Correlations entre certains caractères synthétiques des
populations de phytoplancton,
par R. Margalef.

Introduction.— L'étude des écosystèmes (écosystème = biocénose + biotope) se trouve engagé dans deux voies différentes. Il y a une tendance strictement quantitative qui fait abstraction des individus et parle en termes de biomasse et productivité, de quantité de matière et de flux d'énergie. D'autre part, persiste l'analyse traditionnelle des populations mixtes naturelles, qui étudie leur composition spécifique, la représentation relative des différentes espèces et les relations spatiales découlant de sa distribution. D'ailleurs, les deux voies d'accès vers la nature, celle du continuum, ou dynamique, et la structurale, ou atomistique, apparaissent conjointement ou alternativement dans toutes les branches de la science.

Une tâche pressante de l'écologie actuelle est d'unifier, d'édifier des ponts entre les deux voies dont nous parlons: d'expliquer certaines propriétés structurelles par les conditions particulières d'un flux d'énergie réalisé ou réalisable, et aussi découvrir la mesure dans laquelle le flux est contrôlé par la structure de la population traversée. Cette tâche pose des questions préliminaires. Une d'elles est trouver des expressions quantitatives simplifiées des propriétés structurelles. Si on ne dispose pas d'elles, la tâche de mettre en rapport la structure, la biomasse et le flux d'énergie, risque de s'égarer dans des constructions rhétoriques.

Le but de cette note est d'examiner quelques propriétés synthétiques des populations de plancton qui peuvent s'exprimer d'une façon simple et donnent une assez bonne idée de la structure. Le phytoplancton marin de Castellón, dans la Méditerranée occidentale, a été utilisé comme matériel servant de base à ces considérations. Dans une autre publication (MARGALEF & HERRERA, sous presse) on trouvera des tables détaillées de la composition spécifique

des échantillons de plancton, de la concentration des différents pigments végétaux et, enfin, des caractéristiques physiques et chimiques du milieu marin. Ces données ont servi pour le calcul des chiffres qui figurent sur le tableau I.

Le matériel n'est pas tout à fait approprié. Les échantillons étudiés qualitativement et quantitativement sont le résultat de pêches faites au filet *fin* (70 fils par cm) en surface. La sélection du filet représente une simplification et une distortion de la structure de la communauté réelle. Ces mêmes échantillons ont servi pour calculer le rapport entre nombre total de cellules ~~par~~ et ~~rapport au~~ nombre de cellules de dinoflagellés. En général, le nombre de cellules identifiées dans chaque échantillon était seulement de 200 à 500. Les concentrations de chlorophylle *a* se rapportent à des échantillons d'eau superficielle pris en même temps. Le quotient D_{430}/D_{665} représente le rapport entre les densités optiques à 430 et 665 millimicrons d'un extrait acétonique du phytoplancton (MARGALEF, 1960); les valeurs supérieures à 6 doivent s'attribuer à la présence de considérables quantités de caroténoïdes de provenance animale ~~quand~~ simultanément à des concentrations très basses de chlorophylle. Puisque les valeurs de D_{430}/D_{665} sont souvent erratiques en surface par une majeure fréquence de caroténoïdes étrangers au phytoplancton, on a calculé les valeurs qui figurent dans la colonne (8) du tableau I en prenant les moyennes des valeurs trouvées à différents profondeurs pour la station et la date indiquées.

Diversité spécifique.— On peut mesurer la diversité d'un ensemble de *N* éléments appartenant à *S* catégories différentes par le nombre de combinaisons qu'on peut réaliser avec cet ensemble: $\frac{N!}{N_a! N_b! \dots N_s!}$, où *N* est le nombre total ~~d'individus~~ (pour ~~not~~ d'éléments (dans notre cas d'individus) et $N_a, N_b, \dots, N_s$, sont les nombres d'éléments appartenant aux catégories *a, b, \dots, s* (dans notre cas, le nombre d'individus de chacune des *S* espèces) (MARGALEF, 1957). L'expression

$$I = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{N_a! N_b! \dots N_s!}$$

(1)

donne la diversité d'un ensemble en bits par individu.

