle *b*/chlorophylle *a* et le rapport chlorophylle *c*/chlorophylle *a*.

La chlorophylle *a* est considérée comme un bon estimateur de la biomasse phytoplanctonique. C'est la principale variable à expliquer dans cette étude. C'est une variable qui évalue la quantité de phytoplancton disponible ou présent dans l'étang, sans toutefois donner d'indication quant aux groupes taxonomiques en présence, ni sur l'origine continentale ou marine des algues. Pour pallier cette lacune, nous modéliserons les rapports chlorophylle *b*/chlorophylle *a* et chlorophylle *c*/chlorophylle *a*, qui sont marqueurs de groupes taxonomiques de différentes origines. L'étude descriptive des répartitions spatiales des peuplements phytoplanctoniques lors de ces quatre campagnes (voir paragraphe «Répartition spatiale des peuplements phytoplanc-

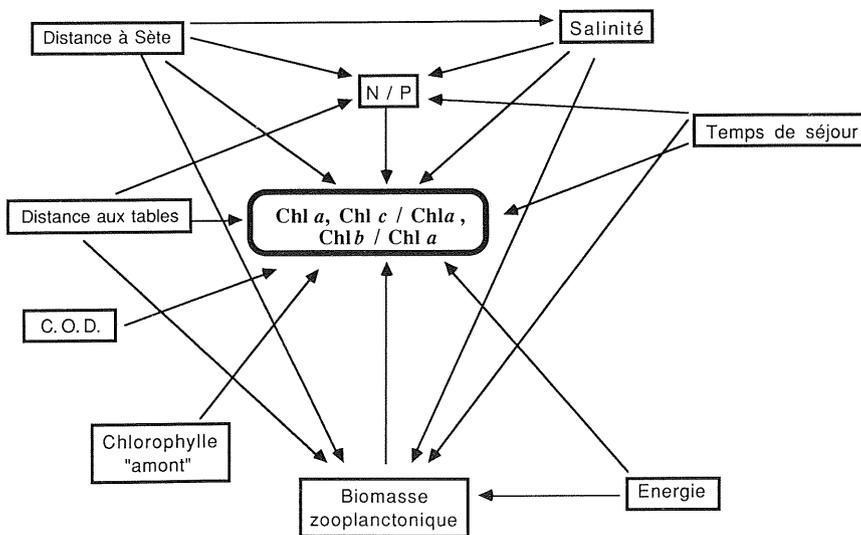


Figure 3
Schéma du modèle explicatif de la biomasse phytoplanctonique de l'étang de Thau. Les résultats obtenus par le calcul des coefficients de direction sont disponibles dans le tableau.

Schematic diagram of the explanatory model of the phytoplankton biomass from Thau lagoon. The results obtained through computation of the direction coefficients are indicated in the Table.

toniques et des pigments chlorophylliens» ci-dessous) nous permet de poser comme hypothèse de fonctionnement de l'étang que les espèces ayant de fortes concentrations de chlorophylle *c* (rapport chlorophylle *c*/chlorophylle *a* élevé) seraient principalement des diatomées centriques d'origine marine, et que c'est ce groupe qui contribue le plus à la biomasse totale de l'étang (Hénard, 1978 ; Frisoni, 1984 ; Laffont, 1986).

Variables explicatives

• La distance à Sète

La principale communication avec la mer étant les canaux de Sète, nous avons voulu quantifier l'importance de cet apport, autant du point de vue de l'apport en biomasse dans l'étang que de celui de l'apport taxonomique, et par conséquent, tester si les espèces marines sont plus aptes à profiter des conditions lagunaires que les espèces continentales. Le choix des canaux de Sète comme indicateurs se justifie par le fait que le débit de ces canaux est dix à vingt fois supérieur à toutes les autres sources d'apport (Masbernat, 1987). Cette distance est pondérée par le sens et le trajet des courants définis par Millet (1989). Ceci nous permet d'affiner la notion de distance en tenant compte de l'hydrodynamisme de l'étang.

• Le rapport N/P

Les auteurs ont pris l'habitude depuis plusieurs années d'étudier les éléments nutritifs sous forme de rapport N/P. Le rôle des éléments nutritifs dans la croissance des algues est assez mal compris en eau saumâtre (Caraco *et al.*, 1987 ; Caraco, 1988 ; Paashe et Erga, 1987). Nous avons utilisé pour nos calculs le rapport azote minéral total (NO₂, NO₃, NH₄) sur phosphate (PO₄) tel que proposé par Picot *et al.* (1989). Cette variable permet d'évaluer le rôle des éléments nutritifs sur la croissance des algues.

• La salinité

Elle est utilisée pour quantifier et tester l'effet des changements majeurs dans les conditions environnementales globales de l'étang, par exemple la dessalure, phénomène au cours duquel la salinité chute à cause d'un apport d'eau continentale. Il s'agit également pour nous d'une façon de quantifier les apports du bassin versant n'ayant pas, comme pour les apports marins, une source privilégiée. En effet, une bonne partie des apports continentaux arrive sous forme de ruissellement ou *via* une multitude de petits tributaires temporaires pour lesquels nous ne possédons aucune quantification. Le tributaire permanent le plus important de Thau (La Vène) est situé dans la crique de l'Angle.

• Temps de séjour

Cette variable est tirée du modèle hydrodynamique défini par Millet (1989), et correspond à une fonction inverse de la vitesse du courant à l'intérieur des cellules, ou unités cartographiques, utilisées par Millet pour sa modélisation. Le maillage utilisé par Millet n'a pas la même taille que

celui adopté pour notre échantillonnage ; ainsi une à trois de nos stations peuvent être incluses dans une seule des cellules de Millet (1989). Nous avons donc attribué à chacune des stations appartenant à la même cellule de Millet (1989), la valeur de temps de séjour correspondante de la cellule. Cette variable peut permettre d'estimer le taux de sédimentation à chacune des stations, si on suppose que lorsque le temps de séjour augmente, les algues sont plus sujettes à sédimenter. Nous tenterons donc, par cette variable, de tester le rôle de la sédimentation sur la concentration de la biomasse. Nous pouvons également poser l'hypothèse que, là où le temps de séjour est long, les algues peuvent compléter leur cycle de reproduction, et ainsi permettre une accumulation plus grande de biomasse, indépendamment des phénomènes de sédimentation.

• Énergie mécanique

Outre la prise en compte du temps de séjour comme variable physique du milieu, nous utiliserons également l'énergie caractéristique de la cellule mesurée par simulation mathématique (Millet, 1989). Cette variable traduit un potentiel global d'échange. Millet (1989) l'utilise pour faire ressortir l'organisation spatiale du fonctionnement hydrodynamique du bassin. Dans notre cas, elle sera utilisée comme indice des échanges verticaux, surtout à faible vitesse. On peut penser qu'une zone à temps de séjour long (donc à vitesse faible) sera caractérisée par un fort taux de sédimentation ; rien ne nous indique, cependant, qu'à faible vitesse la colonne d'eau ne soit pas soumise à des échanges verticaux, ce qui pourrait diminuer le taux de sédimentation. Le temps de séjour et l'énergie potentielle ont donc des effets additifs sur la sédimentation.

• Chlorophylle «amont»

Cette variable correspond à la quantité de chlorophylle arrivant à une station. Elle est obtenue en utilisant les débits calculés par Millet (1989) et les concentrations en chlorophylle pour chacune des cellules voisines. Cette variable nous permet de visualiser l'importance des apports en chlorophylle sur les concentrations mesurées à chacune des stations, et de prendre en compte l'effet de l'hydrodynamisme sur le transport du phytoplancton dans l'étang.

• Carbone organique dissous (COD)

Bien que le phytoplancton soit principalement autotrophe, certains groupes, tels que les euglénophycées et les cryptophycées, peuvent changer de mode trophique. Nous voulions savoir, par l'utilisation de cette variable, si des changements taxonomiques dans la communauté phytoplanctonique pourraient se quantifier par une relation significative avec cette ressource du milieu. Cette variable nous permet de tester également l'existence d'un mode hétérotrophe non planctonique dans le phytoplancton de Thau.

• Zooplancton

Nous avons inclus les niveaux trophiques supérieurs comme variables explicatives. Nous avons utilisé la bio-

masse zooplanctonique (Jouffre, 1990) pour tester le rôle de cette variable dans le contrôle des variations d'abondance du phytoplancton, le zooplancton représentant un prédateur privilégié du phytoplancton.

