

## QUELQUES ASPECTS DE LA DISTRIBUTION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE LE LONG DU MÉRIDIEN 170°E ENTRE 20°S ET 5°N

par J. LE BOURHIS † et B. WAUTHY\*

### RÉSUMÉ

*Les mesures de production in situ et les déterminations spectrophotométriques de pigment effectuées au cours de cinq croisières du N.O. Coriolis ont permis de décrire quelques aspects de la production primaire le long du méridien 170°E entre 20°S et 5°N.*

*La quantité totale de chlorophylle a par mètre carré était maximale dans la zone équatoriale (3°N-3°S: 24,28 mg/m<sup>2</sup>, 3°N-5°N: 15,65 mg/m<sup>2</sup>, 3°S-18°S: 21,03 mg/m<sup>2</sup>). La production avait une distribution similaire (0,16-0,31 gC/m<sup>2</sup>/jour dans la zone équatoriale contre 0,05-0,10 gC/m<sup>2</sup>/jour au nord ou au sud). Dans toute la zone étudiée, il y avait plus de chlorophylle a dans la couche 50-100m, près du gradient en sels nutritifs, que dans la couche de surface (0-50 m) appauvrie. Les rapports des caroténoïdes à la chlorophylle a les plus bas se trouvaient à 75 et 100 m.*

*Les contrastes les plus marqués quant à la teneur en chlorophylle a ont été notés dans la couche superficielle (0-50 m). Les rapports des caroténoïdes à la chlorophylle a étaient plus faibles dans les zones riches en chlorophylle a et peu différents de ceux à 75 et 100 m. L'accroissement des teneurs en chlorophylle a et en même temps la diminution des rapports des caroténoïdes à la chlorophylle a dans la couche superficielle à l'équateur, à 10°S et à 20°S sont dus à l'enrichissement de la couche euphotique par des divergences.*

*Ainsi, les traits principaux de la production primaire correspondaient à ceux des propriétés physico-chimiques qui étaient gouvernées par l'alternance zonale de courants vers l'ouest et de contre-courants vers l'est.*

### ABSTRACT

*It was possible to depict some aspects of the primary production along 170°E between 20°S and 5°N from in situ measurements and spectrophotometric pigment determinations performed during five cruises of N.O. Coriolis. The highest amount of chlorophyll a per square meter occurred in the equatorial zone (3°N-3°S: 24.28 mg/m<sup>2</sup>, 3°N-5°N: 15.65 mg/m<sup>2</sup>, 3°S-18°S: 21.03 mg/m<sup>2</sup>). There was a similar distribution for production (0.16-0.31 gC/m<sup>2</sup>/day in the equatorial zone compared*

---

\* Océanographe. Centre ORSTOM de Nouméa (Nouvelle-Calédonie).

to 0.05-0.10 gCm<sup>2</sup>/day either south or north). In the whole area chlorophyll a was higher in the 50-100 m layer, near the nutrient gradient, than in the nitrate depleted surface layer (0-50 m). The lowest carotenoid to chlorophyll a ratios occurred at 75 and 100 meters. The greatest contrast were observed in the surface layer (0-50 m) between zones with high and low chlorophyll a. Carotenoid to chlorophyll a ratios were lower where chlorophyll a values were higher and not very different from 75 and 100 meters values. Increase in chlorophyll a and simultaneous decrease in carotenoid to chlorophyll a ratio in the surface layer at the equator, 10°S and 20°S, are caused by nutrient replenishment of the euphotic layer due to divergences.

Thus the main features of the primary production matched those of the physical and chemical properties which were ruled by the zonal alternation of westward currents and eastward countercurrents.

## INTRODUCTION

Des mesures du taux de photosynthèse et des déterminations spectrophotométriques de teneurs en pigments ont été effectuées le long du méridien 170°E entre 20°S et 5°N au cours de cinq croisières du « N.O. Coriolis », du Centre ORSTOM de Nouméa.

Au cours des croisières Bora 1 (novembre-décembre 1965), Bora 3 (juin-juillet 1966) et Bora 4 (septembre-octobre 1966), les mesures ont porté sur le taux de photosynthèse entre la surface et 150 mètres ainsi que sur la teneur en pigments d'échantillons prélevés entre la surface et 200 mètres.

Au cours des croisières Cyclone 2 (mars 1967) et Cyclone 4 (mai-juin 1967) les mesures ont été limitées à des déterminations de teneurs en pigments sur des échantillons prélevés entre la surface et 100 mètres, mais en des stations plus proches les unes des autres dans l'espace et dans le temps qu'au cours des croisières Bora.

Les résultats, répertoriés dans deux rapports scientifiques (LE BOURHIS, WAUTHY, AMADEO, 1967 ; LE BOURHIS, WAUTHY, PAGES, 1967) ont été traités dans leur ensemble pour essayer de dégager les traits essentiels de la distribution de la production primaire de la zone étudiée.

