

Fonds Documentaire IRD

Cote : B\* 123168

Ex : Unique

## Dynamique du phytoplancton et matière organique particulaire dans la zone euphotique de l'Atlantique Equatorial

A. Herbland\* et A. Le Bouteiller\*

Antenne ORSTOM, Centre Océanologique de Bretagne; B.P. 337, F-29273 Brest Cedex, France

### Abstract

#### *Phytoplankton Dynamics and Particulate Organic Matter in the Euphotic Zone of the Equatorial Atlantic Ocean*

At two fixed stations in the Equatorial Atlantic Ocean ( $0^{\circ}$ – $4^{\circ}$  W), the physical, chemical and biological properties of the euphotic layer were determined for 14 d (Station A: 5–18 February, 1979) and 13 d (Station B: 20 October–7 November, 1979), respectively. The stability of the water column allowed comparison of 3 different "systems": (i) a well-illuminated and nitrate-depleted mixed layer; (ii) a chlorophyll maximum layer (chl  $a_{max}$ ) in the thermocline which is poorly illuminated (6.3% of surface irradiance); (iii) a well-illuminated but nitrate-rich ( $> 0.9 \mu\text{g-at l}^{-1}$ ) mixed layer. In each layer the particulate organic carbon (COP), nitrogen (NOP) and phosphorus (POP) contents were measured and compared with the phytoplankton biomass. In the chlorophyll maximum layer, the phytoplankton biomass contributed significantly to the total particulate organic matter (between 55 and 75%). In the nitrate-depleted mixed layer, the results varied according to whether the regression technique [ $\text{COP} = f(\text{chl } a)$ ] was used, or the chl  $a$  synthesis during the incubation of the samples. With the former technique, the phytoplankton carbon ( $C_p$ ) content appeared minimal, because the  $y$  intercept, computed using all the data of the water column, was probably overestimated for this layer. POP would be more associated with living protoplasm than with carbon and nitrogen in the three layers. In the chlorophyll  $a$  maximum layer it constitutes a valuable detritus-free biomass measurement, since 80% of the POP consist of phytoplankton phosphorus. The assimilation numbers ( $\text{NA} = \mu\text{g C } \mu\text{g chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) were high in all three layers, but the highest values were recorded in the nitrate-depleted mixed layer ( $\text{NA} = 15 \mu\text{g C } \mu\text{g chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$ ). In the

chlorophyll maximum layer, light would be a limiting factor during incubation: between  $10^{23}$  and  $8.10^{24}$  quanta  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$  NA and light are positively correlated independent of nitrate concentration. The growth rates of phytoplankton ( $\mu$ ) were estimated and compared to the maximum expected growth rate. Our main conclusion was that despite very low biomass and nutrient content, the mixed layer was in a highly dynamic state, as evidenced by high rates of phytoplankton growth and short nutrient turnover times (1 d or less for PO- $P_4$  in the mixed layer versus 3 d in the thermocline). The presence of nitrate in the water column allows the development of a higher phytoplankton biomass but does not increase growth rate.

### Introduction

L'étude de la dynamique du phytoplancton en milieu naturel et celle de son rôle dans la distribution et l'évolution de la matière organique particulaire dans les océans se heurte encore à de nombreuses difficultés. Un des points les plus importants est celui de la détermination du carbone phytoplanctonique ( $C_p$ ). Déjà Eppley, en 1968, écrivait: "a rapid, accurate and precise determination of phytoplankton carbon remains one of the principal problems in the study of phytoplankton dynamics in nature"; tout récemment, Redalje et Laws (1981) font le même constat: "At present, there is no reliable or widely accepted method for determining phytoplankton carbon biomass in the oceans or for estimating phytoplankton growth rates".

De la valeur de  $C_p$ , dépend celle de plusieurs paramètres dont l'importance écologique est évidente. Connaissant  $C_p$ , on peut calculer:

(1) le taux de croissance du phytoplancton ( $\mu$ , en unités temps $^{-1}$ ) d'après la relation

$$\mu = (1:C_p) (dC_p:dt), \quad (1)$$

\* Adresse actuelle: Centre de Recherche Océanographique de Dakar-Thiaroye (CRODT), BP 2241, Dakar, Sénégal



010023168

dans laquelle  $dC_p:dt$  est le taux photosynthétique mesuré d'une façon acceptable (quoique actuellement controversée (Peterson, 1980), par la méthode au carbone 14 de Steemann Nielsen (1952). Or les valeurs de  $\mu$ , pour le phytoplancton des eaux oligotrophes, font justement l'objet d'une grande incertitude. Certains auteurs (Sheldon et Sutcliffe, 1978; Goldman *et al.*, 1979) pensent qu'elles sont très élevées, alors que d'autres (Sharp *et al.*, 1980; Perry et Eppley, 1981) au contraire, trouvent de faibles valeurs (Eppley, 1980).

(2) le rapport  $C_p:chl a$  de la population phytoplanctonique peut être également calculé si l'on connaît  $C_p$ . D'après de nombreux travaux sur des cultures, on sait que ce rapport est extrêmement variable en fonction du groupe systématique (Chan, 1980), des conditions nutritives (Bannister et Laws, 1980; Goldman, 1980), de l'éclairement (Bannister et Laws, 1980) de l'état de maturité de la population (Banse, 1977), etc.

(3) Enfin, si le carbone organique particulaire (COP) est mesuré de façon simultanée, il devient possible d'estimer la part du phytoplancton dans la matière organique particulaire (MOP) en termes de carbone: le même raisonnement peut s'appliquer à l'azote et au phosphore. Pour l'instant, si l'on suppose que la majorité de la MOP dans l'océan est composée de débris (Eppley *et al.*, 1977), la relation plancton-détritus dans les eaux superficielles de l'Atlantique tropical a fait l'objet de peu d'études.

On voit donc tout l'intérêt qu'il y a à estimer  $C_p$  si l'on veut comprendre le rôle du phytoplancton marin dans les cycles biogéochimiques du carbone au niveau planétaire. De plus, contrairement au milieu côtier, la MOP des eaux du large est principalement composée de matériel autochtone. L'influence du fond (relations eau-sédiments) et les apports terrigènes peuvent être négligés. Le rôle du phytoplancton, donc de  $C_p$ , s'en trouve encore accru.

En outre, l'Atlantique tropical offre la particