

Production organique primaire dans un milieu saumâtre eutrophe (Etang de Berre). Effets d'une forte dilution (dérivation des eaux de la Durance)

M. Minas

Station Marine d'Endoume, Groupe de Recherches «Production Pélagique»,
Centre Universitaire de Luminy; Marseille, France

Abstract

Primary Organic Production in a Brackish Eutrophic Environment (Etang de Berre). Effects of Strong Dilution (Diversion of the Waters of the Durance)

^{14}C primary production measurements were made over a period of 5 years (1965-1969, inclusive) in the brackish lake "Etang de Berre", near Marseilles (France). The diversion of the River Durance into the Etang de Berre took place during this period (March 1966) and introduced an important modification into the organic production ecosystem, mainly through increased and variable freshening, accompanied by substantial nutrient input. The seasonal distribution of production rates displayed 3 bloom periods: the first (short and slight) in spring, the second (the most important as regards intensity and duration) in summer, and the third in autumn (October). Before the diversion of the river in 1965, the carbon-uptake rates in the lake ranged between 25 mg/m²/day in winter and 800 mg/m²/day in summer-autumn, the mean value for the year being 150 g C/m², which represents 2.5 x 10⁴ tons of photosynthesized carbon for the whole lake. After the diversion, more than 3000 mg C/m²/day were measured; for 1968, the inclusive uptake rate was 384 g C/m², representing 6 x 10⁴ tons of synthesized carbon for the whole lake. Nevertheless, noticeable variations occurred from one year to another. From the annual nutrient input of phosphate to the Etang de Berre through the inflow of Durance waters, the quantity of potentially synthesizable elements has been calculated, in terms of carbon, according to the normal P:C ratio of organic substances; this quantity is called *R*. The difference between measured production, *P*, and *R* gives a measure of the "regenerated" production. This portion of production represented about 80% of the total production before 1968 but only 16% in 1969, a year of maximum fresh-water inflow. This phenomenon could be due to modifications of the ecophysiology of the phytoplankton resulting from the considerable freshening. With increasing nutrient load, eutrophication first occurs, then still greater dilution results in inhibition of production.

Introduction

Les aires de dilution du domaine maritime sont l'objet d'un intérêt général de la part des océanographes, intérêt déterminé par leur fertilité élevée qui font d'elles de véritables "berceaux" de la vie marine. En effet, les principales sources de matière organique caractérisant les régions océaniques les plus fertiles, sont liées aux modalités d'apport des sels nutritifs, soit d'origine marine profonde (mélanges verticaux hivernaux, "upwellings", "domings"), soit d'origine terrestre superficielle (écoulements d'eau douce des effluents,

zones de dilution aux embouchures des fleuves).

Bassin saumâtre en communication avec les eaux méditerranéennes, par ailleurs réceptacle de plusieurs bassins versants, l'Etang de Berre¹ propose un aspect particulier du problème général de la fertilité des aires de dilution: lieu de mélange presque clos, il présente un champ expérimental de choix pour l'

¹ Situé à une quarantaine de km au NW de Marseille, l'Etang de Berre couvre une superficie de 15.500 hectare environ; sa profondeur n'excède pas 10 m.

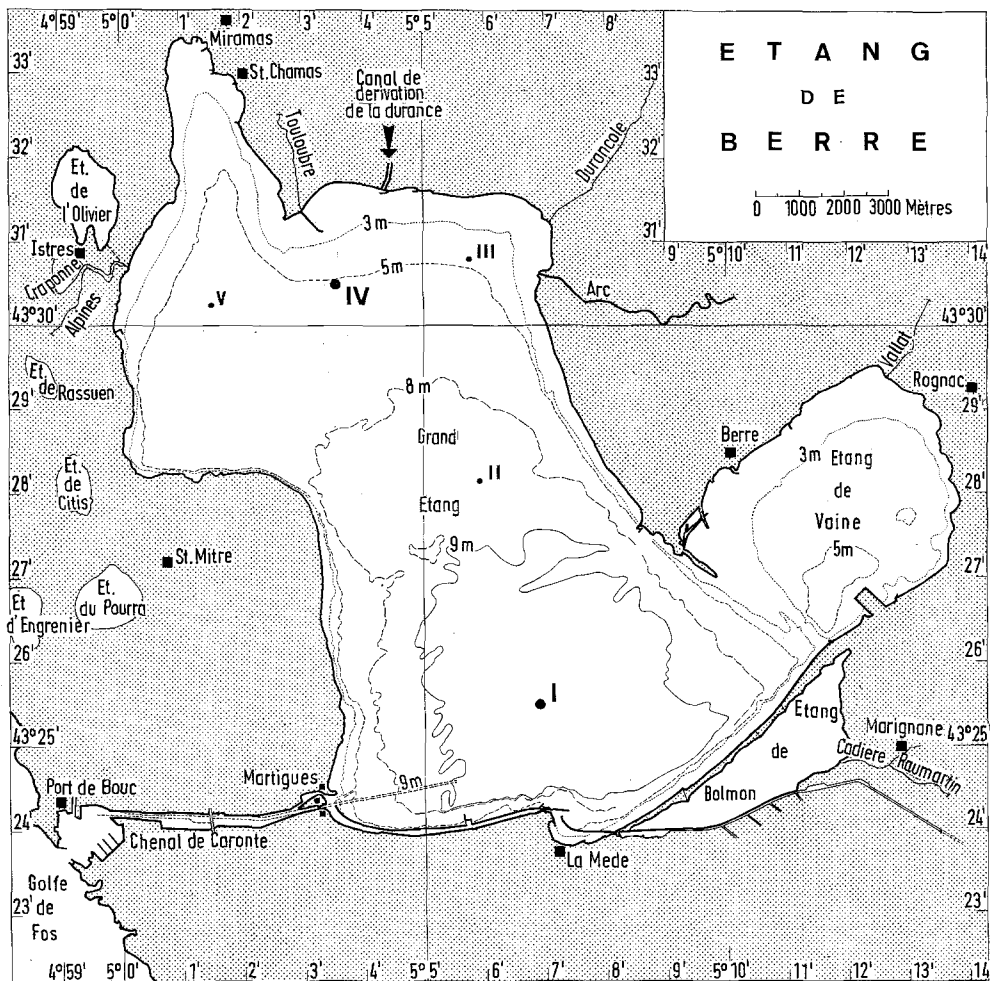


Fig. 1. L'Etang de Berre; principaux traits géographiques et bathymétriques. Emplacements des stations de prélèvements: l'étude de la production primaire à l'aide de la méthode au ^{14}C a porté sur les Stations I et IV. Les paramètres hydrologiques et hydrobiologiques classiques étaient étudiés sur les 5 stations (Minas, 1973)

étude des phénomènes d'eutrophisation d'eaux marines par les eaux douces continentales. Cet intérêt s'est trouvé accru avec le déversement de volumes considérables d'eau douce, à partir de la mise en service de l'usine hydro-électrique de Saint Chamas, aboutissement du canal de dérivation de la Durance dans l'étang (Fig. 1).

La question se posait alors de savoir de quelle façon allait évoluer l'écosystème de la production dans un milieu dont le bouleversement hydrologique — la salinité des eaux de l'étang, de l'ordre de $31 \pm 4\%$ durant les décennies précédentes, passe en quelques mois à des valeurs moyennes de 10 à 15% avec de très fortes amplitudes de variation (2 à 25%; Minas, 1970, 1973) — s'accompagne d'une augmentation notable des tonnages de sels nutritifs apportés annuellement dans l'étang par les eaux douces.

En ce qui concerne les problèmes de dynamique de la synthèse de la matière

organique et de cinétique d'assimilation des éléments nutritifs, il est également intéressant de comparer les quantités élaborées dans les eaux, à la fertilité potentielle initiale, exprimée par la quantité de sels nutritifs acheminés par les effluents; ainsi peut-on distinguer entre "production nouvelle", définie par l'utilisation directe de l'apport fluviale, et "production régénérée", basée sur le recyclage des éléments minéraux.

Matériel et méthodes

Les échantillons destinés aux mesures d'assimilation ont été prélevés à 2 stations, I et IV, à l'aide de bouteilles à renversement Mécaboliér; les niveaux prélevés étaient 0, 3 et 6 m (Station I) et 0, 3 m et fond soit 4,5 m environ (Station IV); à partir du 9 novembre 1967, les niveaux 1 et 2 m (Stations I et IV) et fond soit 8,5 m environ (Station I) ont été ajoutés.

La méthode utilisée est celle de Steemann-Nielsen (1952), avec le mode opératoire préconisé par Brouardel et Rinck (1963); les ampoules de solution de bicarbonate radioactif employées, d'une activité de 4 μC , étaient fournies par la ^{14}C -Agency de Copenhague. L'exposition pratiquée a été de type in-situ réel, pendant une demie-journée solaire (midi solaire au coucher), et se faisait dans des flacons Iéna de 100 cm^3 : un flacon blanc à chaque niveau, un flacon noir en surface et au fond. La filtration des échantillons après l'exposition s'effectuait dans un entonnoir en verre, sur des filtres Millipore de type HA, de 35 mm de diamètre et de pores de 0,45 μ , avec une surface filtrante de 20 mm de diamètre. Une décarbonatation des filtres était faite ultérieurement par passage dans des vapeurs de HCl; ces derniers étaient ensuite conservés en dessiccateur à silicagel jusqu'au comptage.

Les comptages ont été effectués à l'aide du compteur de radioactivité FH 49 de Friessecke et Hoepfner avec passeur automatique d'échantillons; ceux-ci étaient comptés 4 à 5 fois minimum avec une source-étalon de ^{14}C dans chaque série, destinée à tester la stabilité des comptages; le contrôle du "background" était fait avec chaque série de filtres "noirs" (faibles activités): sa valeur est de l'ordre de 25 à 30 coups/min.

Pour l'étalonnage des différents "bains" utilisés, on a suivi le mode opératoire de Brouardel et Rinck (1963).

L'équation suivante a permis de calculer les taux de production:

$$C \text{ mg/m}^3/\text{jour} = \frac{a}{b} \times \Sigma \text{CO}_2 \times \frac{12}{44} \times 2 \times 10^3,$$

dans laquelle, a = activité des filtres, en coups/min, et b = activité à "zéro thickness", en coups/min.

ΣCO_2 a été calculé pour chaque échantillon, d'après les valeurs de l'alcalinité de titration, à partir des équations établies par Buch (1951). Les taux de production obtenus étaient corrigés de la valeur de la fixation à l'obscurité, avec interpolation pour les niveaux intermédiaires. Il n'a pas été tenu compte du facteur de correction concernant la différence de vitesse d'absorption du ^{14}C par rapport au ^{12}C .

Nous ne reprenons pas ici la discussion sur la valeur absolue de cette méthode au ^{14}C , de nombreux auteurs s'en étant préoccupés, ainsi que de l'influence, sur sa précision, de divers facteurs: Dyson *et al.* (1965), Steemann-Nielsen (1965), Herrera et Margalef (1966), Jitts (1966), Arthur et Rigler (1967), Sournia (1968), etc.

Résultats

Distribution et évolution des taux de production

Situation antérieure à l'arrivée des eaux duranciennes

L'évolution annuelle est, dans ses grandes lignes, similaire aux deux stations (Fig. 2) et peut être résumée de la manière suivante. Après une légère augmentation en mai, les taux de production diminuent fortement (inférieurs à 50 $\text{mg C/m}^3/\text{jour}$) vers juin; puis un nouvel accroissement mène aux maxima de septembre et octobre. A partir de novembre, les taux redeviennent faibles (inférieurs à 10 $\text{mg C/m}^3/\text{jour}$), pour croître de nouveau vers février.

Dans le détail, certaines différences peuvent être relevées entre les deux stations.

- Les taux de production sont fréquemment plus élevés à la Station IV: cette zone qui bénéficie de l'apport fluvial direct, est le siège d'une première consommation d'éléments nutritifs par le phytoplancton, induisant une production importante.

- La première diminution à la fin du printemps, est plus précoce dans le nord, où elle se situe en mai, la reprise y étant également plus précoce et plus rapide que dans le sud. Ceci est en faveur de l'hypothèse émise au sujet des origines diverses des sels nutritifs (Minas, 1974): l'apport, essentiellement fluvial durant l'hiver et le printemps, permet à la production de se maintenir jusqu'en mai - juin, époque à laquelle les apports devenus insuffisants mènent à une baisse sensible de la production par diminution des réserves nutritives dans toute la hauteur de la colonne d'eau. La réapparition de phosphates dans les eaux de l'étang, ne peut en aucun cas être d'origine fluviale à cette époque de l'année (juillet - août) et la seule origine possible devient alors la régénération au sein des eaux et sur le fond, celle-ci utilisant le matériel phytoplanctonique responsable de l'élaboration du carbone organique mesuré durant la période antérieure à la baisse de production.

Ce schéma rendrait compte du décalage des périodes de baisse et de reprise entre les régions nord et sud, l'utilisation des phosphates se faisant plus rapidement dans la région nord, d'une part, parce que la plus grande proximité du fond favorise la diffusion des éléments reminéralisés vers les niveaux supérieurs, et, d'autre part, du fait que la plus faible épaisseur de la tranche d'eau ne permet qu'une quantité

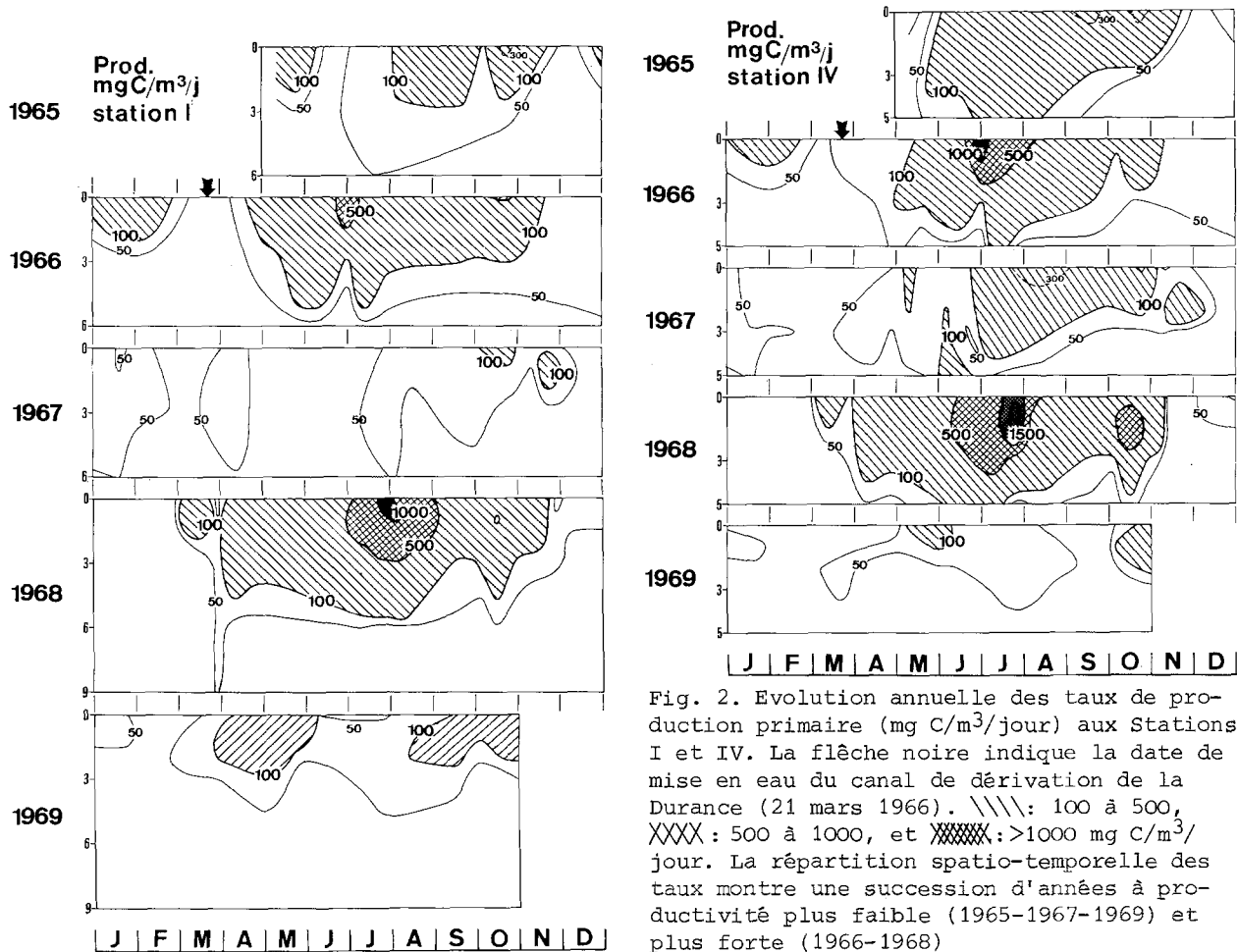


Fig. 2. Evolution annuelle des taux de production primaire ($\text{mg C/m}^3/\text{jour}$) aux Stations I et IV. La flèche noire indique la date de mise en eau du canal de dérivation de la Durance (21 mars 1966). \\\: 100 à 500, XXX: 500 à 1000, et XXXXX: $>1000 \text{ mg C/m}^3/\text{jour}$. La répartition spatio-temporelle des taux montre une succession d'années à productivité plus faible (1965-1967-1969) et plus forte (1966-1968)

moins par unité de surface d'éléments nutritifs disponibles. Ainsi l'apport par régénération vient-il, en quelque sorte, relayer l'apport fluvial défaillant, ce qui va permettre la croissance phytoplanctonique jusqu'à l'automne, avec même apparition sporadique de réserves d'accumulation sur le fond.

A partir d'octobre - novembre, l'origine fluviale redevient prépondérante, la minéralisation étant ralentie au sein des eaux refroidies; toutefois, la dernière poussée d'octobre se reflète dans une augmentation passagère, mais notable, des teneurs en phosphore minéral pendant le mois de novembre, accompagnée de sous-saturations générales qui prouvent l'existence de processus de régénération à ce moment-là (Minas, 1973, 1974).

Ces diverses observations sont en accord avec la baisse sensible pendant une partie de l'été et de l'automne, de la réserve alcaline (Minas, 1973), due à une sollicitation par la photosynthèse du carbone minéral disponible, sans com-

pensation suffisante par les processus d'oxydation (la proportion de carbonates reminéralisés ne peut être au maximum que de 10% par rapport aux carbonates préexistants, alors que tous les phosphates ou nitrates présents peuvent être de régénération - Richards, 1971).

