

DONNÉES SUR LES QUANTITÉS MOYENNES DE FLAGELLÉS EN SEPT RÉGIONS DE LA MÉDITERRANÉE, COMPARÉES AVEC L'ATLANTIQUE TROPICAL ET L'OcéAN INDIEN

par FRANCIS BERNARD

Jusqu'en 1955, les méthodes récentes de sédimentation du phytoplancton avaient été appliquées en trop peu de mers chaudes pour permettre des comparaisons étendues. Mais deux croisières ultérieures, à stations relativement nombreuses, aident à combler cette lacune. Bien que provisoires, et limitées à juin-juillet pour la Méditerranée, les données qui en résultent paraissent significatives et publiables :

Il s'agit de la campagne de la « Calypso » de Marseille en Grèce (1955), rapportant 540 échantillons d'eau pris en 29 stations, de 0 à 4000 m. Un exposé plus détaillé va paraître dans un an aux « *Annales de l'Institut océanographique* », mais il a semblé utile d'en regrouper certains faits, suivant un autre plan à l'occasion de la réunion de Monaco. D'autre part, les navires « Charcot » (1950) et « Norsel » (1955-56), durant leur trajet vers la Terre Adélie, ont effectué 17 stations dans l'Océan indien central, avec 105 échantillons d'eau de 0 à 1000 m. M^{me} LECAL et moi en avons déjà publié les résultats, qui vont être confrontés ici avec ceux provenant d'autres mers.

I. — Matériaux et méthodes.

Pour un parallèle valable avec la croisière de la « Calypso » (11-28 juillet 1955), nous n'avons retenu d'autres secteurs méditerranéens que les données relatives à juin-juillet. En général, cette période, la plus ensoleillée, se révèle 2 à 3 fois plus fertile que l'hiver et donne une bonne idée moyenne de l'année, où les maxima locaux, suivant les cas publiés, sont ici en novembre (Algérie, Monaco...), plus rarement au printemps (Gibraltar).

Les échantillons d'eau, fixés au formol neutre, sont étudiés par sédimentation au-dessus d'un microscope inversé. Nos chiffres, pour chaque flacon, résultent de l'examen d'environ 2 ml, avec moyenne de 2 échantillons différents pour chaque prise. Seules les prises remarquables (très riches, ou très pauvres) ont fait l'objet d'examen plus étendus.

Pour juin-juillet, ces procédés ont été pratiqués sur les échantillons suivants :

1^o) *Détroit de Gibraltar*: 4 stations, avec 93 prises, faites en juin 1954 grâce à l'escorteur « Sabre », de la Marine française, de 0 à 500 m de profondeur.

2^o) *Algérie occidentale*: 13 stations, du méridien de Nemours à celui de Bougie, de 1949 à 1953 et de 3 à 25 milles des côtes, jusqu'à 1000 m de profondeur. On est ici dans la riche zone du courant atlantique (épaisseur allant de 10 à 300 m selon les vents), et plus de mille échantillons fournissent des moyennes particulièrement solides sur le phytoplancton local.

3^o) *Parages de Monaco*: 52 stations, à 6 et 12 milles au sud du port, de 1936 à 1938. Cette zone est la plus pauvre de toutes, à cause de son manque de phosphates et de courants, mais elle est instructive grâce aux 500 échantillons recueillis et au calme particulier des eaux.

4°) *Zone tyrrhénienne*, de l'Algérie orientale à la Tunisie nord, la Sicile, la Sardaigne et la Corse. On la connaît par 4 stations du « Président-Théodore-Tissier » (1950) au nord de l'Algérie, et les stations 4 à 7 de la « Calypso » (1955), avec au total 137 échantillons, de 0 à 2500 m. Là s'observe, à la st. 6 entre Sicile et Sardaigne, une extraordinaire fertilité en grande profondeur.

5°) *Détroit de Sicile*: stations 8 à 12 de la « Calypso », donnant 60 prises d'eau.

6°) *Zone pélagique entre Sicile et Crète*, donc très au large de la Lybie (st. 13 à 22 de la « Calypso »). — Cette région, la moins connue auparavant, fournit 205 prises, avec des résultats homogènes et parfois remarquables pour la production profonde.