## 2. MÉTHODES

### 2.1. Détermination spectrophotométrique des pigments.

La méthode de RICHARDS et THOMPSON (1952) a été utilisée avec quelques modifications : filtration de grands volumes d'eau, de l'ordre de dix à vingt litres en deux fois sur filtre millipore HA avec addition de carbonate de magnésium et emploi de cuves de 10 centimètres de trajet optique et de contenance 5 millilitres. Les teneurs en chlorophylles *a*, *b* et *c* ont été calculées d'après les formules de résolution trichromatique de PARSONS et STRICKLAND (1963).

L'étude statistique de 83 paires de mesures lors de la croisière Bora 4 a montré que les erreurs relatives étaient distribuées à peu près normalement et qu'au seuil de probabilité 0,05, dans la gamme 0,05-0,20 mg/m<sup>3</sup>, la chlorophylle *a* était mesurée à  $\pm 7$  %.

### 2.2. Mesure du taux de photosynthèse.

La méthode de STEEMANN NIELSEN (1952) a été appliquée au cours des croisières Bora avec incubation « in situ » des échantillons, deux « clairs » et un « obscur » par profondeur, entre 07.00 TL et 12.00 TL. Lorsque l'activité d'un échantillon « obscur » paraissait excessive, une valeur moyenne tirée des autres échantillons obscurs était utilisée pour calculer l'activité nette.

L'étude statistique de 63 paires de mesures lors des croisières Bora a montré que les erreurs relatives étaient distribuées à peu près normalement et qu'au seuil de probabilité 0,05, dans la gamme 0,05-0,90 mgC/m<sup>3</sup>/h, la production était mesurée à  $\pm 40$  %.

### 2.3. Traitement des résultats.

Bien que les croisières aient été prévues pour l'étude des variations saisonnières, il apparut très vite que les situations observées évoluaient à court terme (une dizaine de jours entre l'aller et le retour lors de Bora 3) et même à très court terme (stations de 24 et 48 heures lors des Cyclone), en liaison étroite avec la divergence à l'équateur, dont les effets dépendaient des conditions de vent du moment ou des jours précédents.

L'étude hydrologique de ces croisières ayant montré qu'au-delà des variations à court terme il subsistait un certain nombre de traits constants (divergence à l'équateur, alternance de courants zonaux de l'équateur au tropique) il nous a semblé important d'étudier l'ensemble de nos données de biomasse phytoplanctonique (chl. *a*), à la recherche de traits analogues. En conséquence, les stations n'ont pas été étudiées une à une, mais rassemblées suivant la latitude en groupes couvrant un degré. Chaque groupe, caractérisé par la moyenne, la dispersion, et le nombre de ses mesures a été comparé aux groupes adjacents et des fusions de groupes ont été effectuées jusqu'à obtenir des différences significatives au seuil de probabilité 0,05.

## 3. DISTRIBUTION DES PIGMENTS

### 3.1. Chlorophylle *a*.

Le profil des distributions verticales de la chl. *a* observé au cours de ces croisières était caractérisé par un maximum situé entre 50 et 100 m en dehors de la zone équatoriale où il pouvait être uniforme de la surface à 75 m. En conséquence les quantités de chlorophylle *a* par mètre carré ont été calculées pour les couches 0-50 m, 0-100 m et 0-200 m (croisières Bora) et présentées dans la figure 1. Pour juger de la validité des variations observées, les résultats ont été traités comme il est indiqué au paragraphe 2. 3. et ont conduit au tableau I.

Ce tableau montre, par couche, le regroupement des stations en fonction de la latitude nécessaire pour obtenir des moyennes significativement différentes au seuil de probabilité 0,05 d'un groupe à l'autre. A l'intérieur de chaque bloc sont donnés de haut en bas : la quantité moyenne de chl *a* en mg/m<sup>2</sup>, le nombre des valeurs utilisées, et la somme des carrés des écarts de ces valeurs à la moyenne correspondant à un groupe. Le seuil de signification de la différence des moyennes entre deux groupes est précisé sous la séparation entre les blocs.

L'examen de ce tableau fait ressortir les faits suivants :

— à toute latitude il y a une concentration de la chl *a* dans la couche 50-100 m, avec un léger maximum dans la zone 2°N-3°S.

— si l'on considère la couche 0-200 m (croisières Bora) de 5°N à 18°S, seule la zone équatoriale 3°N-3°S est significativement plus riche.

— si l'on se restreint à la couche 0-100 m, en plus d'un maximum équatorial nous voyons apparaître un minimum dans la zone 12°S-16°S.

— les variations les plus marquées sont trouvées dans la couche 0-50 m ; il y a des zones riches et des zones pauvres, avec un maximum absolu à l'équateur et des maxima relatifs vers 10°S et 20°S alternant avec des minima (5°N-3°N, 5°S-8°S, 12°S-16°S).

Ce traitement des données conduit au schéma de la figure 2 où chaque palier est significatif.

### 3.2. Rapports des chlorophylles.

Les rapports des chlorophylles *b* et *c* à la chlorophylle *a* ont été comparés sur des échantillons prélevés à différentes profondeurs mais ayant tous une teneur de 0,20 mg/m<sup>3</sup> en chlorophylle *a* (à ± 0,02 près) dans le souci de conserver un bon niveau de précision.

