

Analyse quantitative du cycle diurne de la production primaire dans le Pacifique subtropical près de la Nouvelle-Calédonie

PAR

MICHEL ANGOT

Maître de recherche à l'O.R.S.T.O.M.
Océanographe à l'Institut français d'Océanie

SOMMAIRE

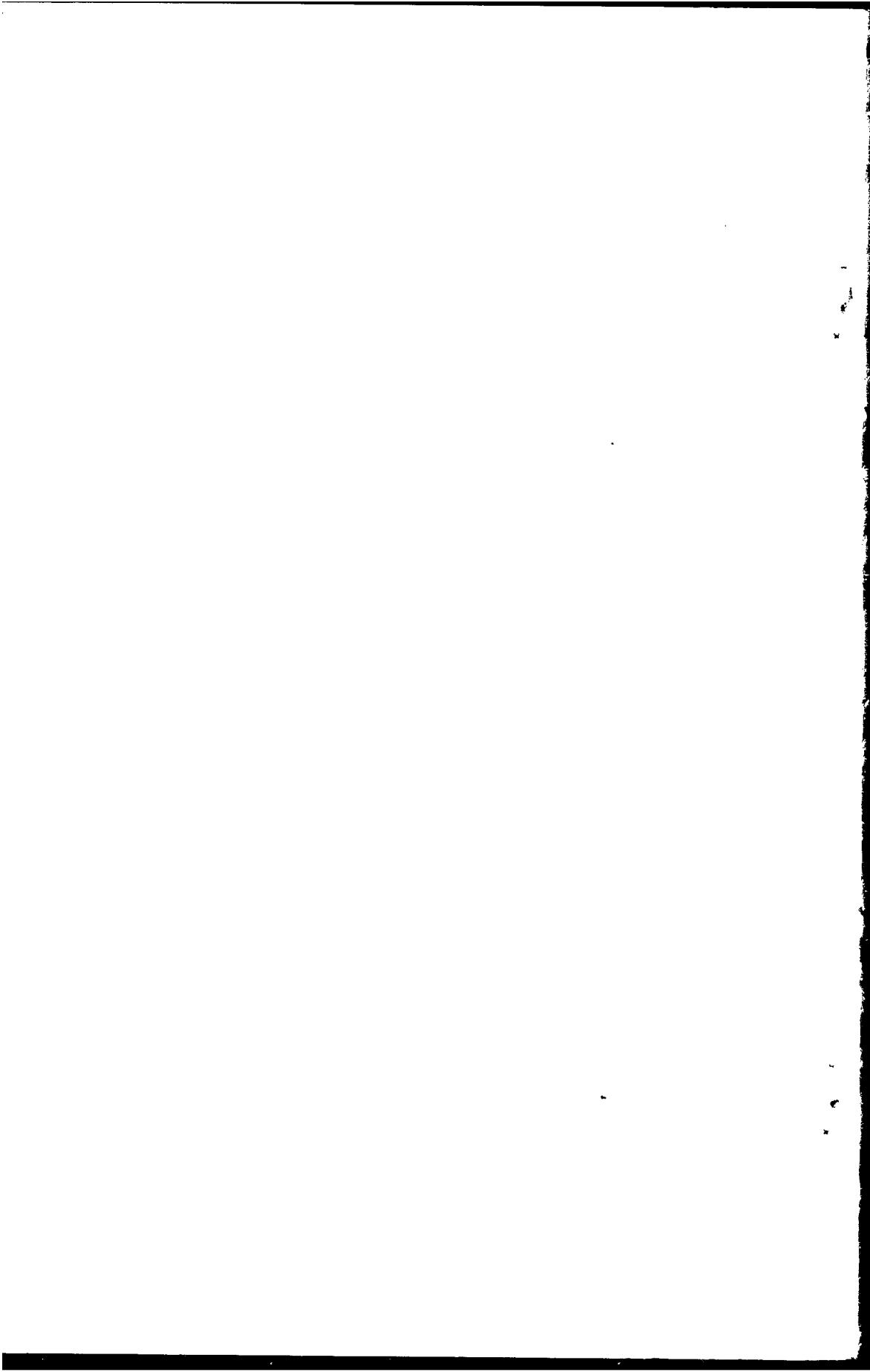
	<i>Pages</i>
INTRODUCTION	3
MATÉRIEL ET MÉTHODES	4
RÉSULTATS	4
DISCUSSION :	
I. — Cycle diurne de la productivité <i>in vitro</i> et ses relations avec la teneur en chlorophylle <i>a</i>	6
II. — Productivité <i>in vitro</i> et production <i>in situ</i>	11
III. — Le phytoplancton et la production <i>in situ</i>	16
IV. — Production <i>in situ</i> et productivité <i>in vitro</i> en relation avec la quantité d'énergie lumineuse	18
ANNEXE	24
RÉSUMÉ	29
SUMMARY	31
BIBLIOGRAPHIE	33

Bull. Inst. océanogr. Monaco, N° 1200, 7 mars 1961.

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n° 11424



INTRODUCTION

Depuis 1958, le laboratoire d'Océanographie de l'Institut français d'Océanie à Nouméa effectue, de manière systématique, des recherches sur la production primaire des masses d'eaux au voisinage de la Nouvelle-Calédonie. Outre les études entreprises lors des croisières mixtes d'océanographie physique et biologique du navire de recherche *Orsom III* [ANGOT : 3, 4, 5], des stations ont été effectuées au même point pour suivre l'évolution d'une même masse d'eau. Elles ont eu lieu dans le sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie par 22°30' S et 166°20' E : la première dénommée « station 24 h » les 9 et 10 juin 1959 [ANGOT: 1] et la deuxième codée « station 48 h » les 2, 3 et 4 mai 1960 [ANGOT: 2]. Le texte ci-dessous expose les résultats obtenus au cours de ces deux stations à partir d'études portant sur la teneur en pigments planctoniques, le taux de fixation du CO₂, la pénétration de la lumière, l'intensité de l'énergie lumineuse et les caractéristiques physico-chimiques de l'eau de mer.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La teneur en pigments planctoniques a été déterminée par la méthode colorimétrique dérivée de celle décrite par RICHARDS et THOMPSON [14] et exposée par ANGOT [5]. Les extinctions lues au spectrophotocolorimètre ont servi au calcul d'une part de la concentration en chlorophylle *a* d'après les formules de RICHARDS *et al*, d'autre part de la surface encadrée par le spectre d'absorption entre 760 et 480 m μ . comme il est décrit par ANGOT. Cette surface (exprimée en m μ \times log I₀/I) est proportionnelle à la concentration en pigments totaux et, de ce fait, sa valeur a été calculée en supposant la filtration d'1 m³ d'eau comme il a été fait pour les teneurs en chlorophylle *a*.

Le taux de fixation du CO₂ a été déterminé par la méthode au carbone 14 mise au point par JIRTS [9]. Simultanément étaient effectués des traitements d'échantillons *in situ* sur bouée dérivant librement, et *in vitro* en incubateur; l'incubateur à lumière pour les bouteilles claires possédait 12 tubes fluorescents Philips « blanc brillant » donnant une illumination de 26 400 lux.

La pénétration de la lumière a été mesurée au disque de Secchi. La profondeur de la couche euphotique, soit celle au bas de laquelle la quantité de lumière est 1 % de celle de la surface, a été admise être égale à 2,5 *d*, *d* étant la profondeur de disparition du disque, en accord avec STRICKLAND [22] pour les eaux océaniques claires.

Les données physico-chimiques ont été obtenues à partir des méthodes éprouvées de l'océanographie physique : bouteilles à renversement, thermomètres à renversement, salinité par la méthode de Knudsen et le pont de salinité du C.S.I.R.O., oxygène par la méthode de Winkler et phosphates par la méthode de Wooster et Rakestraw.

RÉSULTATS

Les calculs ont conduit aux résultats portés dans le tableau 1 (caractéristiques de la production primaire) et le tableau 2 (valeurs moyennes des données physico-chimiques au cours des deux périodes étudiées).

La figure 1 représente graphiquement les variations quantitatives des quatre éléments étudiés de la production primaire en fonction des heures de récolte pour les deux stations lorsque les valeurs sont rapportées à 1 m³ moyen de la couche 0-100 m.

TABLEAU 1

Station	Récolte	Heure locale	Carbone fixé à					Pigments par m ³ de 0 à 100 m		Prof. couche euph. (m)		
			0 m	25 m	50 m	100 m	0-100m	surf. encad.	chlor. a (mg)			
24 h (9 et 10 juin 1959)	I II III IV V	1430 2030 0225 0825 1415	<i>mg C/h/m³ in vitro</i>					24,47 34,94 23,87 21,63 25,64	0,734 1,275 0,642 0,728 0,542	78 100		
			0,257	0,433	0,637	0,392	0,467					
			0,070	0,082	0,082	0,251	0,122					
			0,140	0,140	0,304	0,281	0,237					
			0,917	0,284	0,349	0,349	0,444					
	0,310	0,160	0,242	0,233	0,238							
	A	entre 1400	<i>mg C/24 h / m³ in situ</i>					1,421	0,336	0,258	0,129	0,391
	48 h (2, 3, 4 mai 1960)	I II III IV V VI VII VIII IX	1445 2020 0215 0815 1445 2010 0215 0815 1350	<i>mg C/h/m³ in vitro</i>					28,82 35,42 26,93 26,12 28,94 30,03 24,70 21,02 28,66	0,979 0,729 0,831 0,696 0,770 0,795 0,715 0,436 0,855	102 100 110	
				0,164	0,202	0,218	0,160	0,193				
0,052				0,039	0,052	0,136	0,070					
0,134				0,172	0,185	0,015	0,133					
0,367				0,317	0,424	0,199	0,334					
0,204				0,227	0,254	0,063	0,194					
0,067				0,054	0,044	0,085	0,060					
0,152				0,075	0,103	0,117	0,106					
0,431				0,252	0,288	0,121	0,256					
0,238		0,222	0,235	0,055	0,187							
A B	entre 1400 entre 1400	<i>mgC/24 h/m³ in situ</i>					0,841	0,219	0,174	0,093	0,249	
			0,961	0,200	0,187	0,107	0,267					

Activités des solutions de C 14

1° : station 24 h : $0,95 \times 10^8$ cpm/ampoule
 2° : station 48 h : $9,19 \times 10^6$ cpm/ampoule

TABLEAU 2

Profondeur	Station 24 h				Station 48 h	
	T° C	S ‰	O ₂ cm ³ /l	PO ₄ -P µat-g/l	T° C	S ‰
0 m	22,74	35,84	4,82	0,26	24,6	35,83
25 m	22,84	35,83	4,84	0,29	24,5	35,83
50 m	22,75	35,83	4,89	0,32	24,4	35,83
100 m	22,67	35,82	4,80	0,38	21,5	35,80

Ces valeurs sont les moyennes de 3 prélèvements pour la station 24 h et de 9 prélèvements pour la station 48 h.