7°) *De la Crète à la Crète* (st. 23 à 29) : 129 échantillons, de 0 à 4000 m, moins riches que les précédents à part la famille des Syracosphaeraceae, dont KAMPTNER (1939) avait déjà signalé l'abondance locale.

Enfin, deux Océans demeurent moins explorés à cet égard que la Méditerranée, mais il va être fructueux de tenir compte des chiffres obtenus là.

8°) *Entre le Sénégal et les Açores*, en juin 1936, le « Président-Théodore-Tissier » a prélevé 38 échantillons d'eau, en 11 stations et 4 profondeurs différentes. Ces données sont un peu limitées, mais l'uniformité des résultats, 5 à 10 fois plus riches que ceux du sud méditerranéen, nous autorise à les rappeler ci-dessous.

9°) *Océan indien*, de 0 à 1000 m. Les 94 échantillons du « Norsel » et les 11 échantillons du « Commandant-Charcot » furent pris de décembre à mars, mais là encore les résultats sont uniformes et il s'agit d'une zone pélagique tropicale, à variations saisonnières faibles : on peut la comparer avec le sud méditerranéen, où la fertilité ne paraît que d'un tiers inférieure, avec les mêmes genres dominants.

II. — Importance relative des divers groupes d'Unicellulaires.

Les Diatomées ne jouent pratiquement aucun rôle, en été du moins, dans huit des neuf régions considérées. Par exemple, seulement 3 échantillons de la « Calypso » sur 540 en contiennent, et encore en faible quantité. Et les 2000 prises pélagiques au nord de l'Algérie n'ont fourni de Diatomées (*Chaetoceros*, *Skeletonema* etc.) qu'au printemps. Seul ici le détroit de Gibraltar s'est révélé assez riche à cet égard, surtout de 10 à 50 m. A part cette exception, la prédominance en volume (65 à 95 % du volume estimé du phytoplancton) appartient aux Flagellés calcaires. Ensuite viennent les petits Flagellés nus (5 à 18 % selon les lieux), puis les Dinoflagellés et les *Nostoc*.

Le simple comptage des cellules, résumé au tableau I, donne généralement un peu plus de Flagellés nus que de Coccolithophorides. Mais ces derniers ont un volume cellulaire moyen très supérieur (2000 à 4000 microns cubes pour les formes calcaires dominantes, alors que peu de genres nus dépassent 300). Il est donc hors de doute qu'à eux seuls les *Cyclococcolithus* font presque partout plus de 60 % du volume végétal en zone ensoleillée, plus de 80 % en zone aphotique.

De brefs commentaires suffiront pour souligner quelques points inattendus du tableau ci-dessous, et du graphique I comparant les régions. Nous énumérerons celles-ci dans l'ordre du tableau, qui évalue au bas quelques rapports caractéristiques moyens.

Après essai de diverses relations, les suivantes ont paru les plus différentes d'une zone marine à l'autre, donc les plus commodes pour résumer l'action du milieu sur les équilibres entre groupes :

Rapport *Cyclococcolithus*/Syracosphaeraceae varie de 7 à 11 dans le sud méditerranéen et au large du Sénégal, où règnent de grands courants fertiles. Tombe à 3,3 au large de la Grèce (dont la richesse en Syracosphaeraceae était déjà signalée par KAMPTNER (1939), à moins de 2 dans l'Océan indien central et à Gibraltar, et le minimum est de 0,27 près de Monaco, zone trop calme et trop pauvre en phosphates pour convenir aux *Cyclococcolithus*.