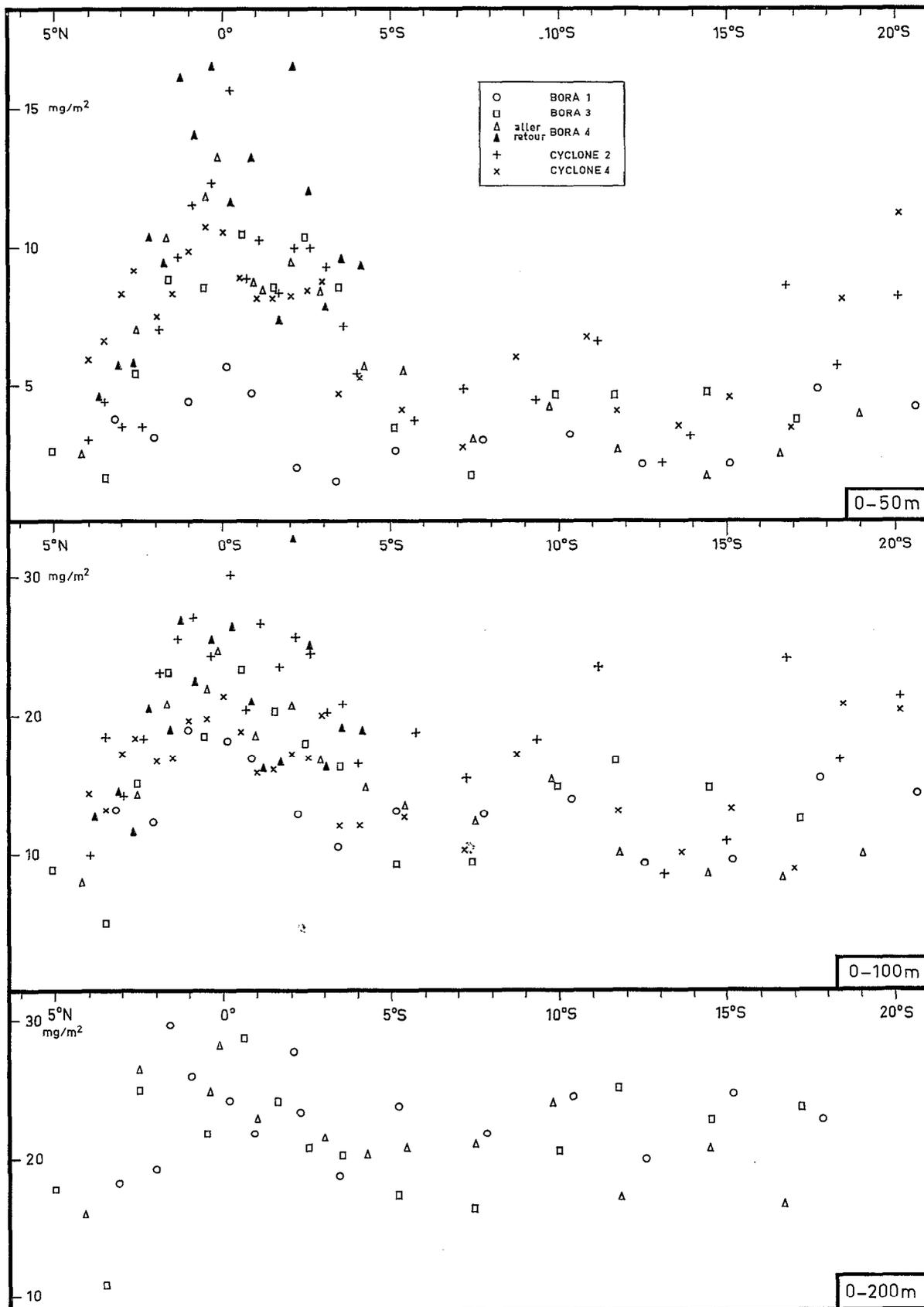


Fig. 1. — Chlorophylle a (mg/m<sup>2</sup>) le long du 170°E.

TABLEAU I

Quantités moyennes de chlorophylle *a* en mg/m<sup>2</sup>

0-200 m

5°N	3°N	3°S	18°S
15,65	24,28	21,03	
4	18	21	
35,69	201,42	150,54	
P	<0,01	<0,01	

BORA 1, 3, 4

0-100 m

5°N	3°N	2°N	3°S	12°S	16°S	20°S
11,80	15,85	21,18	14,88		10,49	15,53
10	10	46	30		8	11
137,46	72,52	788,56	362,77		36,57	300,76
P	<0,05	<0,01	<0,01	<0,02	<0,05	

BORA 1, 3, 4 et CYCLONE 2, 4

0-50 m

5°N	3°N	2°N	3°S	5°S	8°S	12°S	16°S	20°S
4,07	6,35	10,32	7,24	3,46	4,91	2,92	5,79	
10	10	42	10	10	9	9	11	
24,74	56,72	263,66	31,40	11,26	11,63	9,90	74,75	
P	<0,05	<0,01	<0,01	<0,01	<0,02	<0,01	<0,01	

50-100 m

5°N	2°N	3°S	20°S
8,60	11,39	9,49	
19	46	49	
138,76	336,12	339,65	
P	<0,01	<0,01	

Les valeurs moyennes du rapport *b/a* calculées pour des échantillons prélevés en surface et à dix mètres (0,21), à 50 m (0,28), à 75 m (0,39), à 100 m (0,53) et à 125 m (0,68) étaient significativement différentes les unes des autres au seuil de probabilité 0,05. Il y aurait donc augmentation de ce rapport avec la profondeur croissante.