- La troisième différence entre les zones nord et sud réside dans l'extension en profondeur des taux de production; à la Station IV, l'isoplethe des $100 \text{ mg C/m}^3/\text{jour}$ se situe vers 4 m de profondeur et atteint le fond en juillet; à la Station I, elle ne dépasse pas 3 m et son extension dans le temps est également moindre. Cette différence est peut-être imputable en partie à la méthodologie: l'exposition des flacons était effectuée à la Station I, où la turbidité est moindre qu'à la Station IV; les cellules végétales des niveaux inférieurs de la Station IV se trouvent ainsi exposées à un niveau énergétique légèrement supérieur au niveau réel auquel elles ont été recueillies, leur activité photosynthétique pouvant s'en trouver accrue.

Toutefois cette hypothèse ne rendrait compte de l'augmentation de l'assimilation qu'en profondeur. En surface, en effet, on peut admettre que l'éclairement est à peu de chose près constant sur toute la superficie de l'étang, le lieu d'exposition ne jouant plus alors aucun rôle.

Situation postérieure à l'arrivée des eaux duranciennes

La mise en service du canal de dérivation de la Durance se produit lors de la période de production médiocre suivant le premier développement planctonique annuel, lequel a épuisé les phosphates disponibles dans toute l'épaisseur de la nappe (concentrations inférieures à $0,3 \mu\text{-atg/l}$; Minas, 1974). On peut considérer que l'accroissement de l'activité phytoplanctonique dès le mois d'avril est un effet de l'eutrophisation par apport direct fluvial, immédiatement consommé (Fig. 2).

Il se peut qu'une première consommation intense s'effectue dans la région proximale de l'embouchure du canal, dans la zone la plus dessalée. Toutefois on constate que: (1) les valeurs de production superficielle croissent régulièrement à partir de fin mars à la Station I, tandis qu'elles marquent d'abord un fléchissement à la Station IV, au fur et à mesure de la dessalure croissante, puis, celle-ci se stabilisant, présentent un premier maximum, faible (1er juin 1966); (2) à chaque station, la poussée maximale n'apparaît (30 juin 1966) que lorsque la période de salinités minimales est terminée et que ces dernières recommencent à augmenter, le débit du canal ayant décliné.

Il semblerait donc que la proximité de l'apport d'eau douce, dans le temps comme dans l'espace, ne soit pas favorable à une activité photosynthétique intense; ceci recoupe les constatations de Blanc et Leveau (1973) selon lesquelles certains phénomènes liés à la dessalure dans une région d'estuaire, tels que turbulence, variations halines et thermiques, représenteraient des facteurs néfastes vis-à-vis de la physiologie des cellules du phytoplancton; celles-ci n'atteindraient leur activité maximale qu'à une certaine distance du point d'arrivée d'eau douce, ou dans un certain laps de temps après que cet apport a cessé ou diminué, lorsqu'une stabilité relative s'installe.

Après la production importante de fin juin (plus de $1 \text{ g C/m}^3/\text{jour}$ en surface dans la région nord), l'augmentation des concentrations en phosphates peut être attribuée au recyclage, comme en témoi-

gnent les teneurs élevées observées sur le fond (plus de $1 \mu\text{-atg/l}$ à la Station IV, le 12 juillet 1966). Par la suite, une activité photosynthétique plus modérée, mais assez constante dans le temps, consomme peu à peu le phosphore minéral.

Malgré une réduction notable de l'épaisseur de la couche photosynthétique, sensible dès la mise en eau du canal, on ne perçoit guère de modification dans le profil vertical des courbes de production: l'isoplèthe de $50 \text{ mg C/m}^3/\text{jour}$ a conservé son immersion maximale aux environs de 6 m pour la Station I, celle de 100 mg s'étant enfoncée par rapport à l'année précédente.

Durant toute l'année 1967 et jusqu'en mars 1968, la quantité de carbone élaboré demeure très moyenne, principalement à la Station I, et l'on est tenté d'y voir un effet de la diminution générale des concentrations moyennes en éléments nutritifs, observée dans les niveaux photosynthétiques. L'accroissement de l'activité dans la région nord semble présenter un rapport avec l'existence et la disparition sporadiques des réserves d'accumulation sur le fond à la Station I (Minas, 1974). Ceci mettrait en évidence la prépondérance, par rapport à la diffusion verticale, du transfert latéral sur le fond, les eaux riches en sels minéraux de la couche profonde du sud allant "nourrir" les eaux de la région nord, au terme du mouvement d'upwelling généralisé et plus ou moins permanent, lié à la prédominance habituelle des vents de secteur ouest à nord (Minas, 1973). La légère reprise de la production photosynthétique dans la région sud à partir de septembre est corrélative de la remontée vers la surface des isohalines, et le maximum superficiel observé (25 octobre 1967) correspond au gradient minimal de l'halocline, autorisant une meilleure diffusion verticale.

L'épaisseur de la couche productive a peu varié à la Station IV, alors qu'à la Station I, si l'on prend pour repère l'isoplèthe de $50 \text{ mg C/m}^3/\text{jour}$, elle disparaît de mai à juillet, celle de 100 mg n'apparaissant, brièvement, qu'à l'automne.

C'est en 1968 que seront mesurées les plus fortes valeurs de production (près de $1,5 \text{ g C/m}^3/\text{jour}$ en surface à la Station IV, le 23 juillet 1968). De mars à décembre, sur les premiers 5 à 6 m environ, les quantités de carbone synthétisé demeurent généralement supérieures à $100 \text{ mg/m}^3/\text{jour}$.

Durant l'année 1968, la décharge en eau du canal a été considérable, comparée à celle de l'année précédente (près de deux fois supérieure; Minas, 1973); on peut penser que l'apport en éléments nutritifs qui en a résulté est à l'ori-

gine de cet accroissement généralisé de la productivité des eaux de l'étang, son influence se décomposant en deux temps. L'importante quantité de sels nutritifs amenés permet un développement phyto-planctonique notable par la première consommation directe; ce développement, que l'on pourrait qualifier de "primaire" provoque à son tour, par l'intermédiaire de l'apport en matériel organique qu'il va représenter, et dont la régénération permettra une seconde (puis une troisième, etc.) consommation, un développement "secondaire"; la forte production de juillet-août 1968 en particulier, paraît appartenir à ce dernier type, et présente une relation avec la disparition des réserves nutritives de reminéralisation accumulées sur le fond.

Au cours de l'année 1969, et malgré un apport nutritif considérable (les débits du canal ont encore augmenté), les valeurs de production restent très médiocres, surtout à la Station IV (maxima: 300 à 400 mg C/m³/jour en surface). D'autre part, la disparition sur le fond de la région sud, des réserves nutritives, ne semble pas induire, lorsqu'elle se produit, de poussée phytoplanctonique; on peut penser que des poussées ont eu lieu, mais très brèves, et que l'espacement des sorties de prélèvements n'a pas permis de les repérer. Il est certain que dans un milieu aussi instable hydrodynamiquement, la remise en circulation de réserves nutritives doit provoquer l'apparition de "blooms" brefs et aigus. Pour s'en convaincre, il n'est que d'effectuer le calcul suivant, portant sur les valeurs des concentrations en phosphates mesurées le 27 mai 1969: considérons les seules réserves présentes par m² sous la pycnocline, c'est-à-dire au-dessous de 6 m; pour une moyenne de 1,90 m-atg/m³ entre les niveaux de 6 et 8,5 m, elles représentent un stock de 4,75 m-atg/m²; la transformation en carbone de la totalité de ce stock-sur la base du rapport atomique P = 106 C-donnerait environ 6 g C/m². Une telle valeur représente à peu près la quantité de carbone élaboré en 6 jours, vers la même époque, l'année précédente. On conçoit ainsi aisément qu'une éventuelle poussée phytoplanctonique consécutive à la remontée de réserves nutritives vers la surface ait pu facilement échapper à nos investigations. Toutefois la connaissance, durant cette année-là, de divers autres paramètres indicateurs de la biomasse (Minas, sous presse) corrobore les conclusions auxquelles conduit l'examen des taux de production.

L'isoplèthe de 50 mg C/m³/jour n'atteint jamais le fond à la Station IV, et peut-être faut-il en rechercher la

cause dans l'augmentation de la turbidité liée à un accroissement des apports en limons depuis le début de l'hiver 1968-1969; d'autre part, les productions en surface sont, dans le nord en particulier, le plus souvent inférieures à 100, et fréquemment à 50 mg C/m³/jour.

Etude des courbes de production - Taux journaliers et bilans annuels

Les taux de production journaliers calculés d'après les mesures à chaque niveau de prélèvement (Fig. 3) montrent une variation comprise entre les valeurs extrêmes de 24 (2 décembre 1965) et 3370 mg C/m²/jour (6 août 1968), à la Station I, et 21 (2 décembre 1965) et 4398 mg C/m²/jour (23 juillet 1968) à la Station IV. Comparés aux taux maxima rencontrés en Méditerranée, par exemple, les valeurs supérieures extrêmes sont près de 10 fois plus fortes, pour une couche productive 6 à 7 fois moins épaisse.

Il n'apparaît pas possible de déceler de relation entre la forme des courbes d'assimilation et tel ou tel facteur; en particulier, les modifications de la position du maximum photosynthétique - le plus généralement situé en surface ou à 1 m - ne semblent pas avoir de causes déterminantes précises et apparentes (nébulosité, turbidité, période considérée, agitation, température ou salinité...).