. Distance aux tables conchylicoles

Cette variable nous permet de tester l'effet de la prédation par les coquillages d'élevage sur la biomasse phytoplanctonique. Pour chacune des stations, nous avons calculé la distance au centre de la zone conchylicole la plus proche (voir fig. 1 b). Nous supposons, par notre méthode de calcul de cette variable, que l'effet de la prédation des coquillages diminue avec la distance. La biomasse des coquillages présente au moment de l'échantillonnage n'a pas été retenue dans le calcul de cette variable explicative, car les données disponibles nous semblaient trop imprécises. En ce sens, notre variable «distance aux tables» est biaisée, car les zones B et C de la figure 1 b, moins profondes, sont nécessairement moins chargées en biomasse de coquillages. Nous croyons cependant que l'utilisation

de variables où les pondérations et les *a priori* sont réduits au minimum permet en général une interprétation plus sereine des résultats.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Répartition spatiale des peuplements phytoplanctoniques et des pigments chlorophylliens

Juin 1986

Un gradient bien défini de Marseillan à Sète (de 0,7 à 5,0 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) est observé pour la chlorophylle *a* (fig. 4). Un gradient du même type est observé pour le rapport Chl *c*/Chl *a* (de 0,0 à 0,155), en plus d'un gradient moins fort du lido vers le continent (fig. 5). Pour le rapport Chl *b*/Chl *a* (fig. 6), on observe au contraire un gradient de Sète vers Marseillan (0,0 à 0,23).

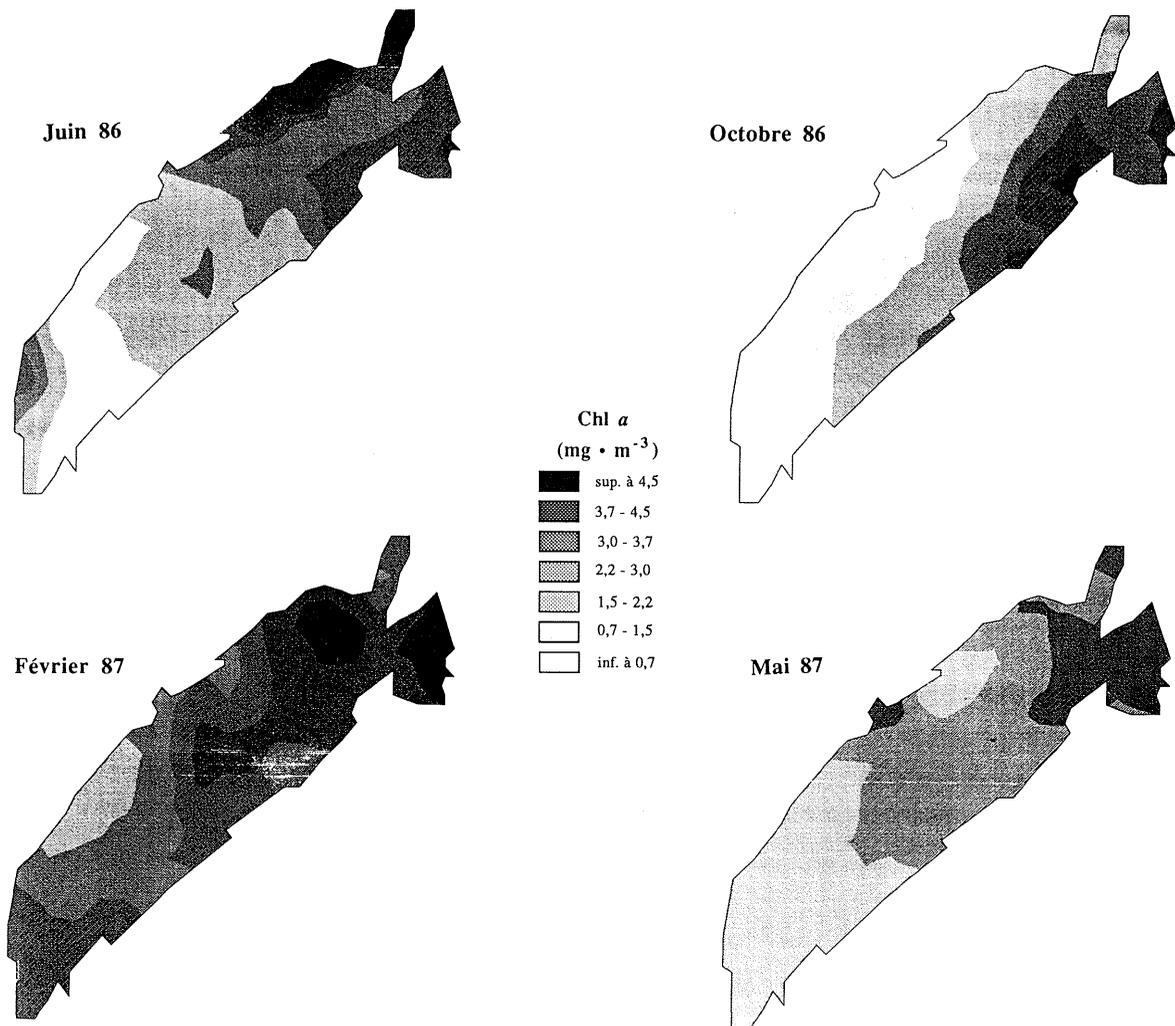


Figure 4
Cartographie (par interpolation) de la chlorophylle *a* pour les quatre campagnes d'échantillonnage (juin 1986, octobre 1986, février 1987 et mai 1987).

Interpolation mapping of chlorophyll-*a* for the four sampling surveys (June 1986, October 1986, February 1987 and May 1987).

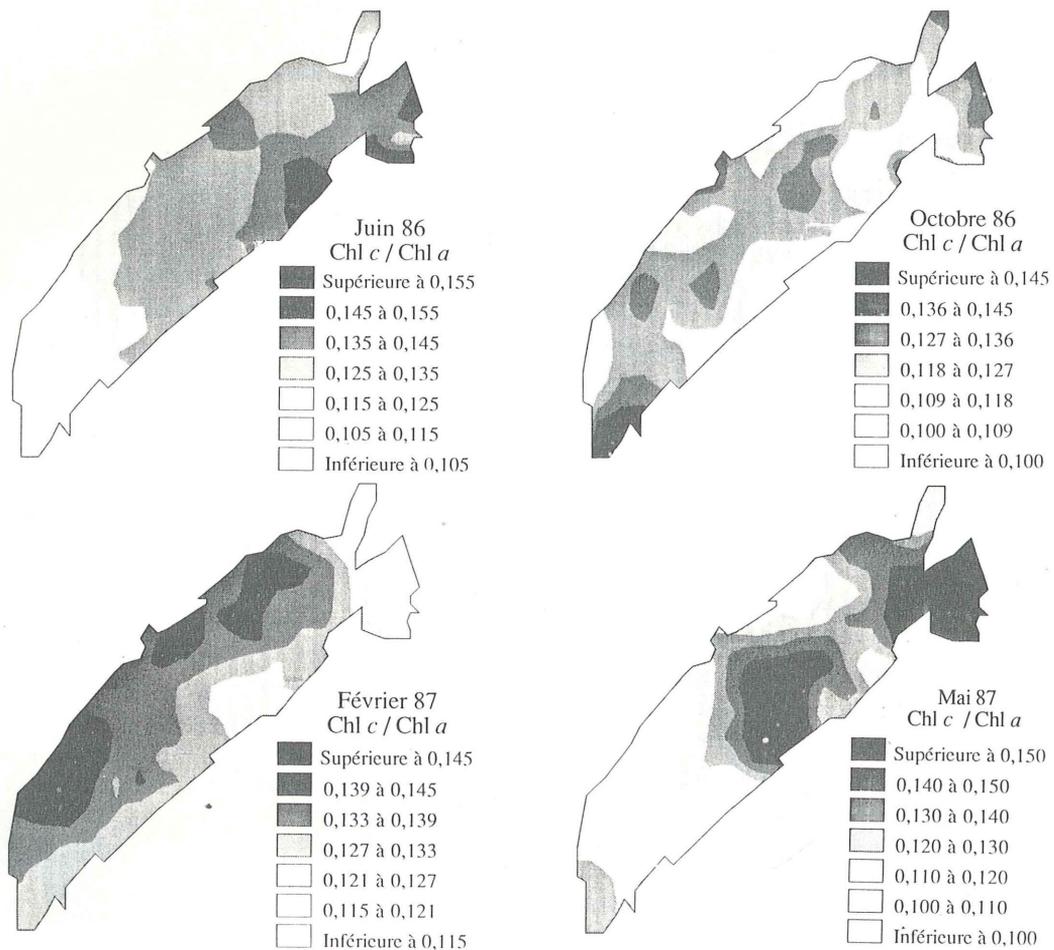


Figure 5

Cartographie (par interpolation) de la chlorophylle c / chlorophylle a pour les quatre campagnes d'échantillonnage (juin 1986, octobre 1986, février 1987 et mai 1987).