La même étude statistique effectuée sur les valeurs du rapport *c/a* ne permet pas de conclure à des différences significatives au seuil 0,05 d'un niveau à l'autre mais la valeur moyenne (0,58) pour l'ensemble des échantillons des niveaux superficiels (0 m, 10 m et 50 m) était au seuil 0,01 significativement inférieure à la valeur moyenne (0,72) pour l'ensemble des niveaux plus profonds (75 m, 100 m et 125 m).

### 3.3. Rapport D 480/D 665.

Selon PARSONS et STRICKLAND (1963), la concentration en caroténoïdes d'un extrait de phytoplancton marin serait proportionnelle à sa densité optique à 480 millimicrons ; comme

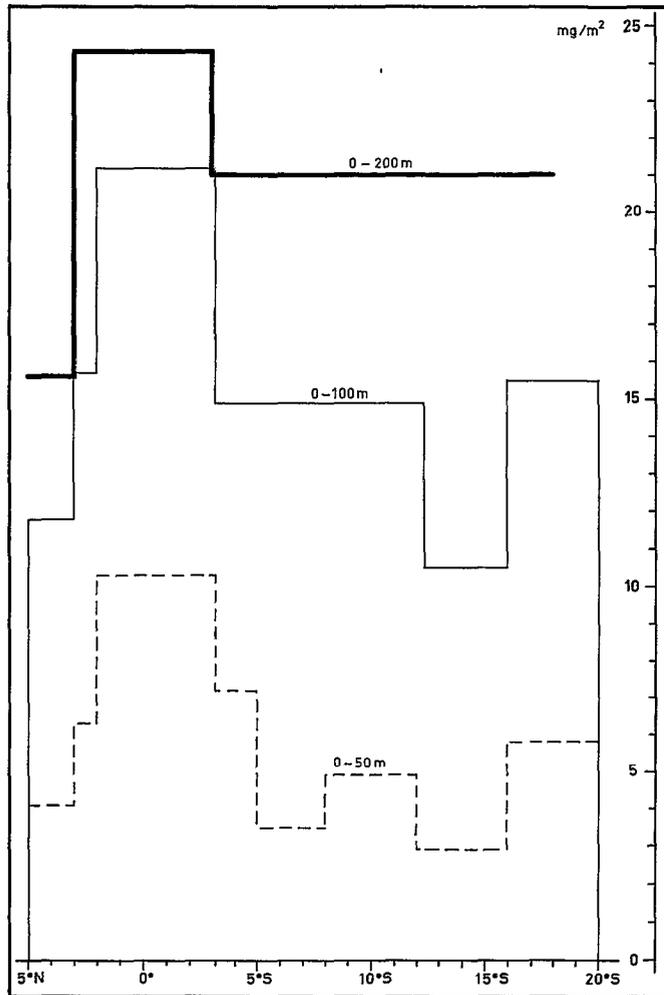


Fig. 2. — Distribution schématique de la chl *a* ( $\text{mg}/\text{m}^3$ ) après analyse des données de la figure 1.

par ailleurs la concentration en chl *a* de cet extrait est approximativement proportionnelle à sa densité optique à 665 millimicrons, le rapport de ces deux densités,  $D_{480}/D_{665}$  peut être utilisé comme indice reflétant le rapport des caroténoïdes à la chlorophylle *a*.

Les valeurs de ce rapport en chaque station et à cinq niveaux différents sont présentées dans la figure 3. La variabilité des valeurs des niveaux superficiels et l'homogénéité des valeurs des niveaux profonds sont nettement apparentes. Nous avons traité ces résultats suivant le processus indiqué au paragraphe 2.3 et précisé au paragraphe 3.1 et nous avons obtenu des différences significatives par niveau suivant la latitude. Une comparaison des valeurs moyennes de niveau à niveau nous a conduit au schéma du tableau II où toutes les moyennes sont différentes de bloc à bloc au niveau de probabilité 0,01.

L'examen de ce tableau montre que :

— les valeurs des niveaux profonds sont homogènes quelle que soit la latitude, puisqu'aucune différence significative n'a pu être mise en évidence au niveau 100 m et que seule la zone 3°N-11°S est caractérisée par une valeur sensiblement inférieure au niveau 75 m.