La seule relation apparente est celle qui existe de station à station; en effet, si l'on excepte certaines variations de détail, l'évolution des profils et souvent leur forme aux deux stations de prélèvements, jusqu'à 5 m de profondeur, présentent une grande similitude. Ceci tendrait à prouver que les eaux de l'étang dans leur ensemble représentent un milieu homogène, fait qui avait d'ailleurs été mis en évidence lors de l'étude comparée à 5 stations de prélèvements de divers paramètres hydrologiques et hydrobiologiques (Minas, 1973). Cette homogénéité spatio-horizontale se reflète dans la répartition des populations phytoplanctoniques.

A partir des courbes de production journalières, on a calculé les taux annuels de production (Tableau 1 et Fig. 4).

Sur la base des chiffres de ce tableau (colonne des moyennes), les quantités annuelles, en tonnes, de carbone organique produit dans l'étang seraient les suivantes, pour une superficie de 15.500 hectares: 1965: 29.760; 1966: 47.740; 1967: 24.025; 1968: 59.520; 1969: 15.810.

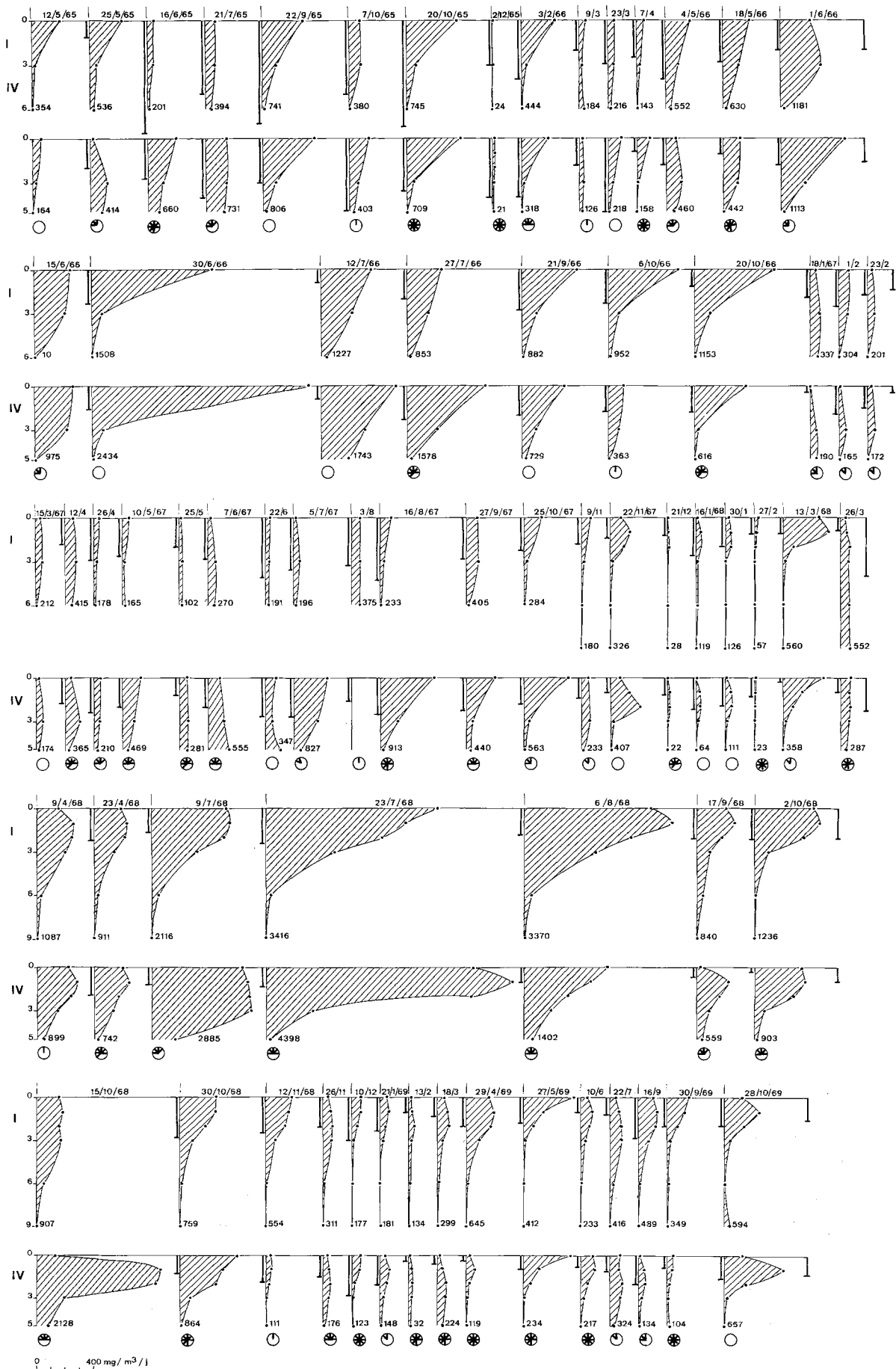


Fig. 3. Profils des courbes de production aux Stations I et IV. Les chiffres portés au bas de chaque courbe indiquent les taux journaliers de production exprimés en mg C/m², et évalués par intégration de la surface hachurée délimitée par la courbe et les axes de coordonnées. La figure porte également la représentation de la profondeur de disparition du disque de Secchi et de l'état du ciel (nébulosité en 1/8^o de couverture totale)

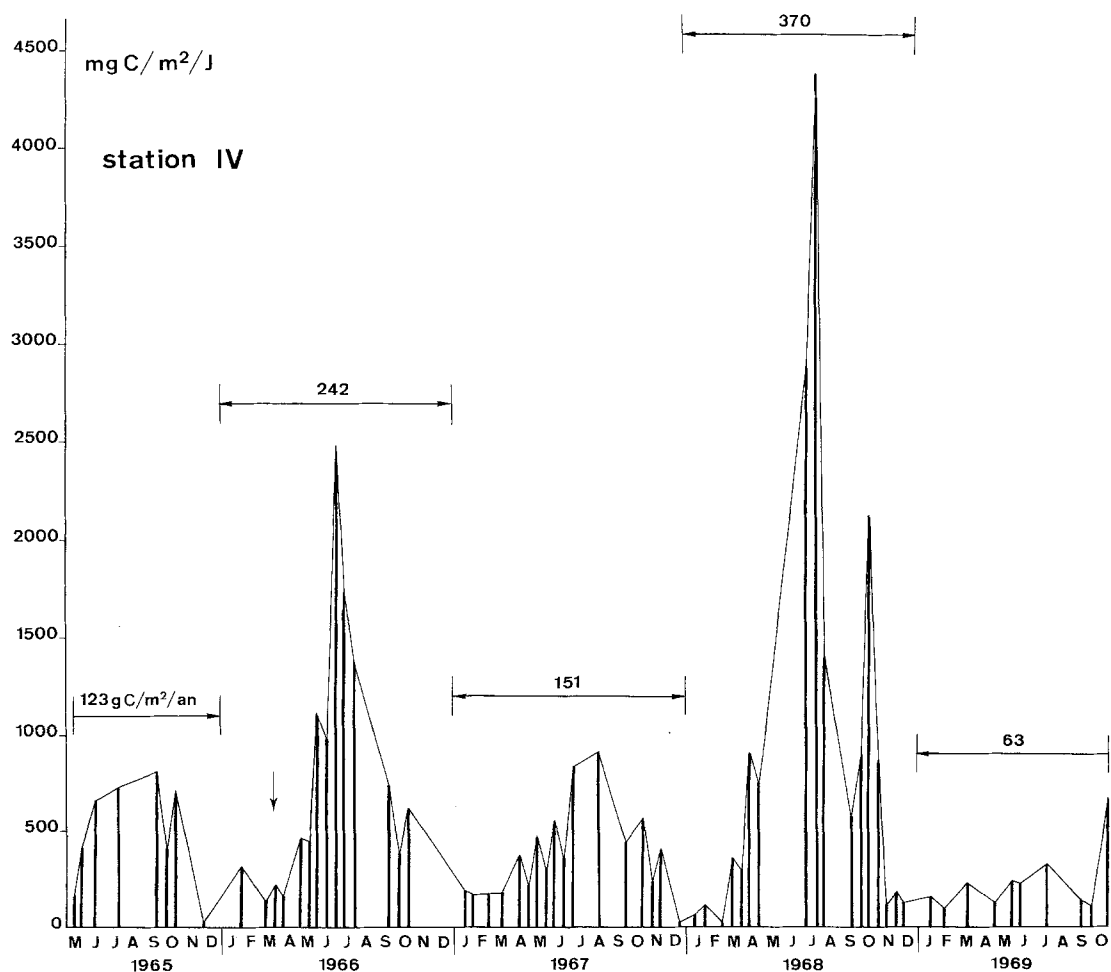
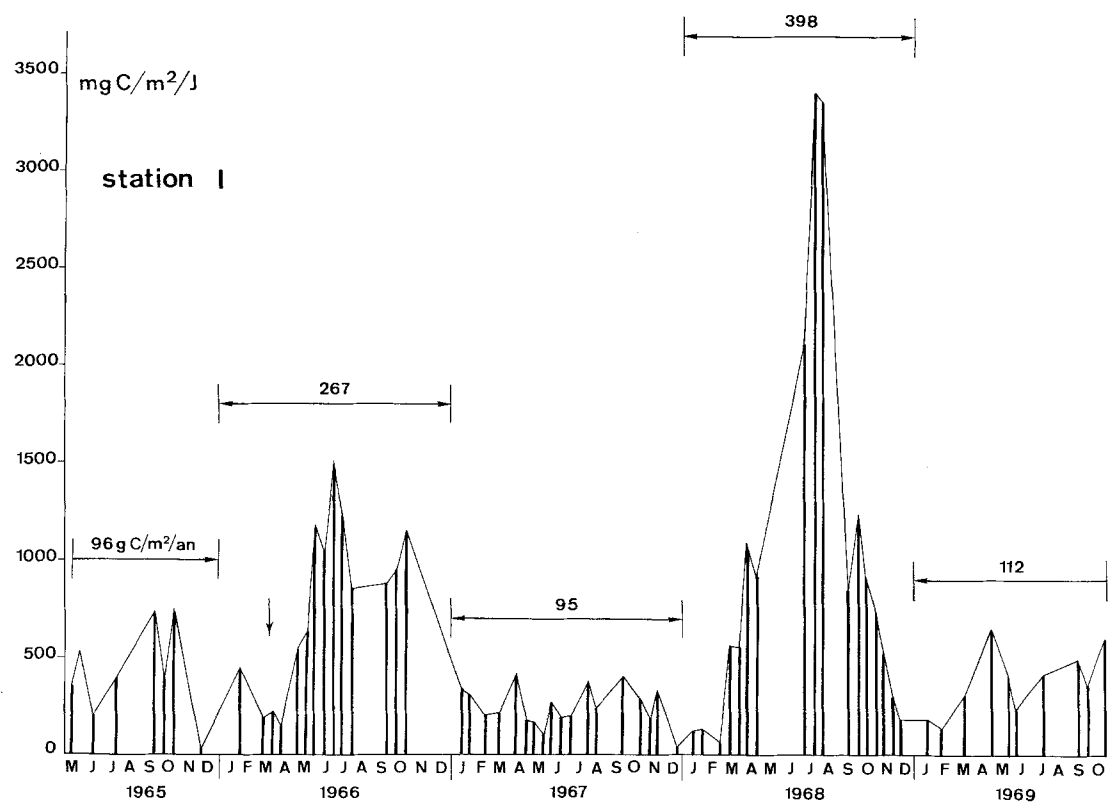