Interpolation mapping of chlorophyll-c/chlorophyll-a for the four sampling surveys (June 1986, October 1986, February 1987 and May 1987)

Le peuplement très diversifié (indice de Shannon ≥ 3 dans le nord-ouest de l'étang, entre 22 et 28 taxons par station) est cependant marqué par la dominance (abondance cellulaire supérieure à 50 % du peuplement) de deux taxons : la diatomée centrique *Chaetoceros lacinosus* et le groupe des cryptophycées. La cartographie des peuplements issue d'un groupement par agglomération hiérarchique à liens intermédiaires (établie à la base des 24 espèces d'occurrence supérieure à 5 %) permet de distinguer trois types de peuplement (fig. 7). Dans la région de Sète et la majeure partie du grand étang (zone C), le phytoplancton est composé essentiellement de diatomées centriques ou pennées d'origines marines. Le long de la rive nord apparaissent (zone B) des peuplements à nanoflagellés (cryptophycées et chlorophycées). Ponctuellement, au débouché de certains apports d'eau douce, les chlorophycées continentales arrivent à constituer l'essentiel du phytoplancton (zone A), l'influence de ces dernières restant cependant limitée. On observe une étroite concordance entre la présence des peuplements à diatomées marines et les maxima de biomasse chlorophyllienne. Ces derniers correspondent également à des valeurs élevées du rapport chlorophylle c/chlorophylle a.

Octobre 1986

La Chl a (fig. 4) présente deux gradients croisés : de Marseillan à Sète et du continent au lido, variant dans des concentrations beaucoup plus faibles qu'en juin 1986 (0,5 à 3,7 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$). La répartition du rapport Chl c/Chl a est de type agrégative, avec des valeurs faibles (0,07 à 0,15), ne variant que très peu (fig. 5). Le rapport Chl b/Chl a (fig. 6) est relativement homogène, avec un maximum dans la région du port de Mèze. La gamme est encore plus faible que pour juin 1986 (0,01 à 0,15). La diversité spécifique moyenne est plus faible qu'en juin, et suit un gradient de Marseillan à Sète, l'indice de Shannon variant de 0,5 à 2,3. Au total, toutes stations confondues, 52 taxa ont été identifiés (7 à 18 taxa par station); le peuplement est donc moins riche et légèrement moins diversifié qu'en juin (indice de Shannon $\leq 2,39$).

L'essentiel du peuplement (60 à 100 %) est représenté par des nanoflagellés (chlorophycées et cryptophycées). Selon la méthode de groupement précédemment utilisée (fig. 7), on peut distinguer deux types de peuplement : au sud-ouest cohabitent des diatomées marines (*Thalassionema nitz-*

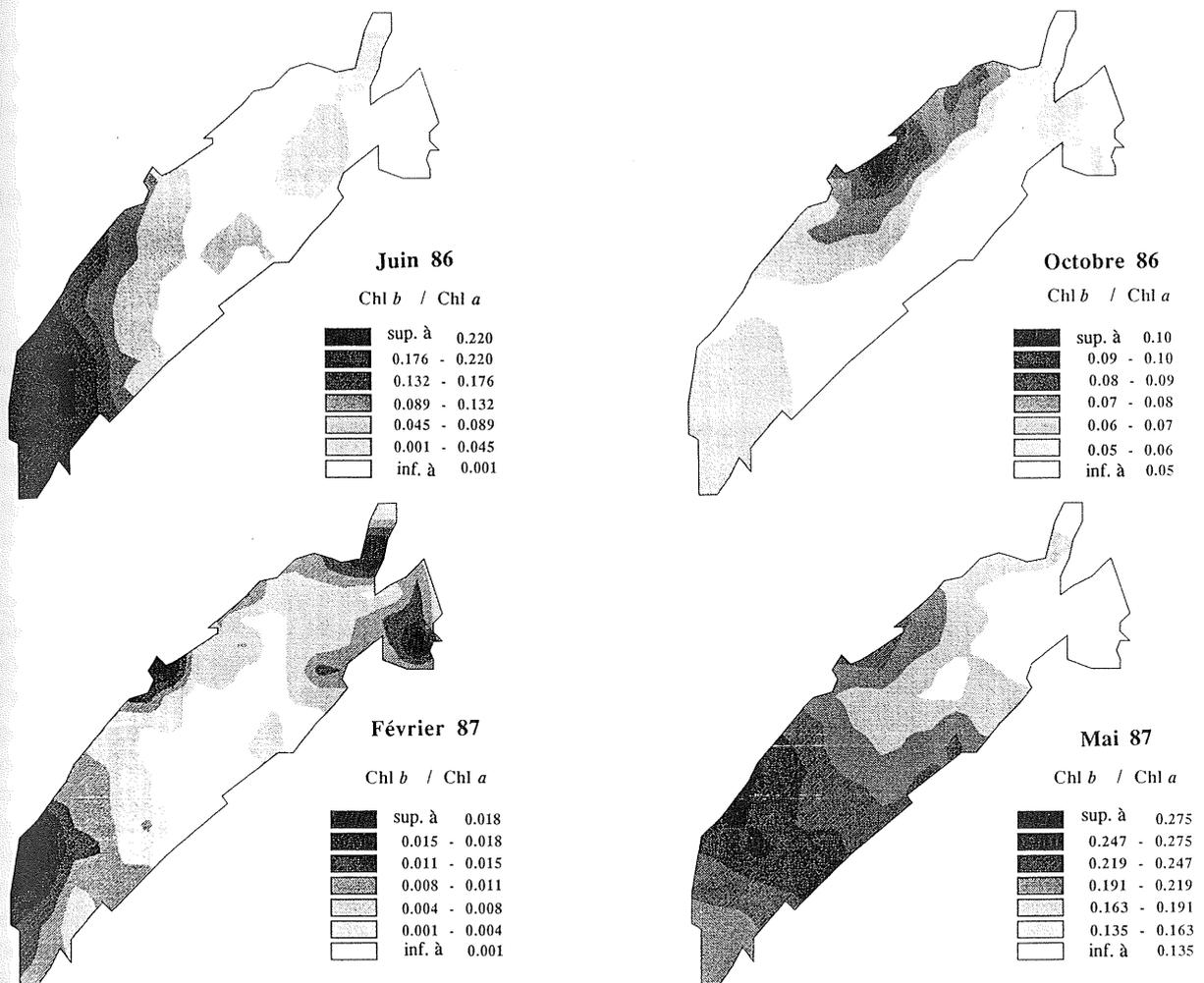


Figure 6

Cartographie (par interpolation) de la chlorophylle *b*/chlorophylle *a* pour les quatre campagnes d'échantillonnage (juin 1986, octobre 1986, février 1987 et mai 1987).

Interpolation mapping of chlorophyll-*b*/chlorophyll-*a* for the four sampling surveys (June 1986, October 1986, February 1987 and May 1987).

shoides, *Grammatophora marina*) et des taxons plus ubiquistes, fréquents en milieu lagunaires, comme les diatomées du genre *Navicula* et surtout les dinoflagellés *Gymnodinium* et *Amphidinium*, nettement dominants ; à l'autre extrémité de l'étang, le peuplement, bien que différent, présente également un caractère composite, avec des diatomées d'origines marines (*Coscinodiscus granii*) et des flagellés d'origine continentale ou lagunaire (cryptophycées et euglénophycées). L'abondance des flagellés peut être considérée comme caractéristique du peuplement automnal de l'étang (Tournier et Pichot, 1987).

Février 1987

La Chl *a* (fig. 4) présente les plus fortes concentrations moyennes (1,7 à 4,7 mg · m⁻³) sur un gradient de Marseillan à Sète. Un gradient Marseillan-Sète est également observé pour le rapport Chl *c*/Chl *a* (fig. 5), mais présentant une gamme de variation faible (0,011 à 0,150). Le rapport Chl *b*/Chl *a* (fig. 6) est très faible, sans véritable gradient, n'ayant des valeurs palpables que dans les zones d'apport continental : Marseillan, Mèze, crique de l'Angle et canal du Rhône à Sète. La diversité est très faible et rela-

tivement homogène sur tout l'étang (indice de Shannon 0,04 à 1,60). Au total, 36 taxa ont été identifiés dans l'ensemble des stations, et on compte de 4 à 18 taxa par station. C'est de loin le peuplement le plus pauvre observé lors des quatre campagnes d'échantillonnage.

L'analyse multivariable permet de distinguer quatre zones de peuplement (fig. 7). Les deux principales (A et B) partagent l'étang selon un axe transversal, correspondant en fait à une floraison de *Skeletonema costatum*, diatomée marine qui se développe fréquemment en zone de dessalure (25 ‰). Seule l'abondance plus forte de *S. costatum* et la présence d'espèces accompagnatrices (*Surirella* sp., *Coscinodiscus granii*), dans le secteur de Marseillan, distinguent les deux zones entre elles. Dans la crique de l'Angle (groupe C) et au débouché du canal du Rhône à Sète (groupe D), la présence respective de cryptophycées et de chlorophycées marque une influence continentale ; celle-ci est liée à l'abondance de pluies et de neige dans les jours précédant la campagne. Cette influence reste pourtant limitée, et la floraison de diatomées peut être considérée comme étendue à l'ensemble de la lagune. Ce phénomène est particulièrement courant en hiver sur le bassin de Thau (Hénard, 1978 ; Tournier et Pichot, 1987).