DISCUSSION

I. — CYCLE DIURNE DE LA PRODUCTIVITÉ *in vitro* ET SES RELATIONS AVEC LA TENEUR EN CHLOROPHYLLE *a*.

L'examen de la figure 1 fait apparaître très clairement une variation cyclique régulière de la productivité primaire telle que déterminée par traitement des échantillons *in vitro*, en concordance avec celle décrite par DOTY et OGURI [6] et contrairement aux observations de JITTS et CROOKS [10]. Elle semble reliée à une variation cyclique correspondante de la quantité totale de pigments (3 chlorophylles et 2 groupes de caroténoïdes étant mesurés), cette variation étant inverse de la précédente. La seule teneur en chlorophylle *a* est aussi, bien que moins nettement, en rapport avec les deux fluctuations déjà notées. Enfin, la profondeur de la couche euphotique est directement responsable de la plus ou moins grande productivité moyenne de l'eau au cours de 24 heures entre 0 et 100 m, un approfondissement correspondant à un ralentissement de la production.

Le fait le plus remarquable est certainement la relation inverse entre la productivité *in vitro* et la quantité de pigments, en opposition avec les données de SHIMADA [18], du moins quand on considère le détail d'un cycle de 24 heures. En effet, si par contre on fait la moyenne des valeurs au cours d'une période de 24 heures pour la couche 0-100 m, on constate que :

pour la station 48 h, les moyennes des récoltes I à IV comprises sont :
0,183 mg C/h/m³ pour 29,32 surf. pigments et 0,809 mg/m³ chlorophylle *a*

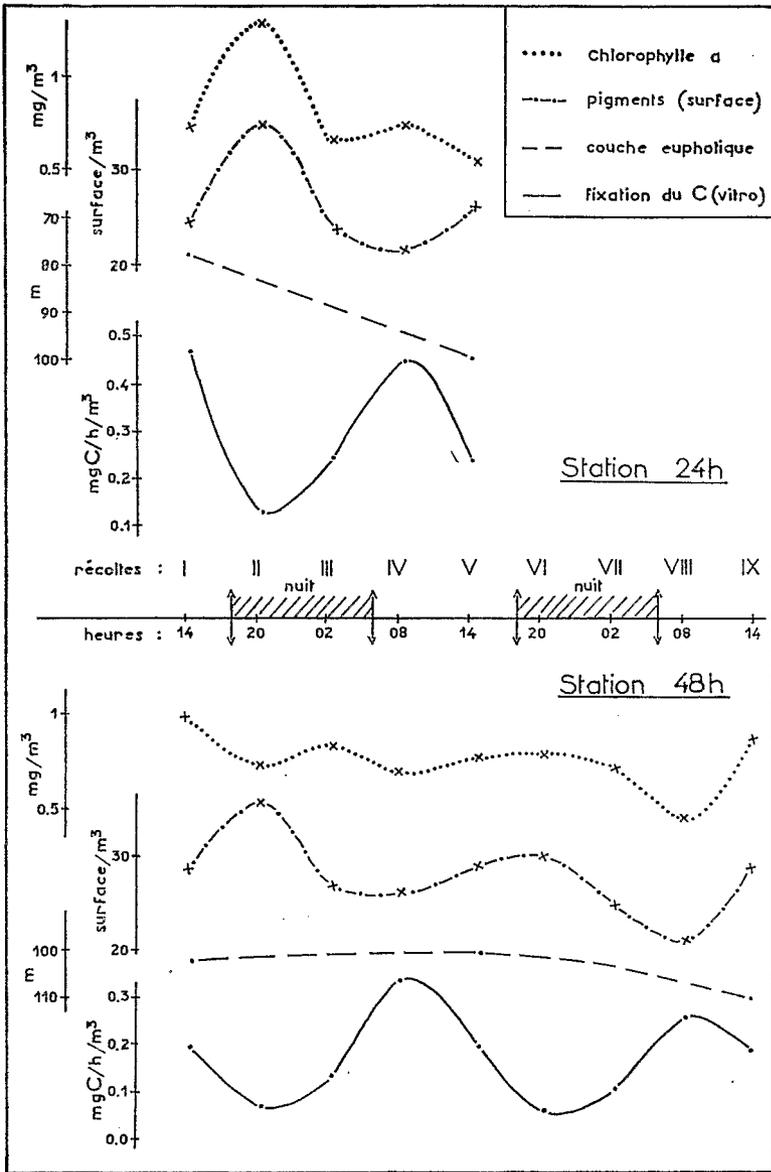


FIG. 1 : Variations avec le temps et pour 1 m³ moyen de la couche 0-100 m de : la teneur en chlorophylle a, la concentration en pigments photosynthétiques, la profondeur de la couche euphotique et la productivité primaire *in vitro* lors de la station 24 h (9-10 juin 1959) et de la station 48 h (2, 3 et 4 mai 1960).

et les moyennes des récoltes V à VIII comprises sont : 0,154 mg C/h/m³ pour 26,17 surf. pigments et 0,679 mg/m³ chlorophylle *a*.

Examinés globalement, la productivité primaire, les pigments totaux et la chlorophylle *a* varient donc apparemment dans le même sens bien que la comparaison des moyennes des mg C/h/m³ à l'aide des méthodes statistiques ne fasse pas apparaître de différence significative au niveau de probabilité 0,05. Quoiqu'il en soit, la structure fine du phénomène est à peu près à l'opposé de la variation globale apparente comme le montrent les graphiques de la figure 1.

Le rythme diurne qui est ainsi mis en évidence a très probablement son origine dans la physiologie des organismes du phytoplancton puisque les données physico-chimiques obtenues à partir des prélèvements d'eau effectués en même temps que ceux réalisés pour l'étude des caractéristiques de la production primaire, n'ont pas varié au cours de chaque station (d'où la seule mention des moyennes dans le tableau II). Des observations analogues ont déjà été réalisées dans l'étude de la production primaires des lacs : WRIGHT [24] ou RODHE, VOLLENWEIDER et NAUWERK [15]. On peut penser qu'il existe une phase de multiplication intense autour de 0900 heure puis un ralentissement du rythme de reproduction avec une relative décroissance de l'activité photosynthétique consécutive à une sénescence des cellules et à des réactions d'origine enzymatique [STEEMANN NIELSEN : 21]. Cette pulsation serait contrôlée par les heures d'illumination d'où sa période de 24 heures. A ce titre, il serait de la première importance d'effectuer la numération des cellules avec plastes chlorophylliens aux même heures que les autres récoltes.

Le rapprochement des moyennes des récoltes I à IV comprises de la station 24 h (à savoir : 0,318 mg C/h/m³ pour 26,23 surf. pigments et 0,845 mg/m³ chlorophylle *a*) avec celles déjà citées des deux périodes de 24 heures de la station 48 h, montre que la productivité primaire des 9 et 10 juin 1959 était nettement plus élevée que celle des 2-3 et 4 mai 1960. Si l'on ramène le mg C/h/m³ moyen de la couche 0-100 m à l'unité de chlorophylle *a*, on obtient :

pour la station 24 h : 0,428 mg C/h/m³ pour 1 mg/m³ chlorophylle *a*,

pour la station 48 h : 0,233 mg C/h/m³ pour 1 mg/m³ chlorophylle *a* le 1^{er} jour,

pour la station 48 h : 0,266 mg C/h/m³ pour 1 mg/m³ chlorophylle *a* le 2^e jour.

Le nombre d'échantillons ayant servi au calcul des moyennes est égal à 4. Ce trop faible nombre fait malheureusement perdre la plus grande part de la signification des méthodes statistiques après leur application aux résultats [LAMOTTE : 12]. Du seul examen direct des moyennes notées ci-dessus, on peut cependant penser que les valeurs voisines des deux indices de la station 48 h pourrait être l'illustration du fait que, étant donné la courte période de temps étudié, la population phytoplanctonique est restée au même stade général (et non plus diurne) de son développement, c'est-à-dire apparition ou floraison intense ou

vieillessement ou encore extinction. Par comparaison avec l'indice de la station 24 h, on pourrait situer le stade atteint par le phytoplancton de la station 48 h soit au début soit à la fin de sa période d'exubérance.

En multipliant les observations permettant d'aboutir à ces indices et en les comparant aux caractéristiques physico-chimiques du milieu, on pourrait sans doute déterminer précisément à quelle phase de son développement est arrivé le plancton végétal étudié.

On constate encore que la répartition graphique des valeurs de la productivité primaire au cours de 24 heures se fait suivant une courbe d'allure sinusoïdale en accord avec DOTY *et al* [6], SHIMADA [18], mais en désaccord avec JIRTS *et al* [10]. Une telle variation peut être illustrée par un graphique linéaire correspondant à une expression de la forme $y = a + bx$. Il suffit pour cela de transformer les unités de temps de la variable indépendante x : t_1 (heure locale de prélèvement) modifiée en $T = \cos \omega t_2 = \cos (360/24)t_2$. Le choix de l'origine, c'est-à-dire de la valeur $\cos \omega t_2 = 0$, est fait d'après l'examen des graphiques : on observe en effet que les maxima des sinusoides sont situés autour de 0900 heure et les minima autour de 2100 heure. En posant que $\cos \omega t_2 = +1$ et -1 à ces deux valeurs de t_2 , on définit la forme de t_2 par rapport à t_1 qui est : $t_2 = t_1 + 3$, le $\cos \omega t_2$ étant nul pour t_1 égal à 0300 et 1500 heures locales.

La variable dépendante y peut être soit $P = (\text{mg C/h/m}^3) 10^3$ soit $\log P$. Le choix entre ces deux valeurs a été fait après calculs des coefficients de corrélation r de P en $\cos T$ puis de $\log P$ en $\cos T$ à partir desquels, pour un coefficient de sécurité 0,95, on a obtenu les valeurs du tableau suivant concernant les limites des intervalles de sécurité des coefficients de corrélation des populations ($R_1 =$ limite inférieure et $R_2 =$ limite supérieure).

Stations		$y = P$	$y = \log P$
Station 24 h		$R_1 = + 0,030$ pour $r = + 0,963$ $R_2 = + 0,998$	$R_1 = + 0,345$ pour $r = + 0,983$ $R_2 = + 0,999$
Station 48 h	1 ^{er} jour	$R_1 = + 0,371$ pour $r = + 0,986$ $R_2 = + 0,999$	$R_1 = + 0,530$ pour $r = + 0,991$ $R_2 = + 0,999$
	2 ^e jour	$R_1 < 0$ pour $r = + 0,966$ $R_2 = 0,998$	$R_1 = + 0,389$ pour $r = + 0,993$ $R_2 = + 0,999$

On constate que l'emploi de $\log P$ améliore considérablement les corrélations dans les trois groupes de 4 valeurs. Le choix s'est donc porté sur $y = \log P$ et les équations des régressions correspondantes ayant trait à 1 m^3 moyen prélevé dans une couche d'eau allant de 0 à 100 m sont (voir aussi la figure 2) :

récoltes II à V de la station 24 h : $\log P = 1,37 + 0,275 \cos T$ (1)
 récoltes II à V de la station 48 h : $\log P = 1,21 + 0,349 \cos T$ (2)
 récoltes VI à IX de la station 48 h : $\log P = 1,11 + 0,333 \cos T$ (3).

Dans ces équations, l'ordonnée à l'origine a permet de définir une valeur de P qui caractérise la productivité moyenne d'un cycle diurne donné. Elle correspond à un indice « productivité primaire » d'une certaine masse d'eau lorsque la couche euphotique est profonde de 100 m. Dans nos exemples, les valeurs de a correspondent bien au fait que la productivité moyenne pendant 24 h était plus forte lors de la station 24 h que pendant la station 48 h; et que, au cours de cette dernière, le premier jour était plus productif que le second.