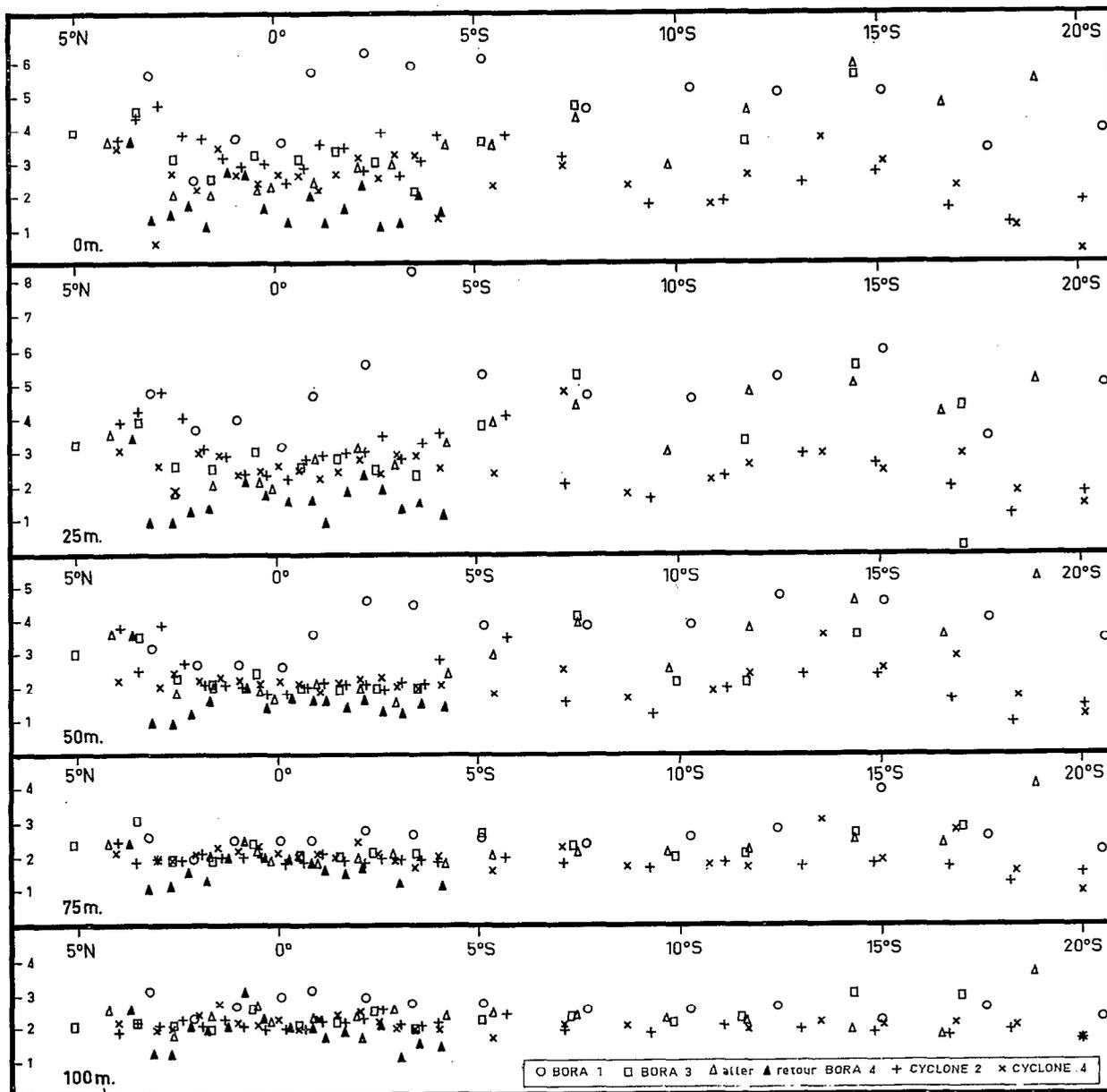


Fig. 3. — Rapports des densités optiques  $D_{480}/D_{665}$  à cinq niveaux le long du 170°E.

— il y a alternance des valeurs aux niveaux superficiels ; les zones à valeurs maximales étant 5°N-3°N, 5°S-8°S, 11°S-16°S, et celles à valeurs minimales 3°N-5°S, 8°S-11°S, 16°S-20°S.

— les distributions verticales du rapport sont de deux types :

- + valeurs relativement homogènes de la surface à 100 m dans les zones à minimum superficiel
- + valeurs superficielles nettement supérieures aux valeurs profondes dans les zones à maximum superficiel.

TABLEAU II

Valeurs moyennes du rapport D480/D665 entre la surface et 100 m

	5°N	3°N	5°S	8°S	11°S	16°S	20°S
0 m		0,01 2,50 117 64,39	0,01 3,58 27 24,83		0,01 3,79 33 47,06	0,01 2,79 31 66,65	
25 m	3,30 29 29,30	0,01 1,98 156 22,02	0,01		0,01	0,01	
50 m	0,01		0,01				
75 m			0,01				
100 m			2,17 144 34,04				

## 4. DISTRIBUTION DU TAUX DE PHOTOSYNTHÈSE

Les mesures du taux de fixation du carbone par le phytoplancton ont été effectuées « in situ » à sept ou huit niveaux échelonnés de la surface à 150 m au cours des croisières Bora, de 07.00 à 12.00 TL. Les valeurs de production primaire en  $gC/m^2/jour$  ont été calculées en extrapolant ces mesures à une durée arbitraire de 10 heures pour les colonnes 0-50 m et 0-100 m. Étant donné que nous n'avons obtenu que quelques valeurs positives faibles à 125 m, les valeurs de production par unité de surface pour la colonne 0-100 m représentent l'essentiel de la production pour toute la colonne d'eau. Ces valeurs sont présentées figure 4.