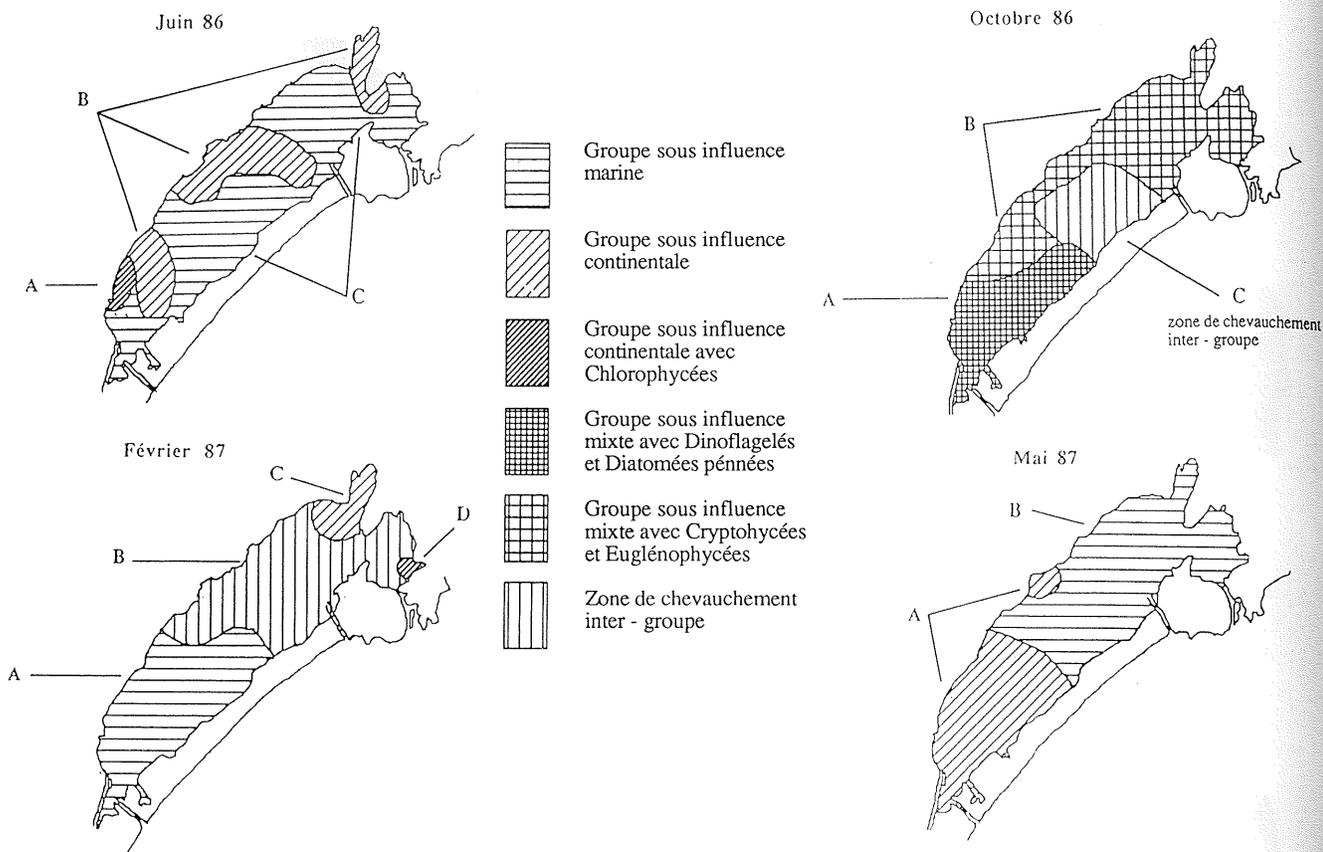


Figure 7

Cartographie (groupements par agglomération hiérarchique) des peuplements phytoplanctoniques de l'étang de Thau pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage (juin 1986, octobre 1986, février 1987 et mai 1987).

Spatial distribution (hierarchical cluster analysis) of the Thau lagoon phytoplankton communities for each of the four sampling surveys (June 1986, October 1986, February 1987 and May 1987).

Mai 1987

La chlorophylle *a* (fig. 4) présente un faible gradient de Marseillan à Sète, avec une concentration moyenne un peu plus faible que lors des trois autres campagnes (0,9 à 2,9 mg • m⁻³). Le rapport Chl *c*/Chl *a* présente (fig. 5) un gradient de Marseillan à Sète de gamme moyenne (0,078 à 0,150), avec de fortes valeurs dans le centre de l'étang. Le rapport Chl *b*/Chl *a* (fig. 6) présente les plus forts rapports observés (0,0 à 0,375) le long d'un gradient Sète-Marseillan. La diversité spécifique se situe dans la moyenne des résultats observés (indice de Shannon variant de 0,5 à 3,0) suivant par contre un gradient continent-lido. Un total de 40 taxons toutes stations confondues a été identifié, 5 à 15 taxons différents étant répertoriés par station.

La nature des peuplements, en particulier le développement de *Chaetoceros lacinosus* dans la région de Sète, rappelle beaucoup la situation observée en juin 1987. La répartition des différentes zones est cependant plus tranchée (fig. 7), et les deux extrémités de l'étang se distinguent nettement. Dans le secteur de Marseillan, on observe la présence d'un dinoflagellé (*Peridinium quinquecorne*), fréquent en milieu lagunaire, dont la présence en eau douce a déjà été signalée. Il est accompagné de chlorophycées et d'un euglène (*Eutrepsiella* sp.), marquant sans doute une influence

continentale. Dans le secteur de Sète, *C. lacinosus*, qui représente jusqu'à 78 % du peuplement, et d'autres diatomées marines (*Coscinodiscus granii* et *Nitzschia pungens*), témoignent d'une influence prépondérante de la mer au travers des canaux du Port de Sète.

Toutes campagnes confondues

L'analyse multivariable portant sur les quatre campagnes permet de distinguer deux grandes zones de peuplement phytoplanctoniques dans l'étang de Thau (Jarry, 1990). Au Nord-Est, le peuplement est marqué par la fréquence et la dominance des diatomées marines. Au Sud-Ouest, les diatomées marines sont toujours présentes, mais on observe l'abondance des flagellés (nanoflagellées, euglénophycées, dinoflagellés), groupes ubiquistes fréquents en milieu lagunaire pour lesquels une influence de l'eau douce, bien que limitée (présence de chlorophycées), ne soit pas à exclure. Dans la crique de l'Angle, le peuplement, comparable au précédent, s'en distingue par la dominance des cryptophycées (Jarry, 1990). Cette partition de l'étang selon un axe nord-sud se superpose au niveau bathymétrique de -5 m et correspond à une zonation hydrodynamique, observée par Millet (1988). Dans les parties profondes, où l'énergie hydrodynamique est élevée, le phytoplancton témoigne d'une influence marine prépondérante.

Dans les secteurs moins profonds, plus confinés, le peuplement peut être considéré comme lagunaire ou continental ; l'influence des eaux douces y reste cependant spatialement limitée.

Modélisation

Chlorophylle a

Pour cette variable dépendante (fig. 3), les modèles sont significatifs pour les quatre campagnes d'échantillonnage, avec des fractions de la variance expliquée (r^2) variant de 0,508 à 0,713. Ce premier résultat (tableau) est encourageant pour l'utilisation de la modélisation statistique dans la compréhension des phénomènes écologiques de l'étang.

Parmi les variables explicatives, la distance à Sète a l'effet le plus important, car elle est significativement négative pour trois campagnes ; et en octobre 1986, l'effet de l'influence marine passe par la variable salinité. Ce résultat indique bien le rôle important de l'hydrodynamisme et des apports marins pour la répartition spatiale de la biomasse phytoplanctonique de l'étang.

Les prédateurs (distance aux tables conchylicoles et zooplancton) font partie d'un deuxième groupe de variables qui influencent significativement la concentration en chlorophylle *a* lors des quatre campagnes d'échantillonnage. Il importe de noter que la distance aux tables ne ressort comme variable explicative importante qu'après le milieu de l'été, alors que les tables deviennent fortement chargées en coquillages. En février par exemple, après les fêtes de fin d'année (période de consommation importante des coquillages), les tables sont nettement moins chargées, et semblent jouer un rôle moins important en tant que prédateurs. De plus, les températures plus froides de février induisent une baisse dans le métabolisme des coquillages, et réduisent aussi la prédation.