Fig. 4. Bilans annuels des taux de production primaire aux Stations I et IV, exprimés en $g\ C/m^2/an$, et évalués à partir des taux journaliers de carbone synthétisé. Cette figure met en évidence la succession d'années à "faible" et "forte" productions, et la similitude de l'évolution aux deux stations de prélèvements

Tableau 1. Bilans annuels de la production primaire dans les eaux de l'Etang de Berre, aux Stations I et IV. Pour les années 1965 et 1969, les valeurs annuelles sont extrapolées à partir de mesures portant de mai à décembre (1965) et de janvier à octobre (1969). On considère que les 2 stations de prélèvements sont représentatives des deux régions-types de l'étang: la zone sud placée sous l'influence de l'entrée d'eau méditerranéenne par le Chenal de Caronte, la zone nord intéressée par les phénomènes de dilution. La moyenne des valeurs obtenues dans ces deux régions permet d'estimer la production globale annuelle pour l'étang

Année	Station I (g C/m ² /an)	Station IV (g C/m ² /an)	Moyenne (g C/m ² /an)	Taux journalier moyen (mg C/m ² /jour)
1965	167	216	192	526
1966	306	310	308	844
1967	114	196	155	425
1968	398	370	384	1052
1969	124	80	102	279

Tableau 2. Taux et bilans de production primaire dans divers lacs et milieux océaniques, et dans l'Etang de Berre avant, et après la dérivation des eaux de la Durance

Régions étudiées	Production primaire			Auteurs
	mg C/m ³ / jour	mg C/m ² / jour	g C/m ² /an	
Lacs oligotrophes	-	30 - 100	7 - 25	Rodhe (1969)
Lacs eutrophes naturels	-	300 - 1000	75 - 250	
pollués	-	1500 - 3000	350 - 700	
Lac Esrom (moyenne- ment eutrophe)	2 - 940	10 - 2500	333	Jonasson (1969)
Lac Pedersborg (très eutrophe)	9500	0 - 8500	963	
Mers tempérées froides	-	0 - 4000	120	Ryther (1963)
Mer du Nord	-	-	57 - 82	Steele (1957)
Eaux danoises	10 - 100	-	74 - 120	Stemann- Nielsen (1964)
Etang de Berre situation antérieure	3 - 380	20 - 750	150	Minas
situation postérieure	2 - 1500	20 - 4400	102 - 384	(présente étude)

On peut remarquer que, depuis 1965, il s'établit une alternance d'années à faible et forte production, ce qui laisserait supposer qu'il n'y a pas une augmentation continue et constante de l'eutrophisation, mais une sorte de phénomène d'oscillation.

Comparaison avec d'autres localités

Le Tableau 2 résume quelques taux de production mesurés dans des lacs ou dans des eaux océaniques côtières réputées productives. Les dénominations "oligotrophes", "eutrophes", "naturels", etc., sont celles indiquées par les auteurs cités.

Comparaison entre la production mesurée au ^{14}C et la production potentielle déduite des apports en éléments minéraux fluviatiles

On sait que dans les océans, les termes de "production nouvelle" et "production régénérée" désignent, l'un la quantité de carbone synthétisée à partir des réserves nutritives d'origine profonde, amenées vers la couche euphotique par divers mécanismes hydrodynamiques (upwellings, mélange turbulent vertical, advection latérale, etc.), l'autre la quantité de carbone élaboré à partir des sels nutritifs reminéralisés dans la couche euphotique; l'indice de recyclage I_R est égal à $\frac{\Delta QP}{\Delta QR}$, équivalents d'oxygène de la production mesurée (production nouvelle + production régénérée), et de la variation du phosphore minéral (production nouvelle).

Dans l'Étang de Berre, et ceci peut être valable pour tout autre cas où les divers systèmes d'apport en éléments minéraux sont du même type que ceux rencontrés ici, on peut également distinguer productions "nouvelle" et "régénérée", mais ces termes désigneront, le premier le fonctionnement photosynthétique sur éléments apportés directement sous forme minérale par les eaux douces, le second, le fonctionnement sur des éléments de reminéralisation.

L'indice de recyclage I_R mesurerait alors le rapport de la production potentielle à la production mesurée, soit $\frac{\Delta P}{\Delta R}$, R représentant l'équivalent en carbone de la quantité de phosphore minéral véhiculé par les eaux douces, sur la base du rapport atomique $P = 106 C$ (un autre mode de calcul de I_R a été proposé par Minas, 1973).

Le Tableau 3 décompose les différents termes permettant de calculer I_R . Pour

l'année 1965, le calcul théorique de la quantité de phosphates amenés par les affluents s'appuie sur des chiffres connus seulement pour les deux principaux vecteurs, Arc et Touloubre; la quantité globale de sels nutritifs réellement apportés à l'étang est ainsi sous-estimée, et l'indice de recyclage surestimé. Cependant, même en accordant aux autres eaux douces arrivant à l'étang une valeur d'apport égale à celle de la somme Arc et Touloubre, il reste que la part de production nouvelle en 1965 ne représenterait au maximum que 7 à 8% environ du total. Pour les années suivantes, cette sous-estimation des apports a beaucoup moins d'importance, étant donné le tonnage imputable aux eaux duranciennes.

Les éléments de régénération peuvent avoir deux origines: (1) une origine phytoplanctonique récente ("externe") qui fait partie du potentiel initial d'apport fluviatile, la minéralisation qui suit la première consommation s'effectuant en partie au sein des eaux, en partie sur le fond après sédimentation; cette origine englobe également les formes organiques, particulières ou dissoutes, amenées directement par les cours d'eau et minéralisées dans l'étang; (2) une origine benthique autochtone ("interne").

Si la part de production nouvelle est facilement quantifiable et permet, par différence, d'évaluer la production régénérée, il est plus malaisé de dissocier dans cette dernière la part attribuable au stock organique "interne" de la part qui revient à l'apport "externe"; une telle évaluation réclamerait, en particulier, la connaissance des biomasses organique et phytoplanctonique dans les eaux de l'étang et dans les eaux douces, ainsi que celle des pertes en matériel organique vers la mer.

En réalité, on ignore si tous les phosphates apportés par les eaux douces sont consommés dans l'ensemble de l'année; il se peut qu'une fraction du stock (eau et sédiment) soit constituée par des phosphates d'apport; c'est vraisemblablement ce qui se passe en tout cas pendant la période hivernale. Si cela est, sur le plan global annuel, on est conduit à une sous-estimation de la part attribuée au recyclage.