Le coefficient de pente b définit l'amplitude de la sinusoïde caractérisant un cycle diurne. Il est intéressant de constater que les valeurs de b pour les deux cycles de la station 48 h sont voisines (ce qui correspond bien à la similitude observée) et que celles-ci sont nettement différentes de la valeur de b de la station 24 h (ce qui caractériserait une divergence

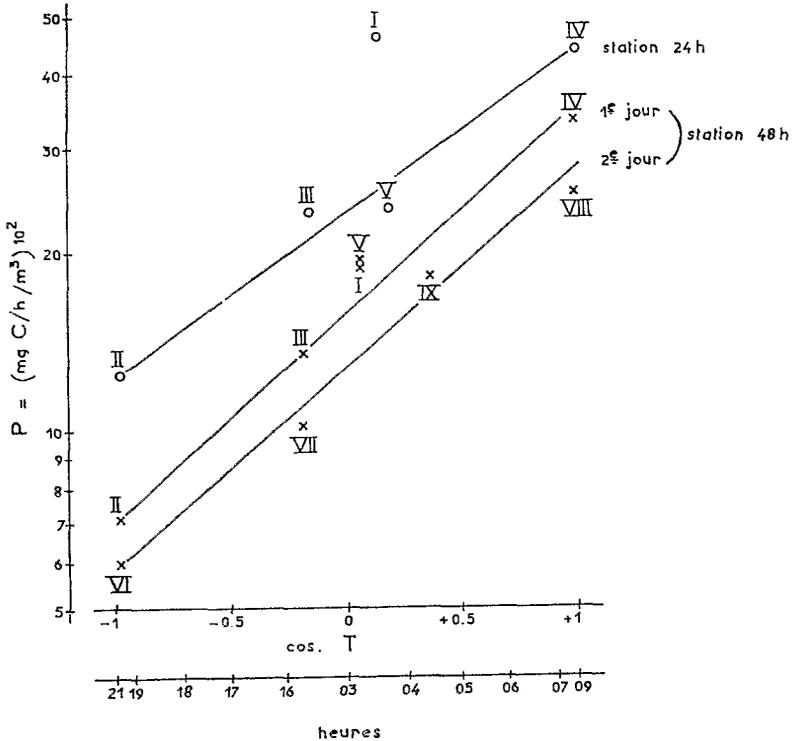


FIG. 2 : Représentation linéaire des trois cycles diurnes étudiés, P et $\cos T$ étant reliés par l'équation : $\log P = a + b \cos T$ (voir le texte).

entre les deux types de rythme diurne). Malheureusement, toujours en raison d'un échantillonnage limité à 4 données, l'application des méthodes statistiques ne fait pas apparaître de différence significative entre les *b* pris deux à deux : $t = 1,76$ entre *b* (1) et *b* (2), 1,48 entre *b* (1) et *b* (3) et 0,36 entre *b* (2) et *b* (3); seule une tendance est, à la rigueur, discernable.

II. — PRODUCTIVITÉ *in vitro* ET PRODUCTION *in situ*.

A chacune des deux stations ici étudiées, le traitement des échantillons d'eau *in vitro* s'accompagnait d'un traitement simultané *in situ* d'échantillons prélevés à une heure définie et immergés pendant une période de 24 heures. Pendant cette même période, 4 échantillons *in vitro* étaient successivement placés en incubateur. Il est intéressant de comparer les résultats obtenus par chacune des deux méthodes.

La quantité de carbone fixée *in situ* (mg C/24 h/m³) peut être comparée à celle fixée *in vitro* dans le même laps de temps, soit 24 heures, en utilisant les taux de production (mg C/h/m³) calculés. En effet, chacun de ceux-ci caractérise un échantillon dont l'incubation a duré entre 4 et 5 1/2 heures ; on admet que ce mg C/h/m³ est applicable pour une période d'une durée totale de 6 heures et l'on compare alors :

$$A \text{ et } 6 (I + II + III + IV)$$

où A est la production *in situ* pendant 24 heures, I, II, III, IV sont les taux de production par heure *in vitro* de 4 échantillons prélevés consécutivement toutes les 6 heures pendant la même période de 24 heures.

Le tableau 3 présente ces données.

TABLEAU 3

Station	Date		mg C/24 h/m ³				
			0 m	25 m	50 m	100 m	0-100 m
Station 24 h	9-10/6/1959	<i>situ</i>	1,421	0,336	0,258	0,129	0,391
		<i>vitro</i>	8,304	5,634	8,232	7,638	7,620
		<i>vitro/situ</i>	5,84	16,77	31,90	59,21	19,49
Station 48 h	2-3/5/1960	<i>situ</i>	0,841	0,219	0,174	0,093	0,249
		<i>vitro</i>	4,302	4,380	5,274	3,060	4,392
		<i>vitro/situ</i>	5,12	20,00	30,31	32,90	17,64
	3-4/5/1960	<i>situ</i>	0,961	0,200	0,187	0,107	0,267
		<i>vitro</i>	5,124	2,448	4,134	2,316	3,696
		<i>vitro/situ</i>	5,33	12,24	22,11	21,65	13,84
Moyennes <i>vitro/situ</i>			5,43	16,34	28,11	37,92	16,99

L'activité photosynthétique du phytoplancton est dépendante de l'énergie lumineuse disponible. On peut préciser les pourcentages de cette énergie dans les deux méthodes de traitement en admettant que la profondeur de la couche euphotique (définie par celle où l'énergie est 1 % de celle de surface), est 100 mètres; ceci est suffisamment proche de la vérité dans nos deux stations (voir figure 1) pour être applicable aux données recueillies.

De la sorte, tous les échantillons *in vitro* ont reçu 100 % de l'énergie lumineuse fournie par les tubes fluorescents de l'incubateur tandis que les échantillons *in situ* ont reçu : 100 % de l'énergie frappant la surface de la mer à 0 m, 32 % de celle-ci à 25 m, 10 % à 50 m et 1 % à 100 m, l'intensité du flux lumineux décroissant de manière exponentielle avec la profondeur [SVERDRUP, JOHNSON et FLEMING : 23].

La figure 3 représente graphiquement les variations des diverses données. On remarque que les quantités de C fixées sont exprimées en mg C/24 h/m³ pour les échantillons traités *in situ* et en mg C/4 h/m³ pour ceux qui ont été incubés. Cette anomalie apparente est en fait l'illustration d'une première constatation.

En effet, parmi les séries de comparaisons numériques, celle provenant des échantillons de surface est sans aucun doute celle qui a le moins de risque d'être erronée tant à cause de la grande quantité de C fixé relativement aux autres, qu'à cause de l'identité certaine des conditions physiques de traitement — en particulier la température. Or on observe que le rapport des fixations *vitro/situ* à 0 m est toujours proche de la même valeur, légèrement inférieure à 6. Étant donné le degré de précision inhérent à la méthode au C 14 ($\pm 0,02$ mg C/h /m³ d'après JIRTS — communication personnelle), nous avons admis que le facteur 6 était acceptable et avons porté dans le graphique, en face des valeurs A *in situ* celles des valeurs (I + II + III + IV) *in vitro* (c'est-à-dire en fait le 1/6 des valeurs réelles *in vitro*, ce qui a simplifié le tracé des graphiques de la figure 3).

En divisant le rapport des fixations superficielles *vitro/situ* par le facteur 6 pour le ramener à l'unité, on admet que le traitement des échantillons en incubateur conduit à des fixations du C 6 fois plus fortes que celles d'échantillons en place pour de l'eau de surface.

Pour les autres profondeurs, et pour la seule station 24 h, le facteur 6 doit être multiplié par les coefficients ci-dessous :

Profondeur :	0 m	25 m	50 m	100 m
(I+II+III+IV)/A :	0,97	2,79	5,32	9,91

Cependant, ceci peut se comparer au rapport des pourcentages d'énergie lumineuse *vitro/situ* qui sont, suivant les mêmes profondeurs :

	1	3,2	10	100
avec, pour logarithmes :	0	0,5	1	2

La corrélation entre le rapport (I+II+III+IV)/A et le logarithme du rapport des pourcentages d'énergie lumineuse parvenant aux quatre paires d'échantillons traités d'une part *in vitro* en incubateur, d'autre part *in situ* à leur profondeur réelle, est représentée graphiquement dans la figure 4. On observe que :

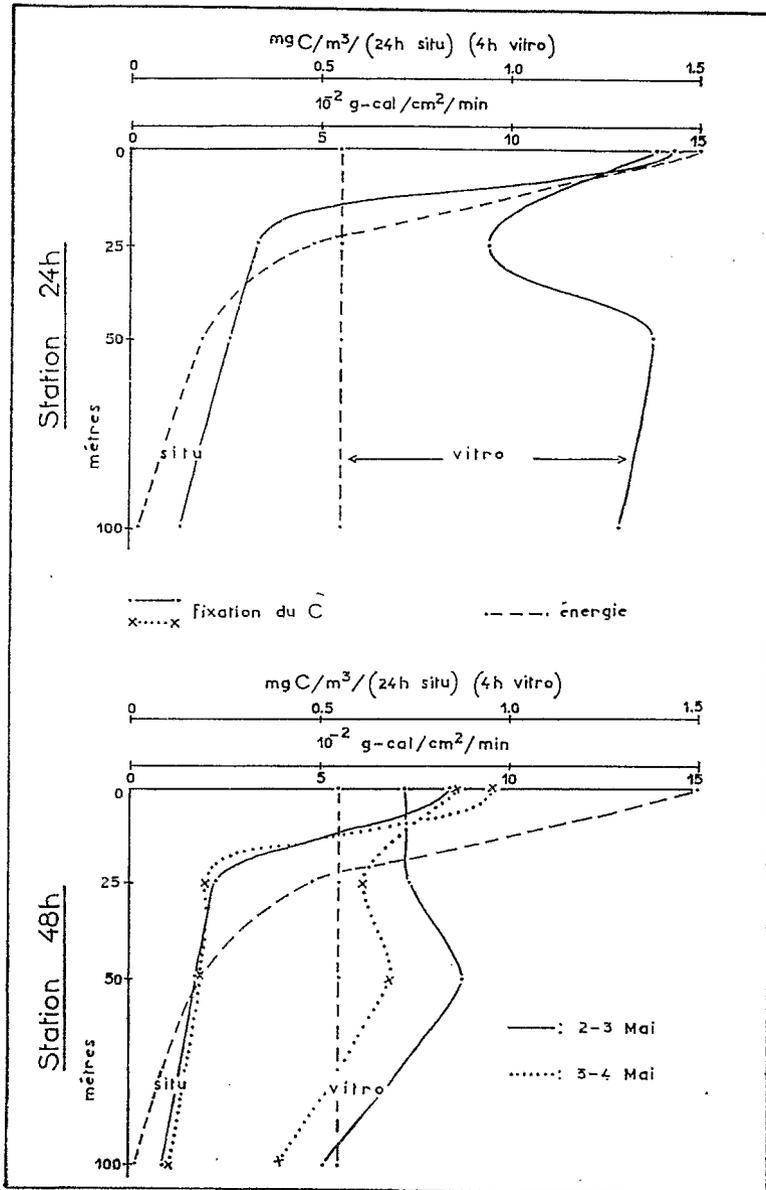


FIG. 3 : Variations en fonction de la profondeur et au cours des deux stations, de la productivité *in vitro*, de la production *in situ* et des énergies lumineuses correspondantes.