En octobre 1986, alors que les courants sont beaucoup plus lents (Millet, 1989), certaines variables physiques semblent jouer un rôle plus important. Le temps de séjour plus long et les fortes valeurs d'énergie (potentiel d'échange) semblent favoriser la biomasse chlorophyllienne. Le peuplement de cette campagne est caractérisé par de nombreux flagellés (voir, plus haut, la description des peuplements) qui sont avantagés par ce type de situation car ils peuvent mieux combattre un taux de sédimentation élevé. En contrepartie, la relation positive avec l'énergie exprime un autre phénomène, à savoir qu'à faible vitesse de courant, la masse d'eau peut être caractérisée par de forts échanges verticaux, et ainsi compenser un taux de sédimentation élevé. On voit donc l'importance de la prise en compte simultanée de ces deux variables.

L'apparition, en février 1987, du carbone organique dissous (C.O.D.) comme variable significative, lors d'une floraison de *Skeletonema costatum*, est difficile à expliquer. On peut penser à une relation non causale due à un apport massif de matière organique associé à cette floraison.

Chlorophylle c/chlorophylle a

Un seul des quatre modèles n'est pas significatif : celui d'octobre 1986 (tableau). Ceci s'explique par le fait que les

deux groupes en présence en octobre (voir description des communautés, fig. 7) ne sont pas caractéristiques d'un peuplement marin ou continental. Par conséquent, les zones ne sont pas caractérisées par l'une ou l'autre des chlorophylles utilisées pour cette étude. On voit donc la pertinence de l'utilisation, complémentaire à une étude taxonomique, de la modélisation statistique pour la compréhension du fonctionnement du phytoplancton lagunaire. Nous aurions pu changer les variables explicatives pour cette campagne (et pour les rapports en général), afin d'obtenir des valeurs de r^2 plus élevées. Bien que cette approche ait peut-être pu autoriser une meilleure compréhension de cette campagne (ou des rapports), elle aurait exclu toute possibilité de comparer les tests d'hypothèse entre les campagnes et entre les variables à expliquer. Nous avons donc choisi de pouvoir comparer nos différents résultats, et ainsi de visualiser les différences de fonctionnement entre les groupes du phytoplancton à différents moments de l'année.

Trois variables sont en relation significatives avec le rapport Chl *c*/Chl *a*, dans le cadre de plusieurs campagnes : il s'agit de la distance à Sète (pour juin 1986 et mai 1987), de la salinité et de la distance aux tables (pour février 1987 et mai 1987)

La distance à Sète est en relation négative avec le rapport Chl *c*/Chl *a*, ce qui signifie que la concentration en chlorophylle *c* diminue en fonction de la distance aux canaux de Sète, apport marin principal de l'étang. Ce résultat confirme notre hypothèse de départ quant à l'influence des canaux de Sète sur la biomasse phytoplanctonique et sur les groupes taxonomiques responsables de cette biomasse. Par conséquent, et en continuité avec nos hypothèses de départ, la majeure partie de cette biomasse serait d'origine marine, puisque que les modèles de la chlorophylle *a* et du rapport Chl *c*/Chl *a* ont la même relation avec la distance à Sète.

La salinité, qui apparaît également deux fois dans les modèles du rapport Chl *c*/Chl *a*, a une influence positive, démontrant que les taxons associés à ces pigments seraient favorisés par de fortes salinités. Ce qui est également conforme à nos hypothèses de départ, associant les taxons à chlorophylle *c* à une influence marine.

La dernière variable, qui apparaît deux fois dans les modèles, est la distance aux tables conchylicoles. Le signe de cette relation n'est cependant pas le même pour la campagne de février 1987 et pour celle de mai 1987. En mai, la distance aux tables a une influence positive. Ceci exprime bien le rôle de prédateur préférentiel des coquillages sur le phytoplancton à forte concentration en chlorophylle *c*, car aucune relation avec la distance aux tables conchylicoles n'est observée pour le rapport chlorophylle *b/a*. Nous suggérons comme interprétation la taille des organismes mis en opposition dans cette étude. En effet, les espèces à chlorophylle *c* (diatomées, dinoflagellés) sont en général plus grosses, ou du moins sont bien présentes dans la fourchette de filtration des coquillages, tandis que les groupes à forte concentration en chlorophylle *b* sont plutôt de petite taille, en particulier les chlorophycées qui sont inférieures à 3 μm , et sont donc beaucoup moins influencés par ce type de prédation. On trouve également dans ce groupe une proportion importante d'organismes flagellés (par exemple: chlo-

rophycées et euglénophycées), qui sont donc théoriquement plus aptes à échapper à la filtration. Cependant cette interprétation est en contradiction avec les résultats obtenus en octobre 1986 pour la chlorophylle *a*, où la distance aux tables joue un rôle important lors d'un peuplement ayant une forte proportion de dinoflagellés. Il semble donc que la taille soit plus importante que la présence de flagelle pour discriminer la sensibilité à la prédation.

Par contre en février la relation est négative, ce qui signifie qu'il y a plus de chlorophylle *c* à l'intérieur et près des tables qu'à l'extérieur. Ce résultat semble à première vue en contradiction avec l'interprétation faite ci-dessus. La campagne de février 1987 est caractérisée par la présence d'une floraison de *Skeletonema costatum*. Bien que les cellules de cette algue aient une taille de 3 à 20 µm, qui se situe dans la fourchette de filtration des coquillages, *S. costatum* se développe en colonies atteignant des tailles nettement supérieures à 50 µm, ce qui représente la limite haute de filtration des coquillages. Laffont (1986) observait déjà, lors d'une floraison similaire au cours de l'hiver 1985, un faible taux ingestion de *S. costatum* chez les moules et les huîtres, et proposait qu'à forte concentration, *S. costatum* colmate le filtre branchial et gêne le mécanisme de filtration de ces coquillages.

Chlorophylle b/chlorophylle a

Pour une seule des quatre campagnes, celle d'octobre 1986, le modèle n'est pas significatif (tableau). La même interprétation, faite pour le rapport Chl *c*/Chl *a*, peut être suggérée, c'est-à-dire l'absence, en octobre 1986, d'une structuration spatiale des communautés phytoplanctoniques en fonction d'espèces d'origines marine ou continentale.

Le résultat de février, faible quoique significatif, s'explique autrement. Cette campagne est caractérisée par une floraison de *Skeletonema costatum*, et par de très faibles concentrations en chlorophylle *b* (fig. 6). Il est bien évident que, si le phytoplancton associé à cette chlorophylle est pratiquement absent, il est difficile d'obtenir un modèle explicatif significatif pour la variable.

Des deux autres campagnes significatives, celle de juin permet de mettre en évidence davantage de variables explicatives. En premier lieu, la distance à Sète, qui apparaît en relation positive, démontre bien que les algues de ce groupe ne sont pas d'origine marine, mais plutôt d'origine lagunaire ou continentale. La concentration en chlorophylle *b* augmente en fonction de la distance aux canaux de Sète, et culmine dans les secteurs plus typiquement lagunaire (région de Marseillan) ou sous l'influence directe d'un apport continental (Mèze et crique de l'Angle).

L'énergie potentielle est en relation négative avec le rapport chlorophylle *b*/chlorophylle *a*. Ce résultat n'exprime pas, selon nous, que les algues associées à ce rapport aient moins besoin d'énergie, mais plutôt que, lorsque les échanges verticaux sont plus faibles, celles-ci sont mieux adaptées à combattre la sédimentation, et sont donc favorisées par ce type de condition. Nous rappelons que plusieurs espèces flagellées sont associées à ce rapport.

L'existence du carbone organique dissous (C.O.D.) comme variable explicative significative, en juin 1986, correspond à la présence d'euglénophycées, aptes en tant qu'hétérotrophes à utiliser cette ressource du milieu.

Il est important de noter que, pour cette même campagne, deux variables (la distance à Sète et l'énergie potentielle) expliquent le rapport Chl *c*/Chl *a*, ainsi que le rapport Chl *b*/Chl *a*, mais avec des signes opposés. Ce résultat statistique démontre clairement la dualité dans la dynamique de fonctionnement des taxons associés à ces deux rapports.

Tableau

Résultats de la modélisation (r^2) des trois variables à expliquer : chlorophylle *a* et des rapports chlorophylle *b* / chlorophylle *a* et chlorophylle *c* / chlorophylle *a*. Sont uniquement présentées les variables explicatives significatives des modèles (fig. 3) lors d'une campagne, avec le sens de la relation avec la variable à expliquer.

Modelization results (r^2) for the three following explained variables: chlorophyll-a, chlorophyll-b/chlorophyll-a and chlorophyll-c/chlorophyll-a. Only the significant explaining variables obtained from the models (Fig. 3) for each survey are represented as well as the direction of the variable.