Par ailleurs, les taux de production mesurés sont probablement sous-estimés (ce qui, par voie de conséquence, aboutirait à une nouvelle sous-estimation de la quantité de phosphore reminéralisé) pour deux raisons: (1) La quantité de carbone synthétisée évaluée pour la superficie totale de l'étang, peut l'être dans certains cas par défaut, une pre-

Tableau 3. "Production nouvelle" (déduite des apports fluviaux annuels de phosphore minéral, voir Minas, 1974) et "production régénérée" (égale à la production mesurée diminuée de la production nouvelle) calculées en tonnes de carbone synthétisé annuellement dans l'Étang de Berre.

$$\text{Indice de recyclage } I_r = \frac{\text{production mesurée}}{\text{production nouvelle}}$$

Termes du calcul	Année				
	1965	1966	1967	1968	1969
Production mesurée P	29.760	47.740	24.025	59.520	15.810
Apports en P-PO ₄	22	169	132	230	325
Production nouvelle R	903	6.934	5.416	9.437	13.335
Production régénérée	28.857	40.806	18.609	50.083	2.475
$\frac{\Delta P}{\Delta R} = I_r$	32,96	6,88	4,44	6,31	1,19
Production régénérée (%)	97	85	77	84	16

mière consommation rapide par le phytoplancton des sels nutritifs fluviaux, étant susceptible de s'effectuer dès le débouché des vecteurs dans l'étang; toutefois, d'une part, ces zones représentent une aire très restreinte par rapport à l'étang et, en admettant que la quantité de carbone élaboré y atteigne des taux très élevés, l'incidence de ces derniers sur le taux global pour l'étang serait peu marquée; d'autre part, on a vu que si cette hypothèse peut être acceptable pour la période antérieure à l'arrivée des eaux de la Durance, par la suite, le très fort déséquilibre constitue plutôt un facteur néfaste vis-à-vis de la production primaire. (2) La seconde cause est d'ordre méthodologique: la valeur mesurée de carbone organique ne tient pas compte de l'effet d'auto-absorption dans les filtres à forte teneur en éléments calcaires ou colloïdaux.

Ainsi, les chiffres ci-dessus ne représentent-ils que des ordres de grandeur approximatifs. Néanmoins, leur comparaison mène à deux constatations:

- la quantité de carbone synthétisé à partir des éléments de reminéralisation ("production régénérée") a diminué les années qui ont suivi l'arrivée des eaux de la Durance;
- il se produit des variations considérables d'une année à l'autre dans les quantités de matière organique élaborée; les années à plus faible production montrent un pourcentage de "production nou-

velle" plus élevé; en 1969 en particulier, cette dernière représente les 3/4 du total ou, en d'autres termes, seul 1/4 de la production de matière organique est imputable au recyclage.

Discussion et conclusions

Deux remarques d'ordre général serviront d'introduction à cette discussion: - la biomasse phytoplanctonique dans ses variations quantitatives et qualitatives détermine le cycle annuel de la production qui, réciproquement, modifie cette biomasse; - le taux de régénération des éléments biogènes dépend de l'importance de la biomasse organique dont, réciproquement, l'accroissement dépend de la richesse du milieu en ces éléments, et de la possibilité pour les organismes de les utiliser.

On sait que les deux facteurs principaux qui conditionnent la croissance phytoplanctonique sont la présence de sels nutritifs en quantités suffisantes, et l'éclairement. En principe, dans une masse d'eau, lorsque les conditions d'éclairement deviennent optimales, la production organique primaire croît tant que des éléments nutritifs sont disponibles; ces derniers représentent habituellement le facteur limitant, leur épuisement déterminant le seuil maximal que peut atteindre l'accroissement de la biomasse (cas des eaux méditerranéennes).

Des deux éléments minéraux majeurs intervenant dans le développement phytoplanctonique, azote et phosphore, nous nous bornerons ici à tenter de démontrer le mécanisme de la relation croissance du phytoplancton-phosphore, pour deux raisons: - le nombre élevé d'observations qui permet une connaissance détaillée des variations de cet élément durant les années concernées (Minas, 1974) - l'absence de mesures d'ammoniaque, composé dont on sait le rôle primordial qu'il joue dans la cinétique d'assimilation de l'azote. Par ailleurs, le cycle de l'azote dans les eaux de l'étang est particulièrement complexe du fait de l'existence de phénomènes de dénitrification poussée dans certaines zones (Minas, 1973, 1974); l'étude de la relation production-azote se révèle donc délicate et réclamerait une connaissance approfondie des différents composés de cet élément et de leurs rapports.

Pendant l'année 1965, le fait qu'on observe toujours dans les eaux de l'étang la présence, en quantités notables, de phosphates sur toute la hauteur de la nappe (particulièrement de la fin de l'été au début de l'hiver), prouve que la consommation par le phytoplancton est incomplète; si, durant la période hivernale, on peut invoquer les conditions médiocres d'éclairement inhibant la photosynthèse, ce n'est plus le cas dès le printemps et en été; à partir de ce moment-là, les concentrations en sels nutritifs devraient diminuer jusqu'au début de l'hiver. Or, effectivement, après une baisse consécutive à la poussée de février-mars, les teneurs augmentent au cours de l'été et une partie de l'hiver; en terme de phosphore minéral, la production réelle durant cette période est donc inférieure à la production potentielle. D'un autre côté, l'importance du recyclage serait en faveur de l'existence d'une biomasse considérable, à l'origine de la "pluie" organique particulière sur le fond du bassin.

Ces considérations sont à rapprocher d'observations effectuées début novembre 1965 par Blanc *et al.* (1967) dans les eaux de l'étang, et qui font apparaître la médiocrité de la production relative (de 0,015 à 0,15 mg C/10⁶/cellules/l) et du contenu chlorophyllien (de 0,1 à 1,5 µg/10⁶/cellules/l environ) de populations phytoplanctoniques extrêmement abondantes (de 3 x 10⁶ à plus de 20 x 10⁶ cellules/l).

Cette relation entre l'augmentation de l'effectif cellulaire et la diminution de la concentration des pigments assimilateurs et de la production relative est un phénomène connu (Steele et

Baird, 1962; Findenegg, 1965; Maestrini, 1966). Il pourrait rendre compte de la consommation incomplète des éléments biogènes: la prolifération cellulaire serait à l'origine de l'inhibition de l'activité photosynthétique (Blanc et Leveau, 1973), en même temps que de l'accroissement de la quantité de matière dégradable. Cela provoquerait une accumulation de ces éléments dans toute l'épaisseur de la couche d'eau, la période estivale étant favorable à une reminéralisation intense.

On peut schématiser de la façon suivante les diverses phases des relations phosphore minéral-production photosynthétique au cours de l'année 1965.

- La phase hivernale pendant laquelle le stock d'éléments biogènes est important: production faible, le facteur limitant étant alors essentiellement la quantité de lumière; eutrophisation élevée par les cours d'eau dont le débit est maximal; présence de matériel en voie de dégradation issu de la dernière floraison automnale.

- La phase pré-printanière, avec la première poussée phytoplanctonique, induite vraisemblablement par l'augmentation des températures de l'eau superficielle (Blanc et Leveau, 1973) en février, liée au régime de vent d'est dominant habituellement ce mois de l'année; il se produit alors un accroissement considérable du nombre des cellules qui se traduit par une consommation accrue des sels nutritifs. Il est possible que, dès cette époque, l'inhibition par prolifération cellulaire prenne place (la consommation des phosphates n'est pas totale); toutefois, l'éclairement peut continuer de jouer un rôle limitant - Travers (1971) citant Stépanek (1960) et Lorenzen (1963), insiste en particulier sur l'influence de la durée du jour sur la croissance des espèces.

- La phase printanière: la production primaire décroît, cependant qu'à la fin du printemps apparaissent des éléments nutritifs dus à la minéralisation (sous-saturation en oxygène à la base de la couche euphotique).

- La phase estivale et automnale: les conditions d'éclairement sont optimales, les sels nutritifs abondants; la production augmente et atteint ses valeurs maximales, mais l'accroissement des concentrations en phosphates montre l'influence du facteur limitant.

Le schéma ci-dessus tend à se reproduire en 1966: l'accroissement de l'eutrophisation lors de la première forte décharge en eau du canal, entre mars et juin 1966, a induit une augmentation importante de la biomasse phytoplanctonique (production élevée; Fig. 5a) con-

duisant vraisemblablement ensuite à un phénomène d'inhibition dû à la forte densité des populations algales, qui provoque un accroissement du stock d'éléments biogènes non utilisés: en juillet-août, des teneurs maximales en phosphates sont observées dans les niveaux superficiels (de l'ordre de $0,8 \mu\text{-atg/l}$).

Cette situation cesse dès que les apports d'eau douce augmentent à nouveau, considérablement, en octobre (Minas, 1974). On est ainsi amené à établir une relation, a priori paradoxale, entre la dessalure et la disparition des phosphates; une explication peut être proposée: par un effet de "dilution", il se produirait une diminution de la concentration de la matière organique et des cellules phytoplanctoniques², qui favoriserait une meilleure assimilation des sels minéraux stockés dans l'eau; cette reprise de l'activité photosynthétique se traduirait par l'augmentation des taux de production primaire fin octobre.

Jusqu'en mars 1967, on peut considérer que l'apport nutritif fluvial suffit à maintenir une production faible: la conversion en carbone de la quantité approximative de phosphates amenés à l'étang entre décembre et mars, attribuerait aux eaux, pendant cette période, un taux de production moyen analogue à celui que est réellement mesuré soit $200 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ environ.

Cette suppression de la réserve de sels nutritifs, qui se constituait au sein des eaux et subsistait durant la période hivernale, constitue peut-être l'une des causes explicatives de la médiocrité de la production au cours de l'année 1967. Jusque-là, en effet, ce stock nutritif préexistant devait favoriser le déclenchement de la première poussée printanière, à partir de laquelle s'enclenchait le processus synthèse-régénération-synthèse, etc. de la matière organique. Au début de l'année 1967, les eaux appauvries en sels nutritifs, ne sont pas le siège d'un premier développement phytoplanctonique suffisamment important, et la quantité de matière organique appelée à la régénération demeure constamment faible (durant l'époque favorable à ce phénomène, les teneurs en phosphates à la Station IV n'atteignent pas $0,5 \mu\text{-atg/l}$). D'autre part, les difficultés qu'oppose l'existence de la pycnocline à une libre diffusion vers la surface des éléments ré-

générés jouent certainement aussi un rôle dans le maintien à des taux médiocres de l'activité photosynthétique, les organismes ne bénéficiant de la "nourriture" nécessaire à leur croissance et à leur multiplication que par à-coups (de surcroît, en 1967, l'eutrophisation par les eaux douces a été très réduite pendant toute une partie de l'année).