Une analyse statistique des valeurs obtenues a conduit au tableau III qui donne, par croisière et pour les couches 0-50 m et 0-100 m, les valeurs extrêmes et moyennes correspondant à des zones en latitude dont les moyennes sont significativement différentes au seuil de probabilité précisé. Ce tableau montre que seule une zone équatoriale étroite couvrant 3° de latitude de chaque côté de l'équateur est caractérisée par une production significativement supérieure à celle du reste de la radiale étudiée, la différence étant plus marquée dans la couche 0-50 m que dans la couche 0-100 m.

TABLEAU III

Production journalière en gramme de carbone fixé par mètre carré pour dix heures

		17°37S-02°09S	P	00°50S-03°12N
BORA 1	0-50 m	(0,03/0,047/0,06)	<0,01	(0,08/0,094/0,12)
	0-100 m	(0,06/0,093/0,14)	<0,02	(0,13/0,158/0,20)

TABLEAU III (suite)

		17°00S-11°35S	P	02°25S-02°36N	P	03°30N-05°04N
BORA 3	0-50 m	(0,04/0,053/0,07)	<0,01	(0,09/0,110/0,15)	<0,05	(0,05/0,055/0,07)
	0-100 m	(0,06/0,093/0,11)	<0,01	(0,12/0,163/0,19)	<0,05	(0,05/0,090/0,13)
		05°18S-04°08S	P	02°52S-02°35N		
BORA 4	0-50 m	(0,03/0,042/0,05)	<0,05	(0,14/0,232/0,39)		
	0-100 m	(0,04/0,055/0,07)	<0,05	(0,19/0,313/0,51)		

## 5. DISCUSSION

Quelques propriétés physico-chimiques ont été choisies pour illustrer l'observation qui a servi de point de départ à cette étude, à savoir qu'au-delà des variations dans le temps il subsiste des traits constants dans la distribution en fonction de la latitude (MERLE, ROTSCI et VOITURIEZ, sous presse). La figure 5 présente le profil dynamique de la surface par rapport à 1000 décibars au cours des croisières Bora. Nous y voyons nettement une alternance de points bas traduisant des divergences vers 0°, 11°S et 20°S, et de points hauts correspondant à des convergences vers 5°N, 6°S et 16°S. Ceci indique qu'il y a une certaine permanence d'un système de courants zonaux plus complexe que celui qui est classiquement admis. Nous avons ici deux courants portant à l'ouest, l'un équatorial entre 5°N et 6°S, l'autre couvrant la zone 11°S-16°S et deux contre-courants portant à l'est, l'un couvrant 6°S-11°S, l'autre 16°S-20°S.

Une conséquence directe de ce système dynamique est que l'épaisseur de la couche homogène varie suivant la latitude ; elle est faible au voisinage des divergences et augmente au niveau des convergences comme le montre la figure 6 où sont portées les profondeurs de la limite supérieure de la thermocline au cours des Bora. Cette thermocline isole la couche superficielle homogène des couches profondes beaucoup plus riches en sels nutritifs ; cependant au niveau des divergences il y a une diffusion importante des sels nutritifs vers la surface ; ce fait est mis en évidence par la figure 7.

Cet enrichissement de la surface se traduit par une biomasse plus importante dans les zones de divergences comme nous l'avons montré d'après les mesures de chlorophylle *a* (figure 2, surtout couche 0-50 m).

Cet enrichissement se traduirait aussi par un meilleur état physiologique des cellules phytales dans les zones de divergence. Le rapport des caroténoïdes à la chlorophylle *a* pourrait servir à apprécier cet état physiologique. Le tableau II fait ressortir que ce rapport est plus élevé pour la couche 0-50 m dans les zones correspondant aux convergences où une certaine déficience en azote est possible, que dans les zones de divergence où les teneurs en azote sont généralement suffisantes. Remarquons en outre qu'aux niveaux 75 et 100 m, à la base de la couche euphotique, où les teneurs en nitrate sont élevées, le rapport est uniformément faible pour toute la radiale ; ce fait va dans le sens du mécanisme, évoqué par YENTSCH et VACCARO (1958), de restauration de l'état physiologique de cellules déficientes dans les couches superficielles qui, en s'enfonçant, pénètrent dans les couches profondes, riches en sels nutritifs, mécanisme que nous avons rencontré dans le Pacifique sud tropical (WAUTHY et LE BOURHIS, 1966).

En ce qui concerne la production primaire, si le nombre de stations « in situ » est insuffisant pour mettre en évidence des différences significatives en fonction de la latitude correspondant dans le détail aux zones délimitées par les autres caractères, la figure 4 semble confirmer l'existence de deux zones à forte production centrée sur 0° et 10°S avec un net fléchissement vers 5°S.