1°/ pour la station 24 h, les points s'alignent sur une droite presque parfaite (coefficient de corrélation : $r = 0,998$ avec z/σ_z supérieur à 2,93).

2°/ pour la station 48 h, les points se répartissent convenablement autour de cette même droite jusque vers 50 m mais certainement pas à 100 m.

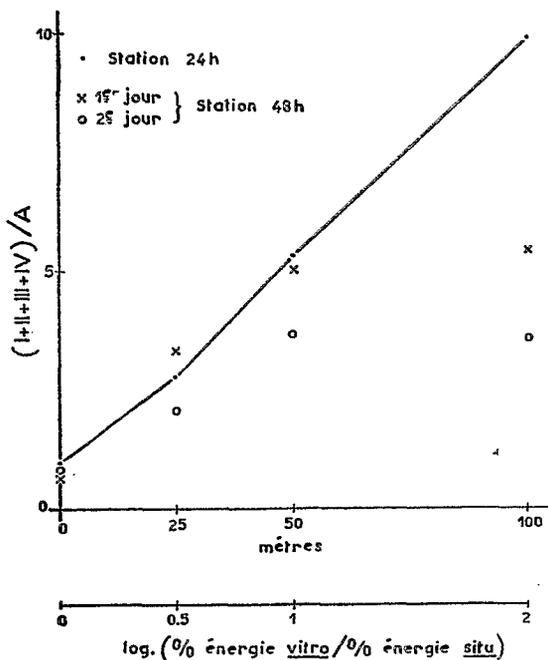


FIG. 4 : Le rapport productivité *in vitro* sur production *in situ* pendant 24 heures en fonction du logarithme du rapport des pourcentages d'énergie lumineuse parvenant aux quatre paires d'échantillons traitées d'une part *in vitro* en incubateur, d'autre part *in situ* à leur profondeur réelle.

Cette déviation des résultats de la station 48 h par rapport à ceux de la station 24 h doit être mise en parallèle avec les différences d'homogénéité de l'eau étudiée dans la couche 0-100 m. Lors de la station 24 h, l'eau était presque parfaitement homogène (voir tableau II) et les échantillons prélevés à 100 m puis incubés dans de l'eau à la température de surface n'ont guère subi de changement physique; le phytoplancton a ainsi continué de vivre dans de l'eau identique à celle existant *in situ*. Au contraire, lors de la station 48 h, la température de l'eau entre 25 et 100 m décroissait de 3° C dont 0,1° C entre 25 et 50 m mais 2°,9 entre 50 et 100 m (exactement : 0,2° entre 50 et 65 m, 0,8° entre 65 et 80 m et 1°,9 entre 80 et 100 m). La température de l'eau dans l'incubateur était donc plus élevée qu'*in situ* pour l'échantillon de 50 m et surtout pour l'échantillon de 100 m. La transformation physique du milieu dans le

traitement *in vitro* est très probablement à la base d'une différence de l'activité photosynthétique du phytoplancton dans les échantillons incubés par rapport à ceux *in situ*; au cours de l'expérience il y eut diminution de la productivité primaire des organismes dans l'incubateur, selon un mécanisme qu'il est encore impossible de préciser.

Si l'on étudie maintenant les seules valeurs de la production primaire *in situ* au cours de 24 heures, on constate que la fixation du C à une profondeur *d* varie par rapport à celle de surface selon les données du tableau 4.

TABLEAU 4

Profondeur			0 m	25 m	50 m	100 m
fixation à <i>d</i> fixation à surf.	Station 24 heures		1	0,24	0,18	0,09
	48 h.	1 ^{er} jour	1	0,26	0,21	0,11
		2 ^e jour	1	0,21	0,19	0,11
	Moyennes générales		1	0,24	0,19	0,10

La production primaire *in situ* au cours de 24 heures a donc toujours été voisine du 1/4 de celle de surface à 25 m, du 1/5 à 50 m et du 1/10 à 100 m. Si l'on admet que ces proportions peuvent être généralisées à l'étude de masses d'eau de caractéristiques voisines de celles qu'on a rencontrées, on peut définir la production *in situ* dans la couche 0-100 m par une équation simple. En effet, en posant que la valeur de la production primaire de surface est égale à A_0 pour 1 m³ de la couche superficielle :

- celle de la couche 0-25 m pour 1 m³ moyen est égale à $(A_0 + A_0/4) 25/2$
- celle de la couche 25-50 m pour 1 m³ moyen est égale à $(A_0/4 + A_0/5) 25/2$
- et celle de la couche 50-100 m pour 1 m³ moyen est égale à $(A_0/5 + A_0/10) 50/2$

On tire aisément de là que la production *in situ* pour 1 m³ moyen de la couche 0-100 m et pendant 24 heures est égale à : $0,288 A_0$.

L'intérêt de cet indice réside dans le fait que A_0 , représentant la production de surface pendant une période *in situ* de 24 heures, a été prouvé précédemment être très proche de la somme des taux horaires de fixation de C obtenus après traitement *in vitro* (dans notre incubateur) de 4 échantillons superficiels prélevés toutes les 6 heures au cours de la même période de 24 heures :

$$A_0 = I_0 + II_0 + III_0 + IV_0$$

Il en résulte qu'une bonne approximation de la production *in situ* pendant 24 heures dans la couche 0-100 m lorsque celle-ci correspond à peu près à la couche euphotique et lorsque les conditions énergétiques sont celles rencontrées dans les expériences ici décrites, est donnée par :

$$0,288 (I_0 + II_0 + III_0 + IV_0)$$

Ceci apparaît dans le tableau suivant où la formule est appliquée aux données de nos stations.

TABLEAU 5

	Production 0 - 100 m en mg C/h/m ³		
	Station 24 h	Station 48 h	
		2-3 mai	3-4 mai
avec I ₀ + II ₀ + III ₀ + IV ₀	0,398	0,206	0,246
avec A ₀	0,409	0,242	0,277
valeur observée	0,391	0,249	0,267

III. — LE PHYTOPLANCTON ET LA PRODUCTION *in situ*.

La figure 5 représente graphiquement la quantité de C fixée *in situ* à la profondeur *d* (exprimée par rapport à la fixation superficielle) en fonction de l'énergie *in situ* à cette même profondeur (exprimée elle aussi par rapport à l'énergie de surface). Si les deux quantités « fixation » et « énergie » variaient en même temps, les points s'aligneraient sur la droite en traits interrompus. Le fait qu'il n'en soit point ainsi prouve qu'un autre facteur est intervenu pour modifier l'une des quantités par rapport à l'autre, en l'occurrence la fixation du C à *d* par rapport à la surface puisque le pourcentage d'énergie à une profondeur donnée reste constant (tant que la couche euphotique est limitée inférieurement à 100 m, ce qui, nous l'avons montré, est à peu de chose près le cas lors de nos deux stations).

Deux hypothèses peuvent être avancées pour résoudre ce problème. La première fait intervenir non plus la quantité mais la qualité de la lumière. Certaines longueurs d'ondes seraient plus favorables que d'autres à l'activité photosynthétique du phytoplancton. C'est ainsi qu'à 50 et 100 m, celui-ci se caractérisait par une meilleure utilisation apparente de l'énergie contrastant avec ce qui se passe à 25 m.

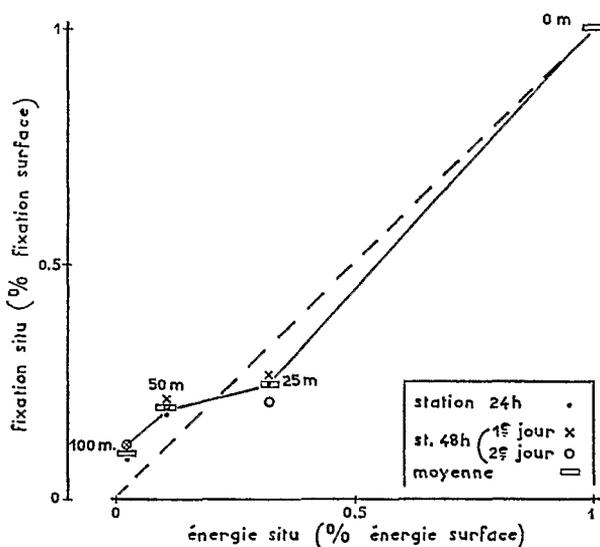


FIG. 5 : La production à la profondeur d pendant 24 h *in situ* (par rapport à celle de surface), en fonction de l'énergie moyenne pendant 24 h à la profondeur d *in situ* (par rapport à celle de surface).

La seconde hypothèse rend le phytoplancton responsable lui-même des écarts notés, soit que son abondance ait varié avec la profondeur, soit que sa capacité de synthèse (c'est-à-dire sa productivité) ait augmenté à 50 et 100 m après avoir diminué à 25 m par rapport aux caractéristiques des organismes superficiels.

Si l'on s'en tient à l'examen des données de la station 24 h à cause de l'homogénéité constatée de l'eau de mer, on observe sur le graphique supérieur de la figure 3 une fluctuation semblable dans le taux de fixation du C après traitement *in vitro*. De la même façon, sur le graphique inférieur de la figure 7 on remarque que les points ayant trait aux profondeurs 50 et 100 m, lorsque l'énergie *in situ* était égale à zéro au moment des prélèvements (soit ceux de 0230 et 2030 heures locales), sont tous (sauf un) situés au-dessus de ceux qui intéressent les profondeurs de 25 m et de la surface. La variation observée dans les quantités de C fixées *in situ* se retrouve donc dans les quantités de C fixées *in vitro* où la lumière a toujours conservé la même qualité. La première hypothèse peut donc être éliminée.

Les deux solutions proposées dans la seconde hypothèse restent à être étudiées. La quantité de phytoplancton pourrait être appréciée par la mesure de la teneur en chlorophylle à chaque niveau d'échantillonnage. Mais la qualité des pigments responsables de la photosynthèse peut aussi intervenir dans la fixation du C par les organismes; c'est ainsi qu'il paraît y avoir, par rapport aux végétaux superficiels, plus de

caroténoïdes et moins de chlorophylles dans ceux prélevés en profondeur. Ces variations peuvent être à l'origine d'une utilisation de l'énergie variable selon les profondeurs.

IV. — PRODUCTION *in situ* ET PRODUCTIVITÉ *in vitro* EN RELATION AVEC LA QUANTITÉ D'ÉNERGIE LUMINEUSE.

La mesure de l'illumination dans l'incubateur du traitement *in vitro* et à la surface de la mer lors du traitement *in situ* a été effectuée avec une cellule photoélectrique Weston modèle 735 recevant la lumière réfléchiée par une surface horizontale de papier buvard blanc dont le coefficient de réflexion était voisin de 0,8. La cellule Weston possède une échelle graduée en « candles per sp. ft. » qui peuvent être convertis en « foot candles » selon la formule :

$$\text{foot candles} = X \times \pi/0,8 \approx 4 X$$

où X est la valeur lue sur l'échelle de la cellule.