Rapport *Cyclcoccolithus*/*Exuviella* : minimum en Méditerranée orientale (colonnes 3 à 5 du tableau). En moyenne, les *Exuviella* sont 4 à 23 fois plus abondantes par ml dans le bassin oriental, et leur prospérité se retrouve même en Mer morte (voir F. BERNARD, 1958). Faut-il voir là un effet direct de l'éclairement accru sur ces êtres héliophiles et thermophiles ? Cela doit jouer, mais ces Thécatales pullulent aussi de 500 à 800 m au large de la Lybie, et même

Région étudiée	Monaco	Croisière de la " Calypso " (VII. 1955)				Algérie (ouest)	Détroit de Gibraltar	Océan indien	Sénégal aux Açores
		St. 1 à 6 (bassin O)	Détroit de Sicile	Sicile à Crète	Crète à Grèce				
Couche prospectée et années	0-500 1936-38	0-2500	0-500	0-3500	0-4000	0-1000 1949-53	0-500 1954	0-1000 1955-56	0-500 1938
Nombre de prises d'eau	500	135	60	205	129	1075	93	105	38
<i>Cyclcoccolithus</i> (palmelloïdes)	12	147	103	117	99	819	39	225	509
Syracosphaeracés	43	19	9	17	30	24	30	126	68
Petits Flagellés nus	57	172	159	161	138	398	358	541	2589
Gymnodiniens	7	38	31	38	30	51	77	55	102
<i>Exuviella</i>	0,4	7	19	37	22	8	2	10	12
<i>Nostoc</i>	63	82	146	121	3	149	30	892	146
<i>Cyclcoccolithus</i> Syracosphaeracés	0,27	7,7	11	6,9	3,3	7,8	1,3	1,8	7,5
<i>Cyclcoccolithus</i> <i>Exuviella</i>	26,7	22	5,4	3,1	4,5	25,2	19,5	22,5	42,5
Total des Flagellés <i>Nostoc</i>	1,9	4,5	2,2	3,0	91	4,5	16,6	1,06	25
Remarques sur la région étudiée	La plus calme et pauvre	de Marseille à la Sardaigne	Plancton de type oriental	<i>Exuviella</i> maximum de 500 à 800 m	Pauvre en <i>Nostoc</i>	Très riche	Seul lieu riche en Diatomées	Très riche en <i>Nostoc</i>	5 fois plus riche que l'Océan Indien

TABLEAU I. — Quantités moyennes d'Unicellulaires pélagiques en 9 régions marines, pour l'ensemble des couches étudiées, avec évaluation de rapports caractéristiques. Les nombres de cellules sont exprimés par ml. Sauf pour l'Océan indien, les résultats se rapportent à juin-juillet. Au point de vue volumétrique, les *Cyclcoccolithus* font presque partout 65 à 90 % du volume total de phytoplancton, sauf à Monaco (25 %) et à Gibraltar (50 %).

à 3500 m entre Crète et Grèce. Dans le bassin occidental et les Océans tropicaux, ce rapport devient supérieur à 20.

Rapport : Total des Flagellés/*Nostoc*. Il s'agit de la seule Myxophycée très commune dans le plancton, petit *Nostoc* de 5 à 6 μ , figuré dans notre travail récent sur l'Océan indien. Les maxima locaux de cette algue bleue sont déconcertants, très difficiles à expliquer avec les facteurs connus. Par contre, les minima (comme entre Grèce et Crète) paraissent presque toujours coïncider avec des remontées de vase, fréquentes aussi à Gibraltar et au large du Sénégal. Le secteur le plus riche en *Nostoc* est l'Océan indien central, surtout dans les eaux d'origine subantarctique.

Dans l'ensemble, les *Cyclococcolithus* sont vraiment pérennes, et ne manquent que dans une seule prise de la « Calypso » sur 540 (fosse de Matapan, par 3000 m). Par contre, les autres genres disparaissent totalement dans divers échantillons, et sont donc des réactifs plus sensibles aux changements du milieu. C'est notamment le cas pour les *Exuviella*, qui, même après une floraison dense, tombent facilement à zéro (comme au large d'Oran), sans que les propriétés connues de l'eau de mer puissent justifier un tel appauvrissement.