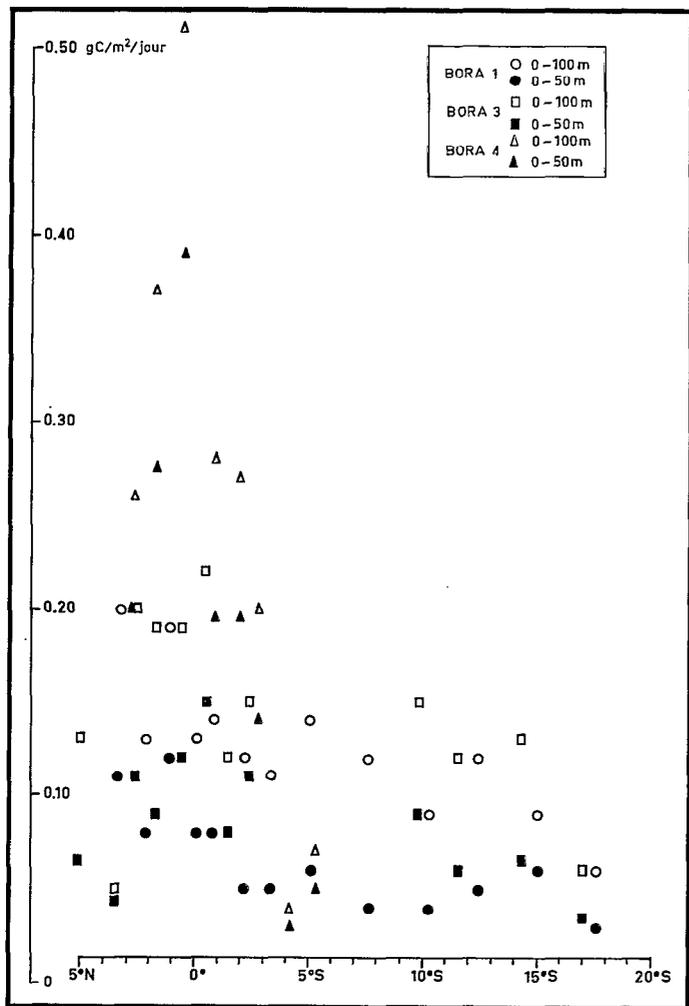


Fig. 4. — Production primaire ( $\text{gC/m}^2/\text{j}$ ) le long du 170°E.

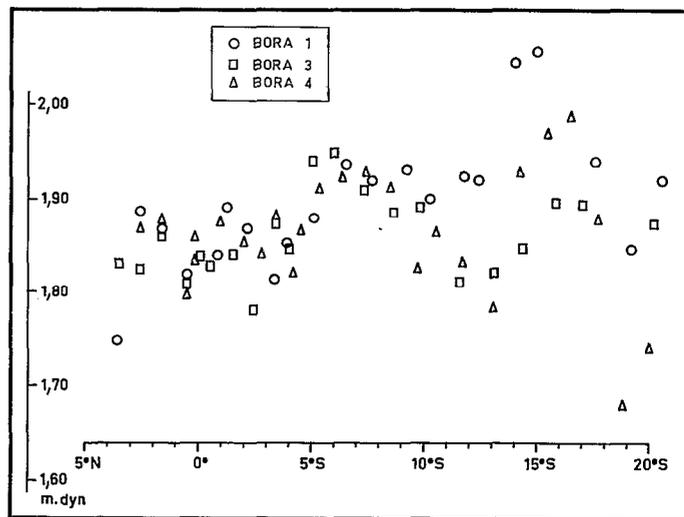


Fig. 5. — Hauteur dynamique (mdyn) de la surface par rapport à 1.000 db le long du 170°E.