En 1968, le déclenchement de l'activité photosynthétique, en mars, semble pouvoir être mis en rapport avec une augmentation des teneurs en phosphates qui, à cette époque, est imputable à l'apport fluvial; elle correspond à une décharge en eau considérable, du 22 février au 1er mars: en 9 jours il a été rejeté dans l'étang plus de la moitié de la quantité d'eau totale du mois (Minas, 1973). A partir de ce premier développement phytoplanctonique, le processus se poursuit, menant à des taux maxima de production.

A partir de décembre, les taux diminuent considérablement, et au cours de 1969, l'activité photosynthétique faible fonctionne presque uniquement sur l'apport fluvial, comme en témoignent les eaux superficielles pratiquement dépourvues de sels nutritifs, et le faible indice de recyclage. Il semble, paradoxalement, que ce soit la très forte dilution générale observée au cours de cette année qui soit à l'origine de cette baisse de productivité (la Fig. 5d fait apparaître une relation positive salinité-production pour l'année 1969).

Les très basses salinités paraissent représenter un facteur négatif vis-à-vis de la production; la raison en est probablement - indépendamment des effets mécaniques d'une forte dilution évoqués plus haut - que la majorité des espèces phytoplanctoniques ont leur croissance maximale pour des salinités comprises entre 15 et 20‰ (Braarud, 1951, 1961). Blanc et Leveau (1973) situent l'optimum de développement de *Skeletonema costatum* et *Nitzschia delicatissima* entre 14 et 18‰ (cette dernière espèce était largement prédominante dans l'Etang de Berre, en 1965; Blanc et al., 1967). Or, en 1967, les salinités superficielles dans la région nord sont inférieures à 5‰ durant janvier et une partie de février, et à 10‰ jusqu'à fin mars; en 1969, elles sont inférieures à 5‰ jusqu'en avril; ce qui n'est le cas ni en 1966, ni en 1968. Ainsi, pour les années 1967 et 1969, à l'époque approximative où se situe normalement la première poussée annuelle, les conditions halines auraient-elles été défavorables (on remarquera, qu'hormis en 1967 où les conditions ont été particulières, les taux maxima de production ont été fréquem-

²Cette "dilution" se manifeste par ailleurs par une diminution du poids total de seston, d'autant plus sensible sur la partie organique qu'il se produit une augmentation du pourcentage de carbonates détritiques (Minas, 1973).

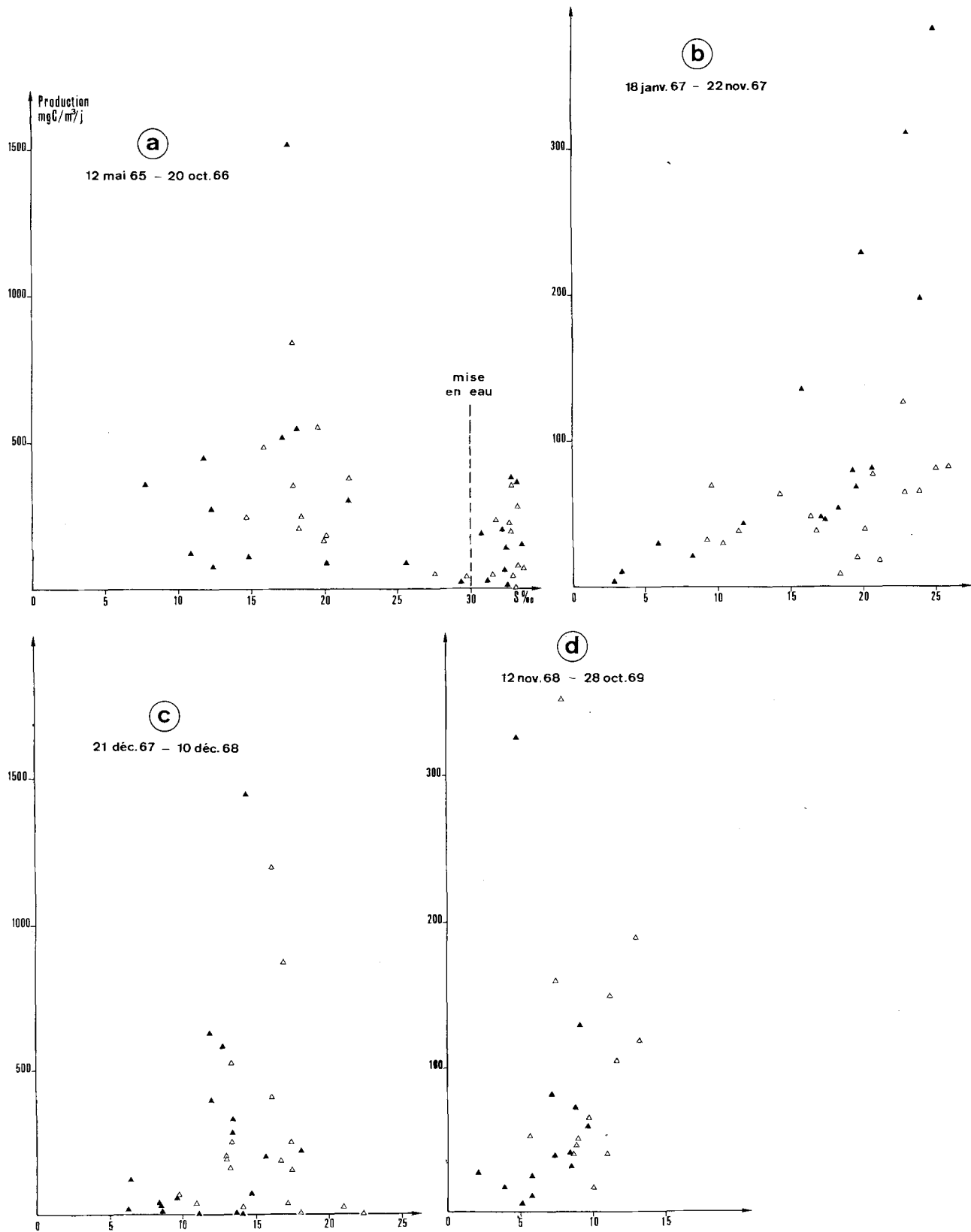


Fig. 5. Diagrammes salinité (abscisse)-production (ordonnée) pour les eaux de surface aux Stations I (triangles blancs) et IV (triangles noirs). a = années 1965 et 1966 (période antérieure à la dérivation de la Durance et période transitoire); b = année 1967; c = année 1968; d = année 1969. Une relation positive entre production et salinité existe, en particulier pour les très basses valeurs de salinité; c'est pour une gamme de salinités comprise approximativement entre 15 et 20 ‰ que l'on observe généralement les plus forts taux de production

ment observés pour des salinités comprises entre 15 et 20‰; Fig. 5a, c).

On doit mentionner également l'incidence éventuelle sur les taux de production mesurés, des phénomènes d'auto-absorption, sur les filtres très chargés en matériel particulaire; une telle incidence apparaît manifeste dans certains cas, et il est certain que par exemple le taux de production mesuré le 17 septembre 1968, en surface, à la Station IV (19,6 mg C/m³/jour, les taux à 1 et 2 m étant proches de 200 mg, ordre de grandeur également de ceux observés à la Station I à 0, 1 et 2 m) trouve là son origine: il correspond à un poids de seston de 111 mg/l (Minas, 1973). Toutefois, les très fortes charges particulières sont relativement rares, même à la Station IV, et d'ailleurs, si leur augmentation durant l'année 1969, tout particulièrement dans la région nord, peut mener à une sous-estimation des productions mesurées dans cette zone, on ne peut invoquer cette raison ni pour les taux observés en 1967, ni pour ceux de 1969 à la Station I. Si, effectivement, l'auto-absorption peut être à l'origine de mesures faussées conduisant à une sous-estimation de la production, son influence est facilement repérable et elle ne peut en aucun cas être retenue pour expliquer des variations à l'échelle annuelle aussi considérables que celles qui ont été observées.

Les diverses observations et considérations qui précèdent permettent d'aboutir aux conclusions suivantes:

(1) Le déclenchement annuel de la production (première poussée) est tributaire, d'une part, de la présence en quantité suffisante des éléments nutritifs, d'autre part, du niveau de dilution.

(2) Les éléments nutritifs peuvent, soit provenir de l'année précédente et avoir été stockés dans les eaux (1965 - 1966), soit être apportés par les eaux douces, mais à condition que cet apport n'entraîne pas une dilution excessive (débits élevés pendant un court laps de temps: 1968).

(3) Lorsque l'année débute par une dilution forte et durable, et en dépit de l'eutrophisation qui en découle, le démarrage de la production est beaucoup plus tardif, et ne se produit que lorsque les salinités ont atteint une certaine valeur (1967). Si, étant donné des débits considérables, les valeurs de ce paramètre demeurent basses, l'activité photosynthétique reste médiocre tout au long de l'année (1969).