Pour la Chl *a*

Juin 1986	Octobre 1986	Février 1987	Mai 1987
$r^2 = 0,508$ ***	$r^2 = 0,713$ ***	$r^2 = 0,542$ ***	$r^2 = 0,577$ ***
Dist. à Sète (-) ***	Dist. aux tables (+) ** Temps de séjour (+) * Salinité (-) * Énergie (+) *	Dist. à Sète (-) ***	Dist. à Sète (-) ***
		C.O.D. (+) ***	
Zooplancton (+) *	Zooplancton (+) *		

Pour Chl *c*/Chl *a*

Juin 1986	October 1986	Février 1987	Mai 1987
$r^2 = 0,461$ ***	Non significatif	$r^2 = 0,488$ ***	$r^2 = 0,519$ ***
Dist. à Sète (-) ***		Salinité (+) * Dist. aux tables (-) ***	Dist. à Sète (-) ** Salinité (+) * Dist. aux tables (+) *
Énergie (+) ** Zooplancton (-) *			

Pour Chl *b*/Chl *a*

Juin 1986	October 1986	Février 1987	Mai 1987
$r^2 = 0,678$ ***	Non significatif	$r^2 = 0,289$ **	$r^2 = 0,370$ **
Dist. à Sète (+) ***			Salinité (-) *
Énergie (-) ** C.O.D. (+) **		C.O.D. (-) ** Zooplancton (+) **	

(* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$).

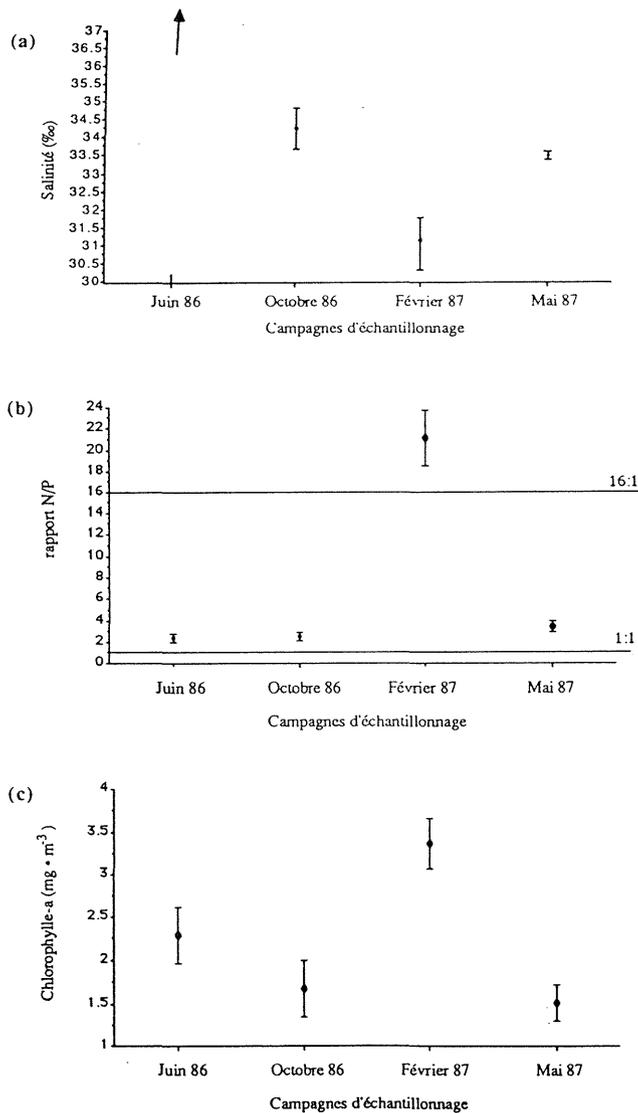
En mai 1987, une seule variable est significative : la salinité avec un signe négatif. Ceci montre bien que les taxons à chlorophylle *b* peuvent être favorisés par une salinité plus faible, et donc des conditions environnementales de type continental.

Les variables délaissées par les quatre modèles

• Le rapport N/P

Dans aucune des campagnes et pour aucune des variables à expliquer, cette variable n'a joué de rôle significatif. La première conclusion que nous pourrions en tirer est que ni l'azote ni le phosphore ne semblent jouer un rôle important dans l'étang. Cependant, cette interprétation doit être pondérée par les faits suivants : même si les éléments nutritifs ne sont pas les seuls facteurs environnementaux permettant d'expliquer les variations de la biomasse algale, les auteurs s'accordent pour dire que les deux éléments les plus limitants sont l'azote et le phosphore (Schindler, 1977 ; Vollenweider, 1968). En général, en eau douce, un rapport de 16/1 est nécessaire à la croissance des algues, le phosphore étant généralement le plus limitant des deux (Schindler, 1977 ; Vollenweider, 1968 ; Caraco *et al.*, 1987). En milieu marin, ce rapport tend également à être voisin de 16/1 (Redfield *et al.*, 1963 ; Thomas, 1966 ; Valiela, 1984 ; Caraco *et al.*, 1987), mais l'azote y est généralement limitant (Thomas, 1969 ; 1970 ; Rhyther and Dunstan, 1971 ; Vince et Valelia, 1973.). Cette dernière remarque est en partie remise en question pour la Méditerranée par Berland *et al.* (1980), qui suggèrent que le phosphore peut jouer un rôle prépondérant dans certaines régions. En général, le rapport N/P en milieu lagunaire est nettement inférieur au rapport 16/1 observé en mer (Nixon, 1981). Dans le même ordre d'idées, Frisoni et Vulot (1986) comparent la situation de Thau en éléments nutritifs avec quatre autres lagunes méditerranéennes ainsi qu'avec la Mer Méditerranée. Les concentrations en azote dans l'étang de Thau y sont en général inférieures, tandis que les concentrations en phosphore sont nettement supérieures. Il en résulte un rapport N/P très faible, s'approchant de 1/1. Il semble donc que l'azote soit l'élément le plus limitant pour la croissance des algues. Cette hypothèse est reprise par Pena (1990), qui propose, dans une étude temporelle des éléments nutritifs de l'étang de Thau, que l'azote plutôt que le phosphore y contrôle la biomasse algale.

Quoi qu'il en soit, le rôle exact de ces deux éléments nutritifs n'est pas encore clairement établi en milieu saumâtre, et il serait difficile d'aboutir à des généralisations sur le rôle limitant du N ou du P dans ce type de milieu (Caraco, 1988). Nous pouvons cependant avancer une autre hypothèse dans le cas particulier de l'étang de Thau, où la biomasse dominante est d'origine marine (Jarry *et al.*, 1990) alors que les concentrations de N sont élevées (Picot *et al.*, 1989). Dans ces conditions, l'azote est moins limitant, car les organismes d'origine marine se retrouvent dans un milieu saumâtre qui, bien qu'objectivement pauvre, est nettement plus riche que le milieu marin. Nous formulons donc l'hypothèse que le rapport N/P ne contrôle pas les variations spatiales du phytoplancton, car : a) la gamme de



Suite à des problèmes lors de l'échantillonnage de la salinité les résultats de juin 86 ne peuvent être discutés

Figure 8

Variation (a) de la salinité, (b) du rapport N/P et (c) de la chlorophylle *a* lors des quatre campagnes d'échantillonnage spatial. Les moyennes ont été calculées à partir des observations faites aux 63 stations de la grille systématique.

Variation in (a) salinity, (b) N/P ratio, (c) chlorophyll-a during the four spatial sampling surveys. Mean values were computed from data obtained from the 63 stations of the systematic sampling grid.

variation du rapport N/P lors de chacune des quatre campagnes est trop faible ; b) ce rapport se situe toujours, lors d'une campagne, au-dessus ou au-dessous du seuil de 16/1 reconnu limitant (fig. 8).

• Les chlorophylles «amont»

Le deuxième groupe de variables qui n'apparaissent jamais comme variables explicatives sont les chlorophylles «amont». L'absence d'effet de la chlorophylle provenant

des autres stations semble démontrer que les quantités de chlorophylle *a* ou les rapports chlorophylle *c*/chlorophylle *a* et chlorophylle *b*/chlorophylle *a* mesurés sont d'origine endogène à la station, et non pas une résultante de l'hydrodynamique de l'étang. En d'autres termes, les fortes biomasses ne sont pas liées à un apport extérieur, mais plutôt au développement à la station. Ce raisonnement présuppose évidemment que le modèle de circulation auquel nous avons puisé les données de chlorophylle «amont» est juste, et que notre méthode d'interpolation des données de circulation, calculées pour une maille spatiale différente, n'a pas masqué la relation.

CONCLUSIONS

La comparaison des répartitions spatiales des peuplements phytoplanctoniques avec celles des pigments chlorophylliens permet de mettre en évidence la relation entre l'influence des apports continentaux et marins sur les taxons et les rapports chlorophylliens. Cette relation est suffisamment claire pour utiliser les rapports chlorophylliens comme variables synthétiques significatives lors de la modélisation du fonctionnement de l'étang. Les rapports chlorophylle *b*/chlorophylle *a* et chlorophylle *c*/chlorophylle *a* ont l'avantage de synthétiser de façon simple l'effet des apports continentaux ou marins sur les communautés phytoplanctoniques, ce qui permet de dépasser la simple description pour tenter d'expliquer les répartitions spatiales des principaux groupes phytoplanctoniques.