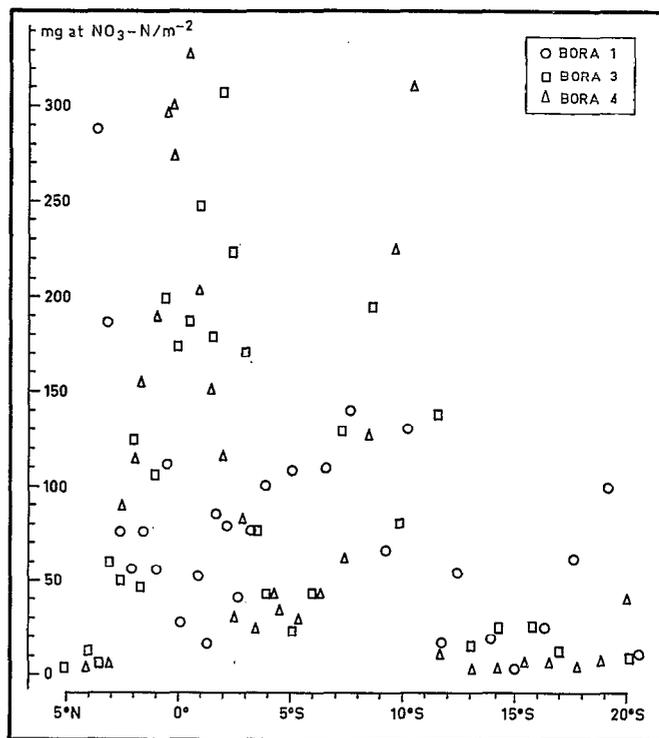
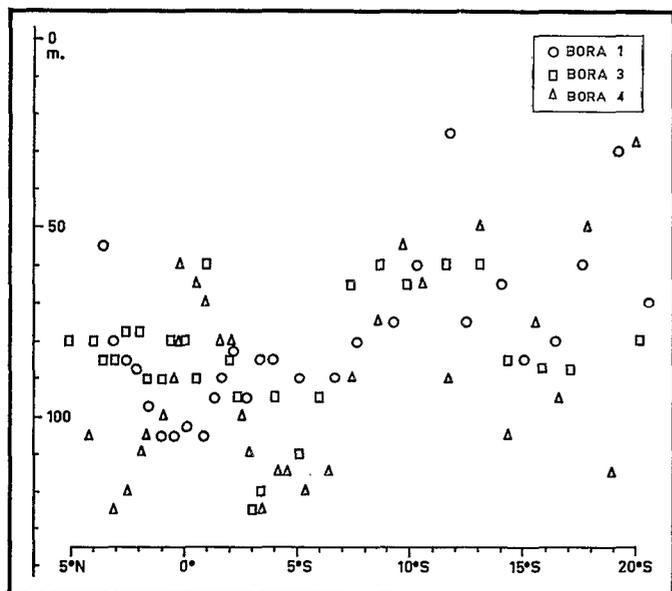


Fig. 7. — Nitrate ( $\text{mg at NO}_3\text{-N/m}^3$ ) entre la surface et 100 m, le long du 170°E.



← Fig. 6. — Profondeur (m) de la limite supérieure de la thermocline, le long du 170°E.

## 6. CONCLUSION

L'étude détaillée des croisières entreprises par le « N.O. Coriolis » le long du méridien 170°E entre 20°S et 5°N a montré que la situation hydrologique y est très complexe et que les variations annuelles sont masquées ou bouleversées par les conditions météorologiques de surface (surtout les vents) aussi bien locales que plus à l'est ou à l'ouest puisqu'il s'agit d'une zone où l'advection des eaux superficielles intervient en permanence. Ce dernier fait nous a cependant permis d'établir quelques traits caractéristiques de cette situation hydrologique. Toute la radiale étudiée est en effet soumise en permanence à une circulation zonale, avec alternance de courants portant à l'ouest et de contre-courants portant à l'est. Aux frontières séparant ces courants il y a une circulation verticale importante ; c'est ainsi que nous trouvons des lignes de convergence vers 5°N, 6°S et 16°S et des lignes de divergence à l'équateur, vers 11°S et vers 20°S.

L'étude de l'ensemble des résultats de production primaire montre que ses traits caractéristiques correspondent à ceux de l'hydrologie ; nous avons en effet dans les zones de divergence enrichies en sels nutritifs des populations phytales en bon état physiologique se reproduisant activement alternant avec des populations moins denses souffrant vraisemblablement d'une déficience en azote, de productivité réduite, dans les zones de convergence.

## BIBLIOGRAPHIE

- LE BOURHIS (J.), WAUTHY (B.), AMADEO (M.), 1967. — Mesures de production primaire des croisières Bora 1, Bora 3 et Bora 4 du N.O. Coriolis. ORSTOM-Nouméa, *Océanographie, rapport multigr.* n° 14.
- LE BOURHIS (J.), WAUTHY (B.), PAGES (J.), 1967. — Mesures de production primaire des croisières Cyclone 2 et Cyclone 4 du N.O. Coriolis. ORSTOM-Nouméa, *Océanographie, rapport multigr.* n° 15.
- MERLE (J.), ROTSCHI (H.), VOITURIEZ (B.) (sous presse). — Zonal circulation in the Tropical Western South Pacific at 170°E. Volume jubilaire du Pr. UDA. *University Fish. Oceanogr.*, Tokyo.
- PARSONS (T. R.), STRICKLAND (J. D. H.), 1963. — Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *J. Mar. Res.*, 21 (3).
- RICHARDS (F. A.), THOMPSON (T. G.), 1952. — The estimation and characterization of plankton populations by pigment analysis. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. *J. Mar. Res.*, 11 (2).
- STEEMANN NIELSEN (E.), 1952. — The use of radio-active carbon for measuring organic production in the sea. *J. Cons.*, 18 (2).
- WAUTHY (B.), LE BOURHIS (J.), 1966. — Considérations sur l'étude des pigments du phytoplancton marin en zone tropicale oligotrophe. *Cah. O.R.S.T.O.M., ser. Océanogr.*, IV (4), 3-19.
- YENTSCH (C. S.), VACCARO (R. F.), 1958. — Phytoplankton nitrogen in the oceans. *Limnol. and Oceanogr.*, 3 (4).