Dans l'incubateur les gramme-calories d'énergie par centimètre carré et par minute (ou langley/min) sont obtenus selon la formule suivante [STRICKLAND : 22] applicable lorsque la source lumineuse suit la courbe de luminosité standard :

$$\text{g cal/cm}^2/\text{min} = \text{ft. cdl.} \times 2,3 \cdot 10^{-5}$$

A partir de là on peut préciser que l'énergie lumineuse existant dans l'incubateur était de :

$$0,055 \text{ g cal/cm}^2/\text{min}$$

Pour obtenir la quantité d'énergie frappant la surface de la mer, on a utilisé les 20 valeurs mesurées à l'aide de la même cellule photoélectrique au cours de la journée du 3 mai 1960. Elles ont permis de construire la courbe de la figure 7 que nous avons divisée en surfaces aisément calculables avec un écart de temps de 3 heures entre chacune d'elles. Cependant, les lectures sont convertibles en g cal/cm²/min selon la formule suivante [STRICKLAND : 22] valable dans le cas où la source lumineuse est la lumière du soleil à laquelle s'ajoute la lumière venant du ciel :

$$\text{g cal/cm}^2/\text{min} = \text{ft. cdl.} \times 6,5 \cdot 10^{-5}$$

Il fut alors trouvé que l'énergie lumineuse moyenne par minute pendant 24 heures était de :

$$0,15 \text{ g cal/cm}^2/\text{min} \text{ (moyenne pour 24 heures)}$$

Cette valeur est en accord avec celle normalement observée sous de telles latitudes [HARVEY : 7].

Si l'on pose que la quantité de C fixée par le phytoplancton est proportionnelle à l'intensité lumineuse c'est-à-dire à la quantité d'énergie fournie, on peut ramener les données *in situ* à des valeurs théoriques correspondant à la même quantité d'énergie que celle libérée dans l'incubateur. On constate alors que les rapports des fixations *vitro/situ* pendant 24 heures varient suivant les données du tableau ci-après.

TABLEAU 6

$\frac{\text{fixation } vitro}{\text{fixation } situ} \text{ avec } \frac{I \text{ vitro}}{I \text{ situ}} = 1$		Profondeurs			
		0 m	25 m	50 m	100 m
Station 24 h		15,94	14,63	8,70	1,61
Station 48 h	1 ^{er} jour	13,96	17,45	8,27	0,90
	2 ^e jour	14,55	10,68	6,03	0,59
Moyennes générales		14,82	14,25	7,67	1,03

En raison de l'égalité des énergies lumineuses, les facteurs du tableau 6 correspondent à l'effet du traitement *in vitro* par rapport au traitement *in situ*.

Il apparaît donc que : pour les échantillons de surface et de 25 m la quantité de C fixée *in vitro* est toujours à peu près égale à 14,5 fois la quantité de C fixée *in situ*; pour ceux de 50 m elle n'est supérieure que de 7,5 fois; pour ceux de 100 m elle est presque égale à celle théoriquement fixée *in situ* avec une énergie égale à celle libérée dans l'incubateur.

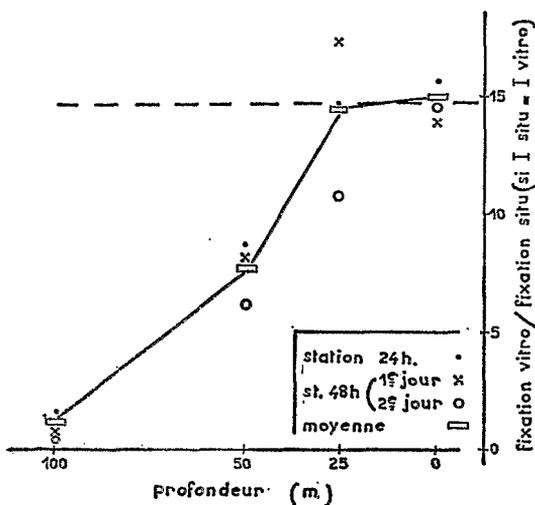


FIG. 6 : Le rapport des fixations de C *in vitro* sur *in situ* en fonction de la profondeur de prélèvement des échantillons et de traitement *in situ* en supposant l'égalité des énergies lumineuses ($I \text{ vitro} = I \text{ situ}$).

Si la fixation de C était toujours un multiple de l'énergie, on devrait trouver le même facteur à toutes les profondeurs. L'examen des chiffres et du graphique de la figure 6 prouve que :

1°/ la production des échantillons 0 et 25 m est un multiple de l'énergie lumineuse comme il a été posé en hypothèse au début de ce paragraphe;

2°/la production des échantillons 50 et 100 m ne répond plus à cette hypothèse. Dans ces deux cas, une très forte augmentation d'énergie ne conduit pas à la même augmentation de la production mais à près de la moitié de celle-ci pour l'eau prélevée à 50 m et à près du 1/10 pour celle de 100 m.

Ces différences dans le taux de production par rapport à l'énergie ne peuvent provenir, toutes choses étant égales par ailleurs, que de la réaction du phytoplancton en face d'un accroissement de l'intensité lumineuse. Ceci n'est certainement pas douteux pour les valeurs intéressant la station 24 h où l'homogénéité des caractéristiques physico-chimiques de l'eau entre 0 et 100 m est totale.

Il s'ensuit que la seule cause de cette variation doit être cherchée dans la physiologie du phytoplancton. Pour des organismes recevant *in situ* entre 0,15 et 0,05 g cal/cm²/min (moy. de 24 h), on peut admettre une proportion multiple entre la fixation de C et l'énergie. Pour ceux recevant *in situ* 0,015 et 0,0015 g cal/cm²/min (moy. de 24 h), la fixation du C et l'énergie lorsque celle-ci passe à 0,05 g cal/cm²/min sont multiples seulement après introduction d'un facteur voisin de 1/2 dans le premier cas et de 1/10 dans le second.

Un phytoplancton tropical vivant dans une eau où seule une faible quantité d'énergie lumineuse pénètre, a donc son activité photosynthétique fortement inhibée s'il est soudain mis en présence d'une forte quantité de lumière; au contraire, un phytoplancton qui reçoit une forte lumière réagit en synthétisant de la matière organique suivant un facteur multiple de l'intensité qu'il reçoit, du moins entre les limites de 0,05 et 0,15 g cal/cm²/min qui furent celles des expériences ici décrites.

Ces observations sont capitales pour apprécier la signification des taux de productivité obtenus après traitement *in vitro*. Ceux-ci sont représentés pour chaque profondeur dans le graphique inférieur de la figure 7 où il est tenu compte de la seule station 24 h (les données des deux cycles de la station 48 h ne font que répéter celles du cycle de la station 24 h). Le graphique supérieur est la représentation de la variation simultanée de l'énergie *in situ* avec le temps, énergie qui fut mesurée dans l'air et calculée dans l'eau en posant que la couche euphotique était limitée inférieurement par l'isobathe de 100 m.

Dans le cas des échantillons prélevés à 100 m, on constate que l'énergie *in situ* a toujours été voisine de zéro sauf à la station proche de 1430 heure. La présence à cette heure-ci d'une faible quantité d'énergie a suffi pour que l'inhibition de l'activité photosynthétique, par le passage

subit du phytoplancton sous l'action de l'énergie *in vitro* de 0,05 g cal/cm²/min, soit moindre qu'aux autres prélèvements; le mg C/h/m³ *in vitro* est en effet légèrement plus élevé.

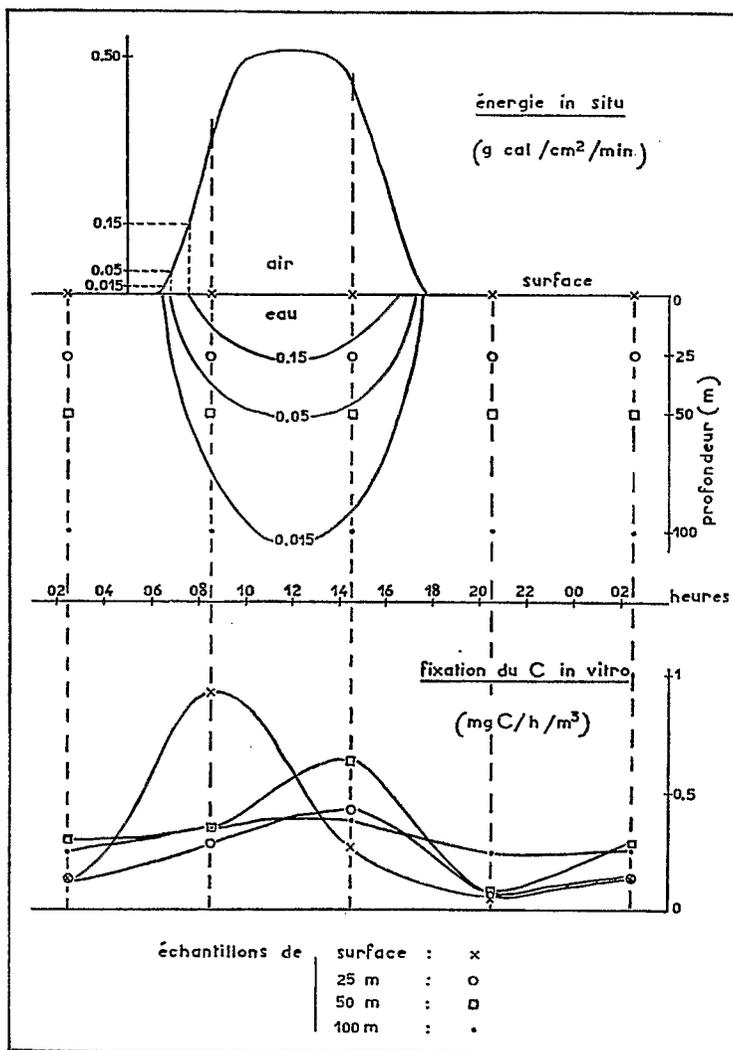


FIG. 7 : Variations, en fonction de l'heure, de l'énergie lumineuse *in situ* (mesurée dans l'air, calculée dans l'eau) et de la productivité primaire *in vitro* après incubation sous une énergie de 0,05 g cal/cm²/min des échantillons prélevés aux profondeurs mentionnées.

Pour les échantillons de 50 m, l'énergie *in situ* était nulle à 0230 et 2030 heures d'où une forte inhibition *in vitro* et un faible taux de production. Ceci se vérifie sur le graphique des fixations de C, avec cependant une légère anomalie à la station de 2030 heure (mais qui, étant donné la faible valeur du mg C/h/m^3 , reste de l'ordre de grandeur des erreurs admissibles). A 0830 heure, l'énergie *in situ* était en pleine période d'accroissement et encore nettement inférieure à $0,05 \text{ g cal/cm}^2/\text{min}$, celle à laquelle l'échantillon a soudain été soumis *in vitro*; son mg C/h/m^3 a donc relativement peu augmenté en raison de l'inhibition apparue. A 1430 heure, l'énergie *in situ*, après une longue période de stabilité relative, était voisine de celle *in vitro*. L'absence d'une phase d'inhibition explique la forte valeur correspondante de la productivité *in vitro*.