Insistons maintenant sur les caractères de chaque région naturelle :

Les parages de Monaco sont jusqu'ici très spéciaux par leur pauvreté en *Cyclococcolithus* (10 à 25 % du volume moyen de phytoplancton, contre 50 à 95 % ailleurs). Les résultats du « Meteor » (publiés par HENTSCHEL, 1936, puis analysés par F. BERNARD, 1942) prouvent que ces Flagellés sont plutôt eutrophes, tandis que les Syracosphaeraceae sont tous oligotrophes. Aussi, la pauvreté en courants et en nourriture de la baie de Monaco suffit à rendre compte de la remarquable prépondérance locale des *Syracosphaera*, *Corisphaera* et autres genres fragiles d'eaux calmes et pures.

Les 6 stations de la « Calypso » placées entre Marseille et la Sardaigne offrent déjà, bien que relativement au nord, des nombres plus voisins de la généralité méditerranéenne, avec 12 fois plus de *Cyclococcolithus* et 18 fois plus d'*Exuviella*. Comme dans le sud, grâce aux courants, la zone bathypélagique devient ici parfois très riche, le record à cet égard étant à 1500 m à la st. 6 (entre Sardaigne et Sicile), avec 1700 cellules de *Cyclococcolithus* par ml.

Le détroit de Sicile est, biologiquement, nettement plus voisin du bassin oriental que du bassin occidental, par exemple, quant à la richesse en *Exuviella*.

Les eaux pélagiques entre Sicile et Crète (st. 13 à 22) se révèlent les plus intéressantes de la croisière de la « Calypso », non seulement parce qu'il s'agit d'un secteur presque inconnu pour le nannoplancton, mais parce qu'il montre des propriétés inattendues. Telle est sa grande richesse en *Exuviella* (maximum de 500 à 800 m de profondeur); et diverses prises sont fertiles en-dessous de 1000 m. A la st. 16 (très au large de Benghasi), il y a 7 fois plus de Flagellés à 2500 m que dans la couche euphotique!

De la Crète à la Grèce, le plancton s'enrichit en Syracosphaeraceae mais s'appauvrit en autres groupes, surtout pour les *Nostoc* à cause des remontées de vase fréquentes. Ici, c'est la couche 3000-3500 m qui est la plus riche en Flagellés nus et en *Exuviella*. Seule la fosse de Matapan est très pauvre en profondeur, bien que sa surface soit densément pourvue en Flagellés.

De 3 à 25 milles au nord de l'Algérie occidentale, enrichissement manifeste en Flagellés nus et en *Nostoc*. Ces êtres, avantagés par les salinités locales (de type atlantique entre 0 et 80 m) supportaient mal les fortes salinités orientales (au-dessus de 38.8 ‰, ils sont toujours plus rares).

Le détroit de Gibraltar est plutôt pauvre en divers groupes par rapport à l'Algérie : seuls les Flagellés nus et les Syracosphaeraceae ne paraissent pas trop désavantagés, bien que leurs espèces soient ici moins nombreuses. Les autres familles résistent mal aux intenses courants locaux, mais on ne peut invoquer le rôle du sable et de la vase en suspension : ces particules sédimentaires sont encore plus abondantes au large de la Crète, où il y a 3 fois plus de *Cyclococcolithus* et 15 fois plus d'*Exuviella* qu'à Gibraltar. Il est quand même possible que les eaux du détroit, moins transparentes, ne permettent pas la photosynthèse profondément. J'en verrais une preuve dans la couche la plus riche en Diatomées : de 10 à 50 m à Gibraltar, au lieu de 50 à 150 m au large de l'Algérie.

Voici enfin un choix de différences notables entre les océans tropicaux et l'ensemble du sud méditerranéen (portion encadrée d'un rectangle sur la figure).