Cette expression semble assez appropriée, mais demande l'énumération ~~de l'ensemble~~ des individus de chacune des espèces et la computation n'est pas toujours aisée. Des autres indices de diversité plus anciens ^{proposés} étaient plus faciles à calculer. Le plus connu est celui de FISHER, CORBET & WILLIAMS (1943). Ces indices plus simples se basent sur une intéressante propriété des assemblages naturels d'individus appartenant à différentes espèces, qui se manifeste en ce que les valeurs $N_a, N_b, \dots, N_s$, montrent une certaine régularité, de façon qu'on peut les remplacer, sans trop d'erreur, par une série logarithmique. ^S Quand on suppose que quand si le nombre d'individus croît suivant une progression géométrique, le nombre d'espèces croît suivant une progression arithmétique, ce qui n'est pas loin de la réalité dans nombre des populations mixtes, on arrive au plus simple des indices de diversité

$$d = (S - 1) / \log_e N$$

[2]

Si les populations réelles s'accordent à l'hypothèse qui sert de base à l'index de diversité employé, on doit s'attendre trouver une corrélation ou correspondance parfaite entre l'index alpha de FISHER, CORBET & WILLIAMS, du d , par exemple, et I . Il va sans dire que la régression ne sera pas linéaire. Un éventuel départ entre les indices I et les indices plus simples nous donnera une mesure du degré ^{de l'écart entre} ~~de l'écart entre~~ la distribution des individus en espèces au sein de la population réelle ~~et de la~~ ^{et de la} distribution hypothétique qui sert de base à l'index utilisée.

Théoriquement, un index de diversité ne doit changer avec l'ampliation de l'échantillon si celui-ci est tiré d'une population homogène. Dans la pratique, l'indice augmente au début, à mesure qu'augmente le nombre d'individus recensés, puis atteint un "plancher" où, néanmoins il y a toujours une augmentation très lente. Le problème basique impliqué dans ce point demande une préalable clarification de ce qu'on doit concevoir comme homogénéité,

~~par rapport à~~
~~quand on parle d'~~une structure qui s'étend indéfiniment dans l'espace.

Les corrélations entre d et I, calculées sur les chiffres du tableau I sont présentées ^{sur} dans le tableau II. La conclusion qui s'en dégage, confirme celle présentée avec un matériel différent et plus restreint dans des publications antérieures (MARGALEF, 1957): le simple indice $d = (S-1)/\log_e N$, si facile à calculer, fournit une estimation assez bonne de la diversité appréciée par des méthodes plus exactes.

TABLEAU II

Coefficients de corrélation entre les indices de diversité I et d, d'après les données du tableau I. Dans tous les cas, la probabilité que la corrélation trouvée soit due au hasard est inférieure à 0,001.

	Diatomées	Dinoflagellés	Total
Station A	0,97	0,84	0,66
Station B(+C)	0,88	0,87	0,67
Toutes stations	0,92	0,86	0,67

On a calculé séparément les indices de diversité et les corrélations par la part de la population formée par les diatomées et par les dinoflagellés, comme éléments principaux du phytoplancton étudié. La corrélation entre les deux indices est plus ^{forte} grande dans les populations de dinoflagellés que dans celles de diatomées. La régression qui ^{re} lie les deux indices est aussi différente (Fig. 1) dans les deux cas. Il est vraisemblable que l'aggrégation fréquente des cellules des diatomées en colonies, ainsi que la dynamique plus intense de ses populations, donnent à celles-ci des propriétés structurelles un peu différentes.

Diversité des pigments. - Dans le phytoplancton on reconnaît un nombre considé-

table de pigments qui interviennent dans la photosynthèse. Les proportions relatives des différents pigments varient avec une certaine régularité. On peut dire, par exemple, que quand on trouve une participation forte de chlorophylle b, on doit s'attendre à trouver une concentration également élevée de ~~chier~~ caroténoïdes xanthiens et une concentration encore plus forte de chlorophylle c. Cela rappelle la tendance observée dans la participation des différentes espèces dans la communauté, dont la régularité permettait l'utilisation d'indices de diversité très simples. On peut parler, aussi, d'une diversité par rapport aux pigments. Dans le cas de diversité minimum, on ~~trouve~~^{aura} une forte proportion de chlorophylle a et des faibles quantités de caroténoïdes; la diversité maximum est réalisée quand la proportion relative de chlorophylle a est basse par rapport à la quantité totale des pigments, et ceux ci son nombreux, qualitative et quantitativement.