Les résultats de la modélisation de la biomasse phytoplanctonique mettent en évidence certaines relations privilégiées entre le phytoplancton et les variables du milieu. Nous avons montré l'importance de variables simples telles que la distance à Sète et la distance aux tables conchylicoles. En particulier, le rôle prépondérant de l'entrée d'eau marine par les canaux de Sète peut expliquer une grande partie de la variance et de la répartition de la biomasse phytoplanctonique totale de l'étang. Nous avons aussi montré que les variables importantes pour expliquer les variations d'abondance des rapports chlorophylliens *b/a* et *c/a*, ne sont pas nécessairement les mêmes ; lorsqu'il s'agit des mêmes variables explicatives, leur signe peut être inversé, comme c'est le cas pour les variables distance à Sète et énergie mécanique en juin 1986. Ces résultats nous aident à mieux comprendre l'écologie de ces deux groupes d'algues.

Nous avons aussi mis en évidence l'absence de signification de certaines variables du milieu. En premier lieu le rapport N/P, qui n'a jamais été une variable significative lors de nos travaux. La répartition spatiale du phytoplancton de l'étang de Thau ne semble pas être contrôlée par les éléments nutritifs. Cette affirmation a des conséquences importantes sur la pertinence des aménagements proposés dans certains milieux pour augmenter la richesse nutritive de l'étang.

Nous sommes plutôt satisfaits de cette première tentative, qui a permis de constater que des variables relativement simples à mesurer (distance à Sète, distance aux tables

conchylicoles) sont très efficaces pour expliquer l'évolution du phytoplancton. Pour la chlorophylle *a*, le modèle a permis d'obtenir des r^2 significatifs pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage. Ces résultats sont favorables à une application à grande échelle et à long terme d'un programme de surveillance de l'évolution spatiale de la biomasse phytoplanctonique de l'étang de Thau.

Le modèle proposé ici (fig. 3) doit encore être amélioré, car il est évident que des modèles ayant des r^2 de l'ordre de 0,45 à 0,70 sont encore trop peu efficaces pour permettre une prévision efficace de la répartition spatiale du phytoplancton dans l'étang. Nous proposons donc de nouvelles variables explicatives, qui pourraient aider à expliquer les phénomènes écologiques, et par conséquent à prévoir leurs variations. L'énergie solaire disponible dans la colonne d'eau, utilisée avec succès par Troussellier *et al.* (1986) lors d'une modélisation des phénomènes écologiques ayant cours dans les bassins de lagunage de la ville de Mèze (fig. 1 a), serait un outil adéquat pour notre modèle. Il en est de même pour d'autres variables spécifiquement adaptées à l'écologie du phytoplancton. Puisque nous avons mis en évidence une dualité entre les algues d'origine continentale et marine, un effort particulier devrait être fait pour intégrer à notre modélisation un indice quantitatif des apports continentaux et des différentes substances qui sont entraînées dans l'étang par le ruissellement. Données que nous ne possédons pas pour le moment, puisque la majorité des apports continentaux d'eau douce sont la résultante du ruissellement, non quantifié lors de la présente étude.

Par ailleurs, pour les rapports chlorophylliens (Chl *b*/Chl *a* et Chl *c*/Chl *a*), la situation est un peu différente, et en particulier pour la campagne d'octobre 1986, où les modèles pour les deux rapports ne sont pas significatifs. Cette «absence» de résultat est l'aspect le plus enthousiasmant de cet effort de modélisation. En octobre 1986, et contrairement aux autres campagnes, la cartographie des peuplements phytoplanctoniques n'avait pas permis de diviser l'étang en peuplements sous influence continentale ou marine. Ces peuplements mixtes observés en octobre 1986, probablement à cause de la présence de forts courants dans l'étang, ont fait que les pigments associés aux influences continentales ou marines n'étaient pas répartis selon un patron typique, et n'étaient donc pas contrôlés par les mêmes variables. Notre modèle, bien qu'adapté pour expliquer la répartition spatiale des peuplements phytoplanctoniques lorsque ceux-ci sont sous influence marine ou continentale, ne l'est plus lorsque les peuplements résultent d'influences mixtes (continent-mer). Ce résultat appelle une nouvelle question : comment modifier le présent modèle pour le rendre efficace en présence de peuplements phytoplanctoniques créés par des influences mixtes ? Nous croyons que toute réponse à cette question reposera sur une amélioration de nos connaissances de l'hydrodynamisme de l'étang et de la quantification des apports aux canaux de Sète. Dans ce cas précis, le gain d'information sur les mélanges dans l'étang précédant la campagne d'échantillonnage, et la possibilité de quantifier cette information pour les besoins de notre modélisation, nous auraient permis de mieux comprendre les effets de ce phénomène.

Dans le domaine paralique, constamment influencé par la dualité continent-mer, le mélange des apports continentaux et marins a évidemment des répercussions sur l'ensemble de l'écosystème. Le phytoplancton serait un bon indicateur biologique des mélanges eaux continentales-eaux marines, et pourrait devenir un indicateur pratique pour l'étude plus approfondie de ce phénomène.

D'autres modifications pourraient être apportées à notre modélisation écologique. En premier lieu, l'ajout de

mesures de l'énergie solaire disponible dans la masse d'eau comme variable explicative serait d'une très grande utilité, la lumière étant sans nul doute la plus importante source d'énergie pour le phytoplancton. Par ailleurs, les variables à expliquer pourraient être affinées par l'utilisation du fractionnement du phytoplancton en classes de taille. Une connaissance plus approfondie des classes de taille, acquise en utilisant chacun des trois pigments, permettrait d'affiner notre compréhension de l'importance relative des différents groupes taxonomiques.

Remerciements

Le programme Écothau bénéficie d'une aide financière tripartite du CNRS (PIREN), du Ministère de l'Environnement (SRETIE) et de l'IFREMER (Département Recherches Océaniques). Un soutien logistique et en personnel a également été apporté par la Région Languedoc-Roussillon (CEPRALMAR) et par le centre de recherches sur le lagunage de la ville de Mèze. Outre les institutions pré-citées, nous tenons à remercier les 54 chercheurs et tech-

niciciens qui participent à la réalisation du programme Écothau. Nos remerciements vont en particulier au Dr G. Jacques, directeur de recherches au CNRS, pour ses critiques et commentaires lors de la lecture du manuscrit. Cette recherche a également été rendue possible par l'octroi d'une bourse de recherche doctorale du F.C.A.R. du gouvernement québécois à Vincent Jarry, et d'une subvention du CRSNG du gouvernement canadien (n° A7738) à Pierre Legendre.

RÉFÉRENCES

- Amanieu M., P. Legendre, M. Troussellier et G.-F. Frisoni** (1989). Le programme Écothau : théorie écologique et bases de la modélisation. *Oceanologica Acta*, **12**, 3, 189-199.
- Berland B.R., D. Bonin et S.Y. Maestrini** (1980). Azote ou phosphore ? Considérations sur le paradoxe nutritionnel de la Mer Méditerranée. *Oceanologica Acta*, **3**, 2, 135-142.
- Brunel J.** (1970). *Le phytoplancton de la baie des Chaleurs*, 2^{ème} édition. Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal. 365 pp.
- Caraco N., A. Tamse, O. Boutros et I. Valiela** (1987). Nutrient limitation of phytoplankton growth in brackish coastal ponds. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **44**, 473-476.
- Caraco N.** (1988). What is the mechanism behind the seasonal switch between N and P limitation in estuaries ? *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **45**, 381-382.
- Dauta A. et J. Capblancq** (1985). Simulation numérique de la dynamique du phytoplancton dans une succession de réservoirs à faible temps de rétention sur la rivière Lot. *Annals Limnol.*, **21**, 203-212.
- D'Élia C.F., J.G. Sanders et W.R. Boynton** (1986). Nutrients enrichment studies in a coastal plain estuary : phytoplankton growth in large-scale, continuous cultures. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **43**, 397-406.
- Elrifi I.R. et D.H. Turpin** (1987). Short-term physiological indicators of N deficiency in phytoplankton : a unifying model. *Mar. Biol.*, **96**, 425-432.
- Fisher T. R., L. W. Harding Jr., D. W. Stanley et L. G Ward.** (1988). Phytoplankton, nutrients and turbidity in Chesapeake, Delaware and Hudson estuaries. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **27**, 61-93.
- Fréchette M. et L. Legendre** (1982). Phytoplankton photosynthetic response to light in an internal tide dominated environment. *Estuaries*, **5**, 287-293.
- Frisoni G.-F.** (1984). Contribution à l'étude du phytoplancton dans le domaine paralique. *Thèse de Doctorat d'Ingénieur, option Écologie aquatique, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Université de Montpellier II, France*. 171 pp.
- Frisoni G.-F. et E. Dutrioux** (1990). Étude d'impact des effluents de la station de lagunage de Mèze sur une lagune littorale : étang de Thau. Ministère de l'Environnement (France). Service de la Recherche, des Études et du Traitement de l'Information sur l'Environnement, 125 pp.
- Frisoni G.-F. et D. Vaultot** (1986). Primary productivity and nutrients in some Mediterranean lagoons : general processes and empirical relationships. *Proceedings of the International Symposium on Coastal Lagoons, Unesco, Bordeaux, France, september 1981*.
- Gold H.J.** (1977). *Mathematical modelling of biological systems : an introductory guidebook*. Wiley, New York.
- Gower J.C.** (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, **53**, 325-333.
- Harris G.P.** (1980). Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models, and management. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **37**, 877-900.
- Hénard D.** (1978). Production primaire d'une lagune méditerranéenne : étang de Thau (Hérault). Année 1976. *Thèse de Doctorat d'Ingénieur, Université de Montpellier II*. 85 pp.
- Jarry V.** (1990). Étude pluridisciplinaire en écologie lagunaire (étang de Thau, France) : stratégie d'échantillonnage et organisation spatiale du phytoplancton. *Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier II*, 178 pp.
- Jarry V., M. Fiala, G.-F. Frisoni, G. Jacques, J. Neveux et M. Panouse.** (1990). A pelagic ecosystem in a Mediterranean lagoon (étang de Thau). The spatial distribution of phytoplankton. *Oceanologica Acta*, **13**, 4, 503-512.
- Jouffre D.** (1990). Étude de l'organisation spatiale du zooplancton dans l'étang de Thau (France) et de l'influence des échanges entre la lagune et la mer. *Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II*. 243 pp.
- Keller A.A.** (1989). Modelling the effects of temperature, light, and nutrients on primary production : an empirical and a mechanistic approach compared. *Limnol. Oceanogr.*, **34**, 82-95.
- Kokkinakis S.A. et P.A. Wheeler** (1987). Nitrogen uptake and phytoplankton growth in coastal upwelling regions. *Limnol. Oceanogr.*, **32**, 1112-1123.
- Laffont J.-M.** (1986). Approche d'une évaluation de l'alimentation des mollusques en élevage dans l'étang de Thau. *DES, Université de Montpellier II*.
- Legendre P.** (1985). The R package for multivariate data analysis. Département de sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal, Canada, H3C 3J7.