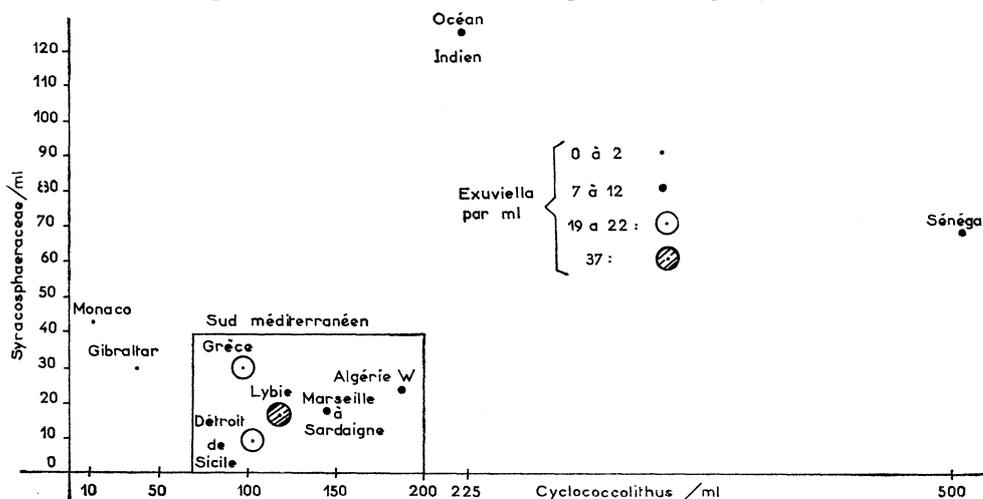


FIG. 1. — Schéma comparant les moyennes obtenues par l'auteur en neuf régions marines, pour les teneurs par ml en Cyclococcolithus, en Syracosphaeraceae et en Exuviella (les quantités de ce dernier genre sont symbolisées par le diamètre des points arrondis de chaque région. On remarquera son abondance en Méditerranée orientale et dans le détroit de Sicile). L'Océan indien est à peine plus riche que l'Algérie occidentale en Cyclococcolithus, mais quatre fois plus pourvu en Syracosphaeraceae et dix fois plus en Nostoc. Le point « Sénégal » (moyenne de 38 prises d'eau entre le Sénégal et les Açores, juin 1936) montre une fertilité trois à cinq fois plus grande que celle de l'Océan indien, selon les groupes : seules les Exuviella et les Syracosphaeraceae n'y sont pas plus nombreuses qu'ailleurs.

Le centre de l'Océan indien s'écarte à première vue de la Méditerranée algérienne par le pullulement des *Nostoc* (6 à 30 fois plus selon les régions). Mais les Flagellés n'y sont que de 10 à 30 % plus denses par ml. Parmi les 105 prises d'eau du « Norsel », c'est à 200 m que l'on trouve le plus de Coccolithophorides, tandis que l'optimum quantitatif de cet ordre se place entre 300 et 3000 m suivant les zones méditerranéennes.

Mais l'hiver sévit dans nos mers, et de bonnes conditions d'éclairement sont de règle toute l'année dans l'Océan indien : sa production annuelle réelle doit être au moins 2 fois supérieure à celle du courant atlantique algérien, zone de pêche la plus riche de toute la Méditerranée.

Il est regrettable que 38 échantillons seulement nous soient parvenus de la zone entre le Sénégal et les Açores. En y joignant les résultats de STEEMANN-NIELSEN sur la photosynthèse dans la même région, nous y trouvons une production 3 à 5 fois plus forte que dans l'Océan indien. Et encore n'ai-je tenu compte que des cellules palmelloïdes fraîches pour les *Cyclococcolithus* du tableau. L'Atlantique tropical africain est en outre parfois très riche en kystes sphériques de *C. leptoporus* (MURRAY et BLACKMANN), qui apparaissent au microscope inversé comme des boules opaques, très noires.

III. — Classement par fertilité croissante. Couches favorisées.

En énumérant les zones étudiées par ordre de densités croissantes de Flagellés, on indiquera brièvement les couches optima à cet égard, avec distinction entre zone euphotique et aphotique. Par exemple, au large de l'Algérie occidentale (secteur le moins mal connu), il y a nettement un maximum de *Cyclococcolithus* vers 30 m dans les eaux ensoleillées. Mais en profondeur, vers 400 m, leur quantité moyenne est encore 2 fois plus grande. D'une façon générale, le sud méditerranéen, parcouru par de forts courants permanents, a souvent sa couche la plus

riche entre 300 et 3500 m. Ce résultat inattendu est une des données précieuses de la campagne de la « Calypso », bien distincte de celles fournies par les océans, où la zone profonde est habituellement 5 à 30 fois plus pauvre en Unicellulaires que la zone éclairée. Et le genre dominant est ici le même dans les 2 zones : *Cyclococcolithus*, sans qu'il soit possible, morphologiquement, de reconnaître les individus autotrophes des hétérotrophes.