L'étude précise se heurte à maintes difficultés. Le procédé habituel de computer les concentrations d'un certain nombre de pigments ou de groupes de pigments en partant des spectres d'absorption des extraits de plancton, contient de nombreux éléments d'imprécision. Seulement une étude chromatographique soignée pourrait fournir des données exactes. De toute façon, si on desire seulement avoir une idée approximée de la diversité des pigments, on peut trouver des expressions bien plus simples et que, vraisemblablement, ne sont pas pires ^{dans son domaine} que les ~~simples~~ index de diversité spécifique, comme d. L'indice D_{430}/D_{665} , qui est le quotient entre les densités optiques aux longueurs d'onde de 430 et 665 millimicrons des extraits acétoniques du phytoplancton, fournit des valeurs qui semblent appropriées. Il est bas dans les populations simples, à croissance rapide, avec une proportion excessive de chlorophylle a; il monte graduellement dans les populations plus âgées ou plus complexes, dont la diversité des pigments est grande.

On a employé cet indice auparavant (MARGALEF 1960), d'une façon empirique, pour caractériser les populations de phytoplancton, mais il est bon remarquer qu'on peut le considérer comme une expression de la diversité des pigments.

Rapports entre diversité spécifique et diversité des pigments. - Si on se souvient que les échantillons qui ont servi pour les obtenir ne sont pas exactement les mêmes, on peut qualifier de bonne la corrélation entre la diversité spécifique et la diversité des pigments, $+ 0,405$, avec une probabilité prochaine à $0,001$ d'être attribuable au hasard. Dans nombre de phénomènes écologiques, l'emploi de corrélations entre des valeurs simultanées n'est parfois complètement satisfaisant. La considération dynamique des phénomènes, la projection dans le temps des ~~tendances dans les~~ changements des diversités (fig. 3) confirme la réalité de la corrélation que nous sommes en train de considérer.

La pensée la plus constructive qui s'en dégage est, peut être, l'acceptation de la possibilité de ~~projeter sur~~ ^{projeter sur} ~~construire dans~~ ^{niveau} des différents plans la structure d'une biocénose, par d'autantes opérations intellectuelles. La distinction en individus, la classification des individus en espèces, nous porte à parler d'une structure dont une expression simplifiée est l'index de diversité spécifique. La distinction en systèmes photosynthétisateurs, en quelque sorte symbolisés ou représentés par des différents pigments, nous conduira à exprimer une structure, présupposant sa cohérence ou régularité, par un index de diversité des pigments. Ce qui est plus important: ~~dans~~ ^{sur} les deux plans se reflètent, d'une façon ~~semblable~~ ^{pareille}, certaines propriétés ~~basiques~~ (dynamiques) ~~basiques~~ des populations, du flux d'énergie qui traverse les populations. Il est bon insister que la distribution en individus et en espèces est seulement un des aspects structuraux d'une population mixte naturelle, peut être, pas même le plus important.

Autres corrélations. - Dans des travaux antérieurs se rapportant au plancton au large de Castellón, on avait trouvé une corrélation acceptable entre la concentration de pigments, exprimés en unités Harvey (UPH) et la masse totale du phytoplancton par rapport à la masse des dinoflagellés. Maintenant on a calculé la corrélation entre concentration de chlorophylle *a* et rapport entre nombre total de cellules et nombre de cellules de dinoflagellés. Le ~~correlation~~ coefficient de corrélation ($+ 0,122$ pour 54 paires de valeur) n'est pas significatif. Néanmoins, la projec-

tion dans le temps des deux phénomènes (fig. 4) montre qu'il y a une correspondance indéniable.

Le rapport nombre total de cellules / nombre de cellules de dinoflagellés montre une corrélation négative faible avec l'index de diversité spécifique et le quotient D_{430}/D_{665} (fig. 2). A ce sujet aussi, la comparaison de l'évolution des populations (figs. 3 et 4) conduit à l'esprit la conviction d'une correspondance bien plus forte de celle qui se reflète dans les coefficients de corrélation.