- Legendre P. et V. Legendre** (1984). Postglacial dispersal of freshwater fishes in the Quebec peninsula. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **41**, 1781-1802.
- Legendre P.** (1987). Constrained clustering. In : *Developments in numerical ecology*. P. Legendre et L. Legendre, éditeurs NATO ASI Series, Vol. G14, Springer-Verlag, Berlin. 289-307.
- Legendre P. et M.-J. Fortin** (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**, 107-138.
- Legendre P., M. Troussellier, V. Jarry et M.-J. Fortin** (1989). Design for simultaneous sampling of ecological variables : from concepts to numerical solutions. *Oikos*, **55**, 30-42.
- Lung W.-S. et H.S. Paerl** (1988). Modelling blue-green algal blooms in the lower Neuse river. *Wat. Res.*, **22**, 895-905.
- Matheron G.** (1970). La théorie des variables régionalisées et ses applications. *Les Cahiers du Centre de Morphologie Mathématique de Fontainebleau, fas. 5*, Fontainebleau. 212 pp.
- Masbernat M.** (1987). Étude de l'hydrodynamisme de bassin de Thau par modélisation mathématique. Service Maritime et de Navigation du Languedoc Roussillon. Rapport n° 322, Eme BCEOM-France, 211 pp.
- Millet B.** (1989). Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation (programme Écothau). *Oceanologica Acta*, **12**, 1, 37-46.
- Neveux J. et M. Panouse** (1987). Spectrofluometric determination of chlorophylls and phaeophytins. *Arch. Hydrobiol.*, **109**, 567-581.
- Nixon S. W.** (1981). Nutrients dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. *Proceedings of the International Symposium on Coastal Lagoons, SCOR/IABO/Unesco, Bordeaux, France, September 1981*.
- Nixon S. W.** (1981). Remineralization and nutrients cycling in coastal marine ecosystems. In : *Estuaries and nutrients*, B. J. Neilson and E. Cronim, éditeurs, Humana Press. 1111-1138.
- Outin V., A. Fiala-Medioni et J.-C. Colomines** (1990). Ecological physiology of oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in natural conditions of a Mediterranean lagoon. Role in the energy fluxes and impact of populations on the environment. soumis à *J. expl mar. Biol. Ecol.*
- Paasche E. et S.R. Erga** (1987). Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton in the inner Oslofjord (Norway). *Sarsia*, **73**, 229-243.
- Pena G.** (1990). Sel nutritifs et micropolluants métalliques dans un écosystème lagunaire : étang de Thau. *Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Université de Montpellier II*. 143 pp.
- Pennock J.R.** (1985). Chlorophyll distributions in the Delaware estuary : regulation by light-limitation. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **21**, 711-725.
- Picot B., G. Pena, C. Casellas, D. Bondon et J. Bontoux** (1989). Interprétation des variations saisonnières des sels nutritifs dans une lagune méditerranéenne : l'étang de Thau (en préparation).
- Redfield A.C., B.H. Ketchum et F.A. Richards** (1963). The influence of organisms on the composition of seawater. In : *The sea, Vol. 2*, M. N. Hill, éditeur, Wiley Interscience, New York. 26-77.
- Riemann B., T.G. Nielsen, S.J. Horsted, P.K. Bjørnsen et J. Pock-Steen** (1988). Regulation of phytoplankton biomass in estuarine enclosures. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **48**, 205-215.
- Rhyther J.H. et W.M. Dunstan** (1971). Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in coastal marine environments. *Science*, **171**, 1008-1013.
- Sakshaug E. et Y. Olsen** (1986). Nutrients status of phytoplankton blooms in Norwegian waters and algal strategies for nutrient competition. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **43**, 389-396.
- Sanders J.G., S.J. Cibik, C.F. D'Elia et W.R. Boynton** (1987). Nutrient enrichment studies in a coastal plain estuary : changes in phytoplankton species composition. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **44**, 83-90.
- Schindler D.W.** (1977). Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, **195**, 260-262.
- Sournia A.** (1982). Form and function in marine phytoplankton. *Biol. Rev.*, **57**, 347-394.
- Therriault J.-C., D.J. Lawrence et T. Platt** (1978). Spatial variability of phytoplankton turnover in relation to physical processes in a coastal environment. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 900-911.
- Therriault J.-C. et T. Platt** (1981). Environmental control of phytoplankton patchiness. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **38**, 638-641.
- Thomas W.H.** (1966). Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the northeastern tropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 293-400.
- Thomas W.H.** (1969). Phytoplankton nutrient enrichment experiments off Baja California and the eastern equatorial Pacific Ocean phytoplankton populations. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **26**, 1133-1145.
- Thomas W.H.** (1970). Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increase in natural tropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **15**, 386-394.
- Threlkeld S.T.** (1988). Planktivory and planktivore biomass effects on zooplankton, phytoplankton, and the trophic cascade. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 1362-1375.
- Tournier H. et Y. Pichot** (1987). Répartition de la chlorophylle *a* dans l'étang de Thau : richesse nutritive pour les mollusques d'élevage. *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, **49**, 13-24.
- Tréguer P. et P. Le Corre** (1975). Manuel d'analyses des sels nutritifs dans l'eau de mer. Utilisation de l'AutoAnalyser II Technicon, 2e édition. Université de Bretagne Occidentale, 110 pp.
- Troussellier M., P. Legendre et B. Baleux** (1986). Modelling of the evolution of bacterial densities in an eutrophic ecosystem (sewage lagoons). *Microb. Ecol.*, **12**, 355-379.
- Valiela I.** (1984). *Marine ecological processes*. Springer-Verlag, New York.
- Vince S. et I. Valiela** (1973). The effects of ammonium and phosphate enrichments on chlorophyll *a*, pigment ratios, and species composition of phytoplankton of Vineyard Sound. *Mar. Biol.*, **19**, 293-400.
- Vollenweider R.A.** (1968). Scientific fundamentals of eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. OECD Tech, Rep. DAS/C51/68.27, Paris. France.
- Weeb K.L.** (1988). Comment on «Nutrient limitation of phytoplankton growth in brackish coastal ponds» by Caraco, Tamse, Boutros and Valiela (1987). *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **45**, 380-381.
- Wilhelm C., I. Lemartz-Weiler, I. Wiedmann et R. Wild** (1986). The light-harvesting system of a *Micromonas* species (*Prasinophyceae*) : the combination of three different chlorophyll species in one single chlorophyll-protein complex. *Phycologia*, **24**, 304-312.
- Zimmerman R.C., J.N. Kremer et R.C. Dugdale** (1987). Acceleration of nutrient uptake by phytoplankton in a coastal upwelling ecosystem : a modelling analysis. *Limnol. Oceanogr.*, **32**, 359-367.