Les échantillons de 25 m et de la surface n'ont pas reçu de lumière *in situ* aux stations de 0230 et 2030 heures d'où leur faible mg C/h/m^3 par suite d'une importante inhibition consécutive à leur forte illumination *in vitro*.

A 25 m, l'augmentation très rapide de l'énergie *in situ* jusqu'à plus de $0,05 \text{ g cal/cm}^2/\text{min}$ dans la période précédant immédiatement le prélèvement à 0830 fait supposer que l'activité photosynthétique du phytoplancton en place était en partie inhibée, contrairement aux caractéristiques de l'échantillon prélevé à 1430 heure après une longue période où la quantité d'énergie était restée stable. Cette différence expliquerait que le mg C/h/m^3 sous $0,05 \text{ g cal/cm}^2/\text{min}$ *in vitro* soit plus élevé à 1430 qu'à 0830 heures.

En surface, l'échantillon prélevé à 0830 heure était soumis à une énergie lumineuse *in situ* supérieure à $0,05 \text{ g cal/cm}^2/\text{min}$ depuis déjà près de deux heures. Le phytoplancton se trouvait donc dans des conditions optima d'activité photosynthétique dès qu'il fut soumis à cette même énergie *in vitro*; d'où la très forte valeur relative du mg C/h/m^3 . A 1430 heure, le même plancton n'a pas fixé de C dans une proportion voisine parce qu'une forte inhibition de son activité est intervenue *in situ* pendant une longue période précédant la récolte sous l'action d'une énergie solaire très importante, inhibition naturelle qui a considérablement réduit le mg C/h/m^3 malgré le retour à l'intensité moyenne *in vitro*.

Tout se passe donc comme si l'activité photosynthétique d'un phytoplancton donné était certes sous la dépendance de la quantité d'énergie lumineuse qu'il reçoit mais aussi — et probablement surtout — contrôlée par la variation de la quantité d'énergie dans la période de temps précédant immédiatement l'étude de cette activité. Si le taux de production est relié à la valeur absolue de l'énergie à un temps donné, il dépend aussi, et dans une large mesure, de la dérivée de l'énergie.

Remarquons encore que l'inhibition de cette même activité peut se présenter sous deux aspects différents. Dans le cas où l'intensité de l'énergie lumineuse est faible, elle correspond seulement à une phase d'ajustement des organismes à une énergie qui s'accroît trop vite pour que leur état physiologique se transforme à la même vitesse. Dans le cas où la valeur absolue de l'énergie dépasse $0,16 \text{ g cal/cm}^2/\text{min}$ il a

été montré [JENKIN : 8; STEEMANN NIELSEN : 19, 20, 21; RYTHER : 16, 17] que la courbe de réponse du phytoplancton n'est plus du type précédent: les organismes deviennent incapables de profiter de l'énergie qui leur est distribuée et, au contraire, se défendent grâce à un mécanisme physiologique contre une intensité énergétique trop forte dont le rôle sur les plantes est néfaste et non plus bénéfique.

Il faut pourtant remarquer que les valeurs de la production primaire *in situ* pendant 24 heures ne laissent jamais apparaître le phénomène d'inhibition superficiel dû à une trop forte intensité d'illumination en surface. Ce phénomène existe cependant puisqu'il est décelable dans la réduction du mg C/h/m³ *in vitro* des échantillons de surface prélevés à 1400 heure par rapport à ceux récoltés à 0800 heure.

On peut admettre que, dans la masse d'eau tropicale étudiée, le phytoplancton est capable de réagir activement à une énergie de valeur absolue plus élevée que les 0,16 g cal/cm²/min normalement cités. En effet, si tel était le cas, la zone d'inhibition serait très importante en durée et en profondeur (voir figure 7, graphique supérieur) et il serait impossible à la production superficielle *in situ* d'être supérieure à celle de 25 m. Au contraire, si on admet que le seuil à partir duquel l'activité du phytoplancton est inhibée doit être reporté à une valeur absolue plus élevée de l'énergie lumineuse, on conçoit que la production de surface proportionnelle à l'énergie puisse atteindre une valeur beaucoup plus élevée qu'à 25 m malgré une phase d'inhibition autour de midi.

On peut d'ailleurs remarquer que ce transport du seuil d'inhibition est l'indice d'une population phytoplanctonique dominée par des organismes préadaptés aux intensités de l'illumination tropicale [RYTHER et MENZEL : 17]. C'est ainsi que RYTHER [16] a montré que la croissance optima des Dinoflagellés se faisait entre 0,15 et 0,21 g cal/cm²/min par opposition à celle des Diatomées qui se produit dans l'intervalle 0,06 — 0,15 g cal/cm²/min. Or les quelques examens de phytoplancton qui ont été entrepris dans les eaux autour de la Nouvelle-Calédonie ont fait apparaître une dominance considérable des Dinoflagellés sur les Diatomées [DESROSIERES, communication personnelle] comme il est de règle d'ailleurs dans le phytoplancton des mers chaudes.

ANNEXE

La représentation du cycle diurne de la production primaire par la formule citée ci-dessus : $\log P = a + b \cos \omega t_2$ peut être utilisée pour corriger les données obtenues au cours d'une croisière et les ramener toutes à une heure identique de prélèvement de manière à permettre une comparaison générale des valeurs.

Nous allons procéder ci-dessous, à titre d'exemple provisoire, au traitement des résultats de la croisière « Dillon » effectuée par le navire de recherche de l'Institut français d'Océanie, *Orsom III*, au cours de mai 1960 dans la Mer de Corail entre la Nouvelle-Calédonie, les îles Salomon et les Nouvelles-Hébrides.

Les données brutes sont celles du tableau A où P est égal à 100 fois le mg C/h/m³ fourni par un échantillon superficiel après passage en incubateur pendant une période toujours proche de 4 heures.

TABLEAU A

Cycle de 24 heures	Numéro d'ordre du cycle	P et t_2 ($t_2 = t_1 + 3$) utilisés dans l'expression $\log P = a + b \cos \omega t_2$								b de la régression du cycle
		t_1	P	t_1	P	t_1	P	t_1	P	
11 et 12/5/60	I	1950	5,9	0155	7,0	0815	26,0	1400	18,2	0,36
12 et 13/5/60	II	1955	4,9	0200	5,0	0800	33,3	1400	17,5	0,47
13 et 14/5/60	III	1945	4,9	0200	11,5	0800	27,3	1400	25,2	0,41
14 et 15/5/60	IV	1950	6,2	0200	18,5	0800	31,3	1400	29,5	0,37
15 et 16/5/60	V	2000	6,3	0200	15,2	0800	26,6	1400	25,5	0,33
16 et 17/5/60	VI	1955	4,3	0200	19,8	0805	38,2	1410	51,0	0,51
17 et 18/5/60	VII	2000	3,0	0200	13,5	0805	48,6	1400	18,5	0,60
18 puis 22/5/60	VIII	2000	5,0	0200	9,0	0800	25,6	1400	17,4	0,44
22 et 23/5/60	IX	2000	4,8	0205	10,1	0800	68,2	1400	34,4	0,63
23 et 24/5/60	X	2000	4,8	0200	11,2	0800	29,1	1400	18,2	0,40
24 et 25/5/60	XI	2000	5,0	0200	9,0	0800	25,6	1405	17,4	0,36
25 et 26/5/60	XII	2000	2,5	0200	10,5	0800	30,3	1400	49,9	0,61
26 et 27/5/60	XIII	2000	6,4	0200	35,3	0800	48,2	1400	44,7	0,44
27 et 28/5/60	XIV	2000	2,5	0200	30,7	0800	58,7	1400	35,6	0,67

Les b des régressions de chaque cycle permettent déjà un groupement des cycles suivant deux types, comme le ferait d'ailleurs l'examen d'un graphique où seraient portées sur papier arithmétique les valeurs de P en ordonnées et celles de t_1 (heure locale de prélèvement) en abscisses.

Le « groupement 1 » comprend des b de valeur inférieure à 0,50 en opposition avec le « groupement II » dont tous les b sont supérieurs à 0,60. Seront mis à part le cycle VI avec un b égal à 0,51 et le cycle XIII qui, bien que possédant un b égal à 0,44, correspond à des mesures effectuées par ciel totalement chargé de cumulus noirs avec averses presque continues au passage d'une dépression tropicale. Nous avons donc à comparer les b :

- 1° — à l'intérieur du « groupement 1 » : cycles I, II, III, IV, V, VIII, X, XI;
- 2° — entre le « groupement 1 » et les cycles VI et XIII;
- 3° — à l'intérieur du « groupement II ».

Cette comparaison a été effectuée par analyse de covariance; les résultats, au niveau de probabilité 0,05, sont exposés dans le tableau C à la fin de ce paragraphe.

On constate que :

1°) à l'intérieur du « groupement 1 », les b ne sont pas significativement différents puisqu'aucune différence statistiquement significative n'apparaît entre les régressions ($F = 0,57$ pour 14 et 16 degrés de liberté);

2°) entre le « groupement 1 » et les cycles VI et XIII, il n'y a pas de différence significative entre les b ($F = 0,50$ pour 2 et 34 degrés de liberté). Celle-ci existe entre les moyennes mais ne nous intéresse pas dans la discussion présente. Il nous est donc possible d'adjoindre les cycles VI et XIII au « groupement 1 »; ce nouveau groupe sera appelé « groupement I »;

3°) à l'intérieur du « groupement II », on se trouve dans les mêmes conditions qu'à l'intérieur du « groupement 1 » ($F = 0,10$ pour 6 et 8 degrés de liberté).

Finalement, on a donc deux ensembles, les groupements I et II, dont les b calculés peuvent être appliqués à tous les cycles qu'ils comprennent.

Il reste à tester la différence des b entre ces groupements. La dernière partie du tableau C prouve que cette différence est très significative ($F = 5,77$ pour 1 et 52 degrés de liberté). En conséquence, on est en droit de dire qu'au niveau de probabilité 0,05, il existe au cours de « Dillon » 2 types de cycles diurnes caractérisés pas :

1°/ $b = 0,41$ pour les cycles du « groupement I »,

2°/ $b = 0,63$ pour les cycles du « groupement II ».

En utilisant ces deux valeurs de b pour chacun des cycles correspondant et en reprenant les données P et $t1$ obtenues à chaque station de la croisière, on peut calculer chacune des valeurs a de l'expression $\log P = a + b \cos \omega t2$. Pour comparer les résultats fournis par les stations, il suffit de choisir une heure locale identique de prélèvement; le plus simple est de poser $t1 = 0300$ ou 1500 heure locale ce qui, par hypothèse, conduit à une valeur nulle de $\cos \omega t2$. L'expression devient alors $\log P = a$ d'où l'on tire $Pc = \text{antilog } a$, qui est égal à 100 fois le mg C/h/m^3 qui aurait été fixé par l'échantillon s'il avait été prélevé à 0300 ou 1500 heure locale.

Le tableau B ci-dessous présente les résultats obtenus par cette méthode de traitement à partir des données brutes du tableau A.