Jusqu'à nouvelle découverte, nous attribuons cette production profonde aux particularités physico-chimiques de la Méditerranée abyssale, plus chaude, plus oxygénée et à pH plus élevé que dans les couches correspondantes des mers ouvertes. Seul l'avenir montrera en quoi le cycle organique est modifié par ces faits.

Voici maintenant une courte énumération, par comparaison des moyennes générales avec celle de Monaco prise pour unité :

parages de Monaco : 1; par manque de courants profonds, les maxima absolus de Flagellés sont ici entre 0 et 50 m, comme dans les mers froides classiques;

zone entre Grèce et Crète (st. 23 à 29) : 5,1; couches privilégiées : 20 m, et 1000 à 2500 m, à peine plus pourvue que celle à 20 m;

détroit de Sicile : 5,2; maxima à 75 et 300 m, mais le nombre de stations est un peu faible pour en être certain;

région entre Sicile et Crète (st. 13 à 22) : 5,9; maxima à 20 m, et de 2500 à 3500 m, où il y a en moyenne 10 % de cellules en plus par rapport à 20 m; les moyennes sont à peine supérieures à celles de Grèce, mais les grands maxima sont 2 fois plus élevés;

stations 1 à 6 de la « Calypso », de Marseille à la Sardaigne : 6,1; maximum à 20 m; la couche 1000-2500 est dans son ensemble un peu moins riche que la couche euphotique, mais comporte des densités exceptionnelles entre Sardaigne et Sicile;

détroit de Gibraltar : 8,2 de 0 à 500 m; l'optimum des Diatomées est de 10 à 20 m, celui des Flagellés de 300 à 400, c'est-à-dire là où passe le courant d'origine orientale; même là, il y a 6 fois moins de *Cyclococcolithus* qu'au large de l'Algérie;

Algérie occidentale : 10,8; maxima euphotiques vers 30 m, pour les Coccolithophorides, vers 75 m pour les Flagellés nus et les *Nostoc*, mais les nombres de tous ces organismes sont 2 fois plus grands vers 400 m, donc juste en-dessous du courant chaud oriental; là s'est observé, à 6 milles au nord de Cherchell (23 juin 1952), le chiffre le plus élevé connu pour *Cyclococcolithus*: 4200 cellules par ml;

Océan indien central: 15,3; niveaux les plus peuplés : 30 m en zone éclairée, 200 m en zone obscure (où il y a sensiblement 2 fois plus de Flagellés qu'à 30 m); mais les 17 stations connues donnent peut-être une base insuffisante à nos conclusions;

région entre le Sénégal et les Açores : 52,6; les prises à 50 m étaient les plus riches, mais les autres niveaux demeurent trop peu explorés; tout ce que l'on peut signaler, c'est l'existence de maxima remarquables à 350 m. *Cyclococcolithus leptoporus* a ici, comme le « Meteor » le publiait déjà, une très grande abondance, alors qu'il est rare à Monaco, et pratiquement nul vers le sud méditerranéen.

En somme, ce sud de notre mer se révèle bien plus productif que ses parages européens. Surtout vers l'Algérie occidentale, le stock de phytoplancton annuel doit être à peine inférieur à celui de l'Océan indien, mais demeure 5 à 10 fois plus faible qu'au large du Sénégal.

BIBLIOGRAPHIE

Les « *Annales de l'Institut océanographique* » vont publier en 1961 une relation complète de la campagne de la « Calypso » (1955), d'où proviennent la moitié des données de la présente note. On y trouvera des références étendues. Pour les *Nostoc* et certains Flagellés calcaires, des figures et des chiffres seront déjà trouvés dans le « *Bulletin de l'Institut océanographique* », n° 1166 (1960) dont voici le titre :

F. BERNARD et J. LECAL. — Plancton unicellulaire récolté dans l'Océan indien par le « Charcot » (1950) et le « Norsel » (1955-56).