Rapports dynamiques entre les différents caractères synthétiques étudiés.-

Il me semble que les correspondances deviennent bien claires et significatives quand on place le problème de la structure sur le fil de la succession écologique. Dans la période étudiée, quatre successions se suivent, toutes commencées par un enrichissement de l'eau en phosphate, qui joue le rôle de facteur limitant principal dans nos eaux. Les dates ^{du début} ~~d'initiation~~ des respectives successions sont: Juin 1959, Novembre-Décembre 1959, Février-Mars 1960 et Juin 1960. Chacune de ces successions a ses caractéristiques biotiques particulières, mais toutes ^{manifestent} ~~manifestent~~ un ^{fort} ~~grand~~ parallélisme dans le développement des propriétés exprimées par les chiffres du tableau I. On peut dire que cette façon de considérer les structures permet de s'élever au dessus de la tâche de l'identification des espèces, et saisir des généralisations d'un certain intérêt. Des études expérimentales en cultures complètent l'image de la succession. Si nous partons d'une culture mélangée et âgée, à index de diversité élevée et quotient D_{430}/D_{665} haut et faisons possible une augmentation de la productivité, la rapide multiplication de certaines des espèces et la rapide synthèse de chlorophylle a font tomber, à la fois, la diversité spécifique et la diversité des pigments. La même chose se passe dans les populations naturelles, ~~adate~~ accompagnée d'une élévation de la concentration de la chlorophylle a et de la participation relative des diatomées. L'allure ~~marque~~ parallèle et régulière des graphiques 3 et 4 ~~est bien démontré~~ le démontre bien. Plus tard, la diversité monte, la composition pigmentaire se complique, la

concentration de chlorophylle a tombe et la participation relative des dino-flagellés devient plus forte, jusqu'à l'initiation d'une nouvelle succession.

Suivant
 Dans ces considerations on pourrait trouver le trait d'union qui nous interesse entre flux d'energie et structure, mais un examen detaille de ces questions demanderait être en possession de plus de données ^{positives}, tant d'observations dans la nature comme experimentelles *dan les laboratoire cultures de*

REFERENCES

FISHER, R. A. , A. S. CORBET, & C.B. WILLIAMS - 1943. The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample of animal population. J. Anim. Ecol., 12:42-58.

MARGALEF, R.- 1958. La teoriá de la informaci3n en ecologia. Mem. real Acad. Ciencias Artes Barcelona, 32:373-449.

-- 1960. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivit3, composition taxonomique et dynamiques des populations. Rapp. Proc.-Verb. r3union C. I. E. S. M. M., 15(2):277-281.

MARGALEF, R. & J. HERRERA - (sous presse) Hidrografia y fitoplancton de las costas de Castell3n, de julio de 1959 a junio de 1960. Inv. Pesq.,

Explication des figures.

Fig. 1.- Indices de diversité d (en abscisses, $d = (S-1)/\log_e N$) et I (en ordonnées, $I = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{N_1! N_2! \dots N_S!}$) des populations de diatomées (cercles blancs) et de dinoflagellés (cercles noirs). A remarquer que la correspondance entre les deux indices de diversité considérés varie suivant le groupe taxonomique.

Fig. 2.- Correlations entre différents caractères synthétiques des populations de phytoplancton: Index de diversité (I), quotient D_{430}/D_{665} , nombre total de cellules pour chaque cellule de dinoflagellé et concentration de chlorophylle a . Au dessous de la corrélation, entre parenthèses, se donne la signification de r du coefficient de corrélation (probabilité que la corrélation trouvée soit due au hasard).

Fig. 3.- Distribution de l'index de diversité (I , partie supérieure) et du quotient D_{430}/D_{665} (partie inférieure) dans les stations A et B, du mois d'Avril de 1959 au Juin de 1960. *Entre les stations A et B il y a 8 miles, la B se trouvant plus au large.*

Fig. 4.- Distribution de la concentration de chlorophylle a (en μg par 100 l, partie supérieure) et du rapport entre nombre total de cellules et nombre de cellules de dinoflagellés (partie inférieure) dans les stations A et B, du mois d'avril de 1959 au Juin de 1960.