TABLEAU B

Dates des 4 stations de chaque cycle	mg C/h/m ³ corrigé			
	2000	0200	0800	1400
11 et 12/5/60	0,145	0,091	0,103	0,143
12 et 13/5/60	0,121	0,064	0,134	0,137
13 et 14/5/60	0,120	0,147	0,110	0,197
14 et 15/5/60	0,153	0,236	0,126	0,231
15 et 16/5/60	0,157	0,194	0,107	0,200
16 et 17/5/60	0,107	0,253	0,153	0,416
17 et 18/5/60	0,122	0,197	0,119	0,127
18 puis 22/5/60	0,120	0,116	0,114	0,265
22 et 23/5/60	0,195	0,143	0,168	0,236
23 et 24/5/60	0,120	0,143	0,117	0,143
24 et 25/5/60	0,125	0,115	0,103	0,139
25 et 26/5/60	0,102	0,153	0,075	0,343
26 et 27/5/60	0,159	0,451	0,194	0,350
27 et 28/5/60	0,102	0,447	0,145	0,245

N.B. : Les indications horaires en tête des colonnes ne sont qu'approchées.

On peut observer que, si la moyenne générale des mg C/h /m³ directement observés lors de la croisière était de :

$$M_1 = 0,216 \text{ avec } \sigma_1 = 0,160$$

celle des mg C/h /m³ présentés dans le tableau B est de :

$$M_2 = 0,170 \text{ avec } \sigma_2 = 0,086.$$

Autrement dit, les valeurs du tableau B ont deux fois plus de chances d'être exactes que celles du tableau A.

Cependant, on constate que les moyennes partielles des mg C/h /m³ dans les quatre colonnes du tableau B sont :

$$m_a = 0,132 \text{ à } 2000 \text{ heure} \qquad m_b = 0,196 \text{ à } 0200$$

$$m_c = 0,126 \text{ à } 0800 \text{ heure} \qquad m_d = 0,227 \text{ à } 1400.$$

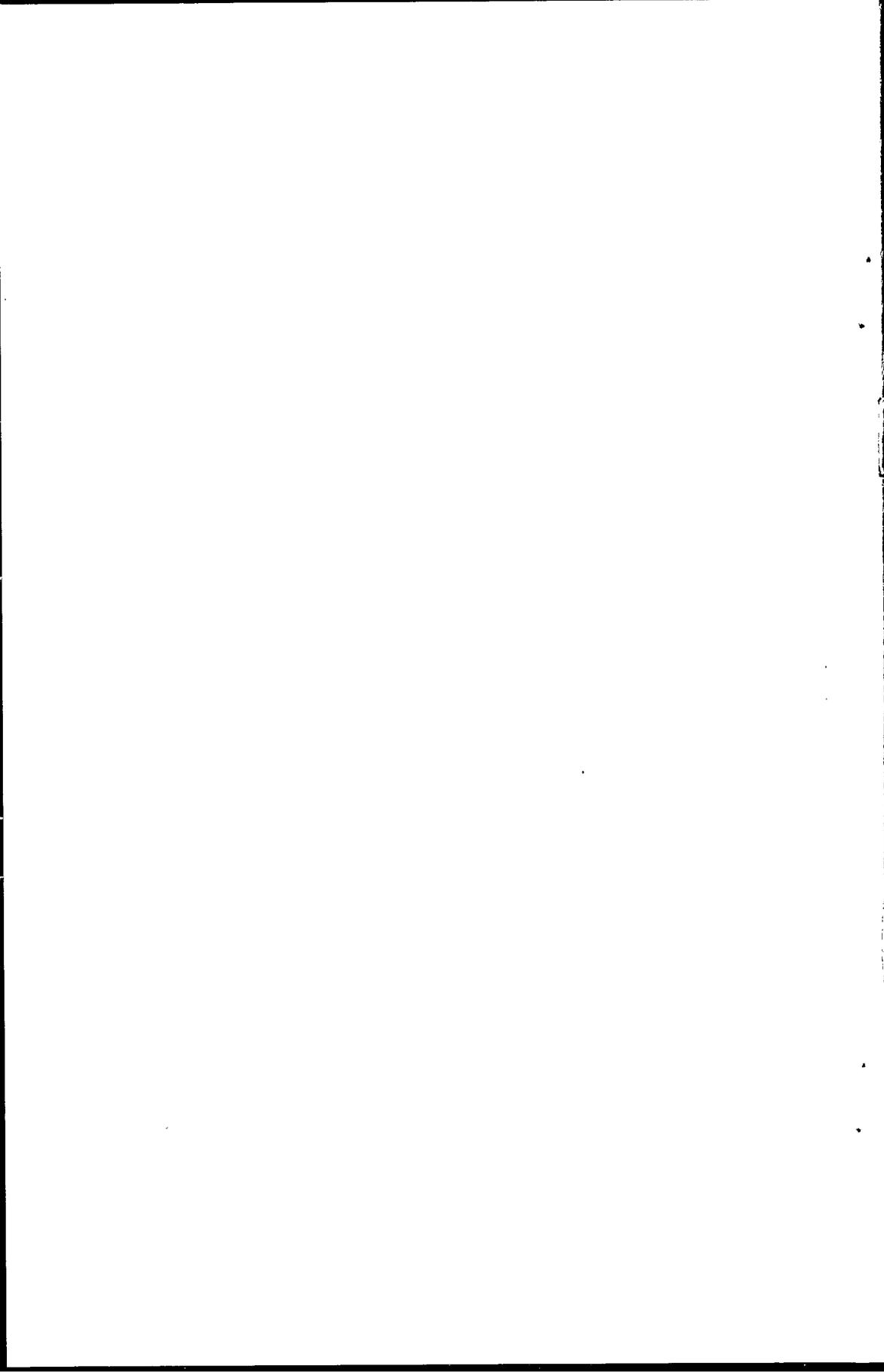
La dispersion de ces quatre valeurs par rapport à la droite théorique qui devrait les relier suggère fortement que le choix de t_1 pour $\cos \omega t_2 = 0$ est erroné.

Pour conclure, on peut donc préciser que l'emploi de la formule $\log P = a + b \cos \omega t_2$, avec $\cos \omega t_2 = 0$ à t_1 de 0300 et 1500 heures locales, dans la correction des valeurs de productivité primaire obtenues au cours d'une croisière s'est révélé conduire à des résultats significativement supérieurs aux données brutes, du moins dans les conditions de travail où nous avons opéré. Pourtant, il devient indispensable de définir avec plus de rigueur la valeur de t_1 pour que $\cos \omega t_2$ soit réellement nul.

TABLEAU C

Comparaison des cycles diurnes de la productivité primaire observés au cours de "Dillon"
(par analyse de covariance)

Origine des variations	Degrés de liberté	Sommes des carrés	Variances	F
<i>Les 8 cycles du groupement 1</i>				
Déviations depuis la régression totale : ΣS	30	0,5388		
Déviations depuis les régressions individuelles : S_1	16	0,3596	0,0225	
Différence entre les groupes : $S_2 + S_3 + S_4$	14	0,1792	0,0128	$\frac{0,0128}{0,0225} = 0,57$: non significatif
Différence entre les coefficients de régression : S_2	7	0,0314	0,0045	
Différence entre les moyennes ajustées : $S_3 + S_4$	7	0,1478	0,0211	
Déviations depuis la régression moyenne entre les groupes : $S_1 + S_2$	23	0,3910	0,0170	
<i>Groupement I : groupement 1 + les 2 cycles éliminés</i>				
Déviations depuis la régression totale : ΣS	38	1,2468		$\frac{0,0994}{0,0250} = 3,98$: significatif
Déviations depuis les régressions individuelles : S_1	34	0,8492	0,0250	
Différence entre les groupes : $S_2 + S_3 + S_4$	4	0,3976	0,0994	$\frac{0,0125}{0,0250} = 0,50$: non significatif
Différence entre les coefficients de régression : S_2	2	0,0249	0,0125	
Différence entre les moyennes ajustées : $S_3 + S_4$	2	0,3727	0,1864	$\frac{0,1864}{0,0243} = 7,67$: très significatif
Déviations depuis la régression moyenne entre les groupes : $S_1 + S_2$	36	0,8741	0,0243	
<i>Groupement II : 4 cycles</i>				
Déviations depuis la régression totale : ΣS	14	1,1813		
Déviations depuis les régressions individuelles : S_1	8	1,0972	0,1372	
Différence entre les groupes : $S_2 + S_3 + S_4$	6	0,0841	0,0140	$\frac{0,0140}{0,1372} = 0,10$: non significatif
Différence entre les coefficients de régression : S_2	3	0,0058	0,0019	
Différence entre les moyennes ajustées : $S_3 + S_4$	3	0,0783	0,0261	
Déviations depuis la régression moyenne entre les groupes : $S_1 + S_2$	11	1,1030	0,1003	
<i>Groupement I et groupement II</i>				
Déviations depuis la régression totale : ΣS	54	2,7112		$\frac{0,1417}{0,0467} = 3,03$: à peine significatif
Déviations depuis les régressions individuelles : S_1	52	2,4278	0,0467	
Différence entre les groupes : $S_2 + S_3 + S_4$	2	0,2834	0,1417	
Différence entre les coefficients de régression : S_2	1	0,2694	0,2694	$\frac{0,2694}{0,0467} = 5,77$: très significatif
Différence entre les moyennes ajustées : $S_3 + S_4$	1	0,0140	0,0140	
Déviations depuis la régression moyenne entre les groupes : $S_1 + S_2$	53	2,6972	0,0509	$\frac{0,0140}{0,0509} = 0,28$: non significatif



RÉSUMÉ

La teneur en pigments planctoniques (méthode colorimétrique), le taux de fixation du CO_2 (méthode au C 14), la pénétration de la lumière (méthode au disque de Secchi), l'intensité de l'énergie lumineuse arrivant à la surface de la mer et les caractéristiques physico-chimiques de l'eau (température, salinité, oxygène dissous, phosphates) ont été mesurés en cinq occasions les 9 et 10 juin 1959 (station 24 h) et en neuf les 2, 3 et 4 mai 1960 (stations 48 h) au sud-ouest de la Nouvelle-Calédonie par 22°30' S et 166°20' E.

Une variation cyclique régulière et diurne a été notée dans les valeurs de la productivité primaire après traitement *in vitro* correspondant à un cycle inverse des teneurs en chlorophylle *a*. Ces cycles pourraient être causés par une pulsation du rythme physiologique du phytoplancton.

Les moyennes pour 24 heures de la productivité *in vitro* et de la concentration en chlorophylle *a* semblent varier au contraire dans le même sens. La productivité par mg/m^3 de chlorophylle *a* en fonction des conditions physico-chimiques de l'eau pourrait être un indice permettant de préciser le stade de développement du phytoplancton.

La formule $\log P = a + b \cos T$ (où P est la productivité *in vitro* $\times 100$ et T est égal à : $(360/24) \times (\text{heure locale de prélèvement} + 3)$) permet d'utiliser une valeur de P provenant d'un échantillon récolté à n'importe quel moment du cycle diurne sous réserve d'admettre que celui-ci est une fonction sinusoïdale de l'heure; ceci est vérifié par les données recueillies lorsqu'on pose $\cos T = 0$ à 0300 et 1500 heures locales.

La comparaison entre le rapport des fixations du carbone *in vitro/in situ* et le logarithme du rapport des pourcentages d'énergie lumineuse montre que le phytoplancton est très sensible aux variations physiques du milieu; les résultats *in vitro* à partir de prélèvements profonds ne sont donc significatifs que si la tranche d'eau de la surface à la profondeur de prélèvement possède une température homogène.