(4) Tout ceci conduit à penser qu'indépendamment des influences de la salinité et des effets mécaniques de la dilution sur la croissance des organis-

mes du phytoplancton, on peut avancer l'hypothèse d'une troisième influence, celle de la "dilution" des cellules, c'est-à-dire de la diminution de leur densité, par mélange avec des eaux plus pauvres en microorganismes. Les très forts apports à partir de novembre 1968, bien qu'ils provoquent un accroissement de l'eutrophisation, ont également pour conséquence d'appauvrir le milieu en nombre de cellules photoautotrophes (Minas, 1973). Il s'ensuivrait une sédimentation réduite. La "pluie" organique sur le fond du bassin peut être encore diminuée par les effets d'une circulation plus turbulente: on ne doit pas écarter la possibilité d'une sortie accrue vers la mer de cellules entraînées par les courants sortants, dominants précisément dans la couche superficielle plus riche en phytoplancton. Cette décroissance de l'apport organique serait à l'origine de la diminution de la quantité d'éléments recyclables susceptibles d'être remis en circulation et repris par la photosynthèse.

Ainsi un même phénomène (en l'espèce, une dilution notable) peut-il avoir deux conséquences diamétralement opposées selon les caractéristiques hydrologiques et écologiques du milieu dans lequel il survient: (a) au sein d'une eau présentant une grande abondance de cellules et une salinité relativement élevée, un apport d'eau douce, en augmentant l'eutrophisation, en même temps qu'il provoque une diminution de la densité des populations, permet probablement une meilleure utilisation des éléments nutritifs et un accroissement corrélatif du rendement photosynthétique; (b) par contre, dans une eau déjà fortement diluée par un apport prolongé et où la densité cellulaire est basse, le taux de production demeure médiocre tant que la dilution persiste.

Le développement qui précède présente une hypothèse globale explicative des variations perçues dans la cinétique d'assimilation du phosphore minéral; une telle hypothèse n'est évidemment pas exclusive d'autres causes, pouvant d'ailleurs agir simultanément.

En conclusion, on peut dire que la production primaire de l'Etang de Berre rappelle celle d'un écosystème de type océanique général, c'est-à-dire dans lequel le mélange vertical hivernal est suivi d'une poussée phytoplanctonique printanière. Toutefois, les modalités de l'importante dessalure qui a suivi la mise en service du canal de dérivation de la Durance, en mars 1966, ont imprimé au système producteur certaines caractéristiques particulières.

- Durant la période précédant cette

dilution, le fonctionnement par rapport aux éléments nutritifs, se fait essentiellement à partir des éléments régénérés, la part de "production nouvelle" représentant moins de 10% de la production totale; par ailleurs, tout le potentiel nutritif n'est pas utilisé par la photosynthèse, phénomène qui, indépendamment de l'action de divers autres facteurs limitants, pourrait être lié à l'extrême abondance cellulaire.

- Par la suite, la modification des proportions de productions "nouvelle" et "régénérée" au sein du bilan global, avec une diminution sensible de la part imputable au recyclage, conduit à rechercher les causes du changement intervenu dans le cycle de la matière organique. L'hypothèse proposée intègre les caractéristiques de l'évolution du phosphore minéral et des taux de production, en fonction des modalités de la dilution: eutrophisante jusqu'à un certain seuil, par augmentation de l'apport nutritif fluvial, la dessalure est ensuite inhibitrice vis-à-vis des poussées planctoniques. Les causes à invoquer relèvent de l'écophysologie du plancton dans un système à très forte circulation à travers le bassin.

L'étude des bilans de productions "nouvelle" et "régénérée" amène à la constatation que l'Etang de Berre joue le rôle d'un bassin de transformation et d'enrichissement en matière vivante vis-à-vis des aires marines avoisinantes: par le jeu du recyclage rapide des substances organiques - recyclage rapide lié à la faible profondeur de ses eaux et à la proximité sur le plan vertical des deux systèmes de synthèse et de dégradation - il "exporte" vers la mer ouverte, en matières organiques élaborées, beaucoup plus qu'il ne reçoit sous forme minérale de la part des divers vecteurs.

Littérature citée

- Arthur, C.R. and F.H. Rigler: A possible source of error in the ^{14}C method of measuring primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* 12, 121-124 (1967)
- Blanc, F., B. Coste, H.J. Minas et K.H. Szekiela: Distribution et corrélations des principaux facteurs hydrobiologiques dans un milieu de forte production organique (Etang de Berre). *Mar. Biol.* 1, 43-55 (1967)
- et M. Leveau: Plancton et eutrophie: aire d'épandage rhodanienne et Golfe de Fos (Traitement mathématique des données), 681 pp. Thèse Doctorat, Université d'Aix-Marseille 1973
- Braarud, T.: Salinity as an ecological factor in marine phytoplankton. *Physiologia Pl.* 4, 28-34 (1951)
- Cultivation of marine organisms as a means of understanding environmental influences on populations. *In: Oceanography*, pp 271-298. Ed. by M. Sears. Washington: American Association for the Advancement of Science 1961
- Brouardel, J. et E. Rinck: Mesure de la production organique en Méditerranée, dans les parages de Monaco, à l'aide du ^{14}C . *Annls Inst. océanogr.*, Monaco 40, 111-164 (1963)
- Buch, K.: Das Kohlensäure Gleichgewichtssystem im Meerwasser. *Merentutkimuslait.* Julk. 6, 9-18 (1951)
- Dyson, N., H.R. Jitts and B.D. Scott: Technics for measuring oceanic primary production using radioactive carbon. *Commonw. scient. ind. Res. Org.*, Melbourne 18, 1-12 (1965)
- Findenegg, I.: Relationship between standing crop and primary productivity. *Memorie Ist. ital. Idrobiol.* 18 (Suppl.), 271-289 (1965)
- Herrera, J. y R. Margalef: Estimacion de la actividad total anadida y de la autoabsorcion en las determinaciones de produccion del fitoplancton con ^{14}C . *Investigación pesq.* 30, 37-44 (1966)
- Jitts, H.R.: Some developments in the measurement of oceanic primary production. *Proc. Pacif. Sci. Congr.* 10, (1966)
- Jonasson, P.M.: Bottom fauna and eutrophication. *In: Eutrophication: causes, consequences, correctives*, pp 274-305. Washington: National Academy of Sciences 1969
- Lorenzen, C.J.: Diurnal variation in photosynthetic activity of natural phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.* 8, 52-62 (1963)
- Maestrini, S.: Etude de l'influence de quelques facteurs du milieu sur la productivité d'une algue planctonique en culture. *Recl Trav. Stn mar. Endoume* 41, 33-108 (1966)
- Minas, M.: Résultats d'observations hydrologiques sur l'Etang de Berre années 1965, 1966, 1967. Modification du régime hydrologique par suite du déversement des eaux apportées par la canal de dérivation de la Durance. *Cah. océanogr.* 22, 73-88 (1970)
- Sur la synthèse et la dégradation de la matière organique dans l'écosystème de l'Etang de Berre - Dynamique et bilans - Rapports avec le régime hydrologique, 339 pp. Thèse Doctorat, Université d'Aix-Marseille 1973
- Distribution, circulation et évolution des éléments nutritifs, en particulier du phosphore minéral, dans l'Etang de Berre. Influence des eaux duranciennes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 59, 509-542 (1974)
- Evolution saisonnière de plusieurs paramètres indicateurs de la biomasse dans les eaux de l'Etang de Berre, et leurs relations. Téthys (Sous presse)
- Richards, F.A.: Anoxic versus oxic environments. *In: Impingement of man on the oceans*, pp 201-217. Ed. by D.W. Hood. New York: Wiley-Interscience 1971
- Rhode, W.: Crystallization of eutrophication concepts in Northern Europe. *In: Eutrophica-*

- tion: causes, consequences, correctives, pp 50-64. Washington: National Academy of Sciences 1969
- Ryther, J.H.: Geographic variations in productivity. In: *The Sea*, Vol. 2. pp 347-380. Ed. by M.N. Hill. New York: Interscience 1963
- Sournia, A.: Recherches sur le phytoplancton et la production primaire dans le canal de Mozambique, 76 pp. Thèse Doctorat, Université de Paris 1968
- Steele, J.H.: A comparison of plant production estimates using ^{14}C and phosphate data. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 36, 233-241 (1957)
- and I.E. Baird: Further relation between primary production chlorophyll and particulate carbon. *Limnol. Oceanogr.* 7, 42-47 (1962)
- Steele, J.H.: The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* 18, 117-140 (1952)
- Investigations of the rate of primary production at two Danish light ships in the transition area between the North Sea and the Baltic. *Meddr Danm. Fisk. -og Havunders. (N.S.)* 4 (3), 31-77 (1964)
- On the determination of the activity in ^{14}C ampoules for measuring primary production. *Limnol. Oceanogr.* 10 (Suppl.), R247-R252 (1965)
- Štěpánek, M.: Limnological study of the Reservoir Sedlice near Zeliv. X. Hydrobioclimatological part: the relation of the sun radiation to the primary production of nanoplankton. *Sb. vys. Sk. chem.-technol. Praze* 4 (2), 21-130 (1960)
- Travers, M.: Le microplancton du Golfe de Marseille: études quantitative, structurale et synécologique; variations spatio-temporelles, 595 pp. Thèse Doctorat, Université d'Aix-Marseille 1971

Dr. Monique Minas
Station Marine d'Endoume
Groupe de Recherches
"Production pélagique"
Centre Universitaire de Luminy
13288 Marseille Cedex 2
France

Date of final manuscript acceptance: October 27, 1975. Communicated by J.M. Pérès, Marseille