L'égalité acceptable de la quantité de C fixée *in situ* en surface pendant 24 heures et de la somme de celles fixées par 4 échantillons de surface prélevés toutes les 6 heures pendant la même période de 24 heures puis traités *in vitro* dans l'incubateur ici décrit, permet d'apprécier la production moyenne *in situ* en 24 h de 0 à 100 m en utilisant la somme des valeurs *in vitro* affectées du facteur 0,288. En effet, *in situ* la quantité de carbone fixée a toujours été égale au 1/4 de celle de surface à 25 m, au 1/5 à 50 m et au 1/10 à 100 m.

Ces proportions sont légèrement différentes des proportions correspondantes de l'énergie *in situ*. Il est montré que ces différences doivent être attribuées au phytoplancton, soit que sa quantité ait varié, soit que la qualité des pigments photosynthétiques jouent un rôle dans l'utilisation plus ou moins bonne des quanta d'énergie par les organismes.

Après mesures des quantités d'énergie dans l'incubateur et dans l'eau *in situ*, on constate que les végétaux planctoniques prélevés à la

surface et à 25 m ont utilisé l'énergie *in vitro* pendant 24 heures de manière à peu près identique (fixation *vitro* \approx 14,5 fixation *situ*) tandis que ceux provenant de 50 et 100 m ont fait preuve d'un rendement beaucoup plus faible (fixation *vitro* / fixation *situ* voisin de 7,5 à 25 m et de 1 à 100 m). Il est montré que ces variations sont dues à un changement trop brutal d'intensité lumineuse entre celle existant *in situ* au moment du prélèvement et celle libérée dans l'incubateur. Sans contester la relation existant entre la production primaire et la valeur absolue de l'énergie à un temps donné, il apparaît que la production dépend aussi, dans une large mesure, de la dérivée de l'énergie, une trop grande variation de la quantité d'énergie avec le temps conduisant à une inhibition temporaire de l'activité photosynthétique.

Enfin, l'étude de l'inhibition naturelle existant à la surface de la mer au-delà d'une certaine valeur absolue de l'énergie solaire, suggère que cette valeur doit être plus forte que 0,16 g cal/cm²/min. Il est indiqué que le déplacement de ce seuil vers le haut de l'échelle des énergies rendrait compte de la composition spécifique du phytoplancton subtropical, dont les organismes sont plus aptes à subir sans dommage une forte intensité lumineuse que les végétaux des mers froides ou tempérées.

En annexe, les données « productivité primaire » de la croisière « Dillon » de l'*Orsom III* dans la Mer de Corail en mai 1960 sont traitées, à titre d'exemple, par la formule $\log P = a + b \cos T$ de manière à obtenir des valeurs comparables après disparition de l'effet du cycle diurne. Une analyse de covariance précise que 2 valeurs de b peuvent être retenues au niveau de sécurité 0,05, chacune caractérisant un type de cycle auquel obéit un groupe de données. Les mg C/h/m³ corrigés ont deux fois plus de chance d'être exacts que les données brutes mais la valeur de t_1 correspondant à $\cos \omega t_2 = 0$ demande à être définie avec davantage de précision.

SUMMARY

The concentration of planktonic pigments, the primary production, the light penetration, the intensity of light at the sea surface and the physical and chemical characteristics of the sea water were measured five times the 9th and 10th June 1959 (24 h station) and nine times the 2nd, 3rd and 4th May 1960 (48 h station) in the South West of New Caledonia at 22°30' S — 166°20' E.

There is evidence for a diurnal periodicity of the primary productivity related with an inverse periodicity of the planktonic pigments among which chlorophyll *a*. However, 24-hour means vary in the same direction and the productivity by unit of chlorophyll *a* in relation with the physical properties of the water could be an index for locating the development level of the phytoplankton population.

The formula $\log P = a + b \cos T$ (where $P = \text{mg C/h/m}^3 \times 100$ *in vitro* and $T = (360/24) \times \text{local time of collection plus 3}$) correctly expressed the diurnal variation of the productivity if one chooses $\cos T = 0$ at 0300 and 1500 local times; it could be used for utilisation of any value from a sample collected at any time provided b is known.

For deep samples, the primary productivity is significative only when the physical properties of the water are the same from the surface to the depth since the temperature into the light bath must be the same as the one *in situ*.

With the equipment described, the 24 h surface primary production *in situ* is almost equal to the sum of the values of primary productivity *in vitro* from 4 surface samples collected at 6-hour intervals during the same 24 h period. This sum multiplied by 0.288 is a good approximation of the 24 h primary production *in situ* from 0 to 100 meters if the euphotic zone is 100 meter deep.

In situ, primary production and light energy are not perfectly correlated. This comes from the phytoplankton, either from its quantity or from the quality of the photosynthetic pigments the ability of which to use energy could be variable.

Using his equipment, the author found that the C 14 fixation *in vitro* is equal to the C 14 fixation *in situ* multiplied by 14.5 for the surface and 25 meter samples, 7.5 for the 50 m sample and 1 for the 100 m sample. This is caused by a light inhibition of the photosynthetic ability as soon as phytoplankton changes rapidly from weak energy to strong energy; a discussion follows.

Besides this, there is a natural light inhibition at the sea surface when the light flux becomes too high. It is suggested that the value of this quantity of energy is more than 0.16 g cal/cm²/min and that this higher value could be related with the specific composition of the phytoplankton of warm seas compared to the one of cold or temperate water masses.

Finally, the formula $\log P = a + b \cos T$ is used as an example with the data from « Dillon » cruise of the *Orsom III* in the Coral Sea during May 1960; it is done for obtaining comparable results of primary

productivity without any effect of diurnal cycle. It is shown, by covariance analysis, that two values of b exist, each one being typical of one diurnal cycle. The corrected mg C/h/m^3 have two times more chances to be true than the raw data; but the exact time of collection corresponding with a value of $\cos T$ equal to zero has to be defined with more precision.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 — 1960. — *Orsom III*, compte rendu des croisières de l'année 1959. *O.R.S.T.O.M., I.F.O., Rapp. Cr.*, **3**, pp. 15-16.
- 2 — 1961. — *Orsom III*, compte rendu des croisières de l'année 1960. *O.R.S.T.O.M., I.F.O., Rapp. Cr.*, **4** (en préparation).
- 3 — ANGOT (M.), LEGAND (M.) & ROTSCHI (H.), 1959. — *Orsom III*, croisière « Astrolabe », chimie, productivité, zooplancton. *O.R.S.T.O.M., I.F.O., Rapp. sci.*, **9**, pp. 63-80.
- 4 — ANGOT (M.), LEGAND (M.) & ROTSCHI (H.), 1959. — *Orsom III*, croisière « Boussole »; chimie, productivité, zooplancton. *O.R.S.T.O.M., I.F.O., Rapp. sci.*, **13**, pp. 63-70.
- 5 — ANGOT (M.), ROTSCHI (H.) & DESROSIERES (R.), 1960. — *Orsom III* croisière « Choiseul »; chimie, productivité, phytoplancton qualitatif. *O.R.S.T.O.M., I.F.O., Rapp. sci.*, **16**, pp. 50-87.
- 6 — DOTY (M.S.) & OGURI (M.), 1957. — Evidence for a photosynthetic daily periodicity. *Limnol. and Oceanogr.*, **2**, pp. 37-40.
- 7 — HARVEY (H.W.), 1957. — The chemistry and fertility of sea waters. — Cambridge, University press. VIII-234 p.
- 8 — JENKIN (P.M.), 1937. — Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus excentricus* Ehr. in relation to submarine illumination in the English Channel. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, **22**, pp. 301-343.
- 9 — JITTS (H.R.), 1957. — The C 14 method for measuring CO₂ uptake in marine productivity studies. *C.S.I.R.O., Aust. Div. Fish. Oceanogr., Rep.*, **8**, pp. 1-12.
- 10 — JITTS (H.R.) & CROOKS (A.D.), sous presse. — Preliminary investigations of diurnal variations of the rate of photosynthesis and its relationship to chlorophyll pigments in the Tasman Sea. *C.S.I.R.O., Aust. Div. Fish. Oceanogr.*
- 11 — KING (J.E.) & HIDA (T.S.), 1954. — Variations in zooplankton abundance in Hawaiian waters 1950-1952. *U.S. Fish and Wild. Serv., Sp. Sci. Rep. Fish.*, n° 118.
- 12 — LAMOTTE (M.), 1948. — Introduction à la biologie quantitative; présentation et interprétation statistique des données numériques. — Paris, Masson et C^{ie}. II-370 p.
- 13 — LEGAND (M.), 1958. — Étude sommaire des variations quantitatives diurnes du zooplancton autour de la Nouvelle-Calédonie. *O.R.S.T.O.M., I.F.O., Rapp. sc.*, **6**, pp. 1-42.
- 14 — RICHARDS (F.A.) & THOMPSON (T.G.), 1952. — The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II. *J. Mar. Res.*, **11**, pp. 156-172.
- 15 — RODHE (W.), VOLLENWEIDER (R.A.) & NAUWERCK (A.), 1958. — The primary production and standing crop of phytoplankton. *In* : Perspectives in marine biology, edited by A.A. Buzzati-Traverso. — Berkeley, Los Angeles, University of California press. XVI-621 p.

- 16 — RYTHER (J.H.), 1956. — Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnol. and Oceanogr.*, **1**, pp. 61-70.
 - 17 — RYTHER (J.H.) & MENZEL (D.W.), 1959. — Light adaptation by marine phytoplankton. *Limnol. and Oceanogr.*, **4**, pp. 492-497.
 - 18 — SHIMADA (B.M.), 1958. — Diurnal fluctuation in photosynthetic rate and chlorophyll *a* content of phytoplankton from Eastern Pacific waters. *Limnol. and Oceanogr.*, **3**, pp. 336-339.
 - 19 — STEEMANN NIELSEN (E.), 1958. — Light and the organic production in the sea. *Rapp. Cons. Explor. Mer*, **144**, pp. 141-148.
 - 20 — STEEMANN NIELSEN (E.) & AABYE JENSEN (E.), 1957. — Primary oceanic production; the autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea Rep.*, **1**, pp. 49-136.
 - 21 — STEEMANN NIELSEN (E.) & HANSEN (V.K.), 1959. — Light adaptation in marine phytoplankton populations and its interrelation with temperature. *Physiol. Plant.*, **12**, pp. 353-370.
 - 22 — STRICKLAND (J.D.H.), 1958. — Solar radiation penetrating the ocean; a review of requirements, data and methods of measurement, with particular reference to photosynthetic productivity. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **15**, pp. 453-493.
 - 23 — SVERDRUP (H.U.), JOHNSON (M.W.) & FLEMING (R.H.), 1946. — The oceans; their physics, chemistry and general biology. — New York, Prentice Hall. 1807 p.
 - 24 — WRIGHT (J.C.), 1959. — Limnology of Canyon Ferry Reservoir. II : phytoplankton standing crop and primary production. *Limnol. and Oceanogr.*, **4**, pp. 235-245.
 - 25 — YENTSCH (C.S.) & RYTHER (J.H.), 1957. — Short-term variations in phytoplankton chlorophyll and their significance. *Limnol. and Oceanogr.*, **2**, pp. 140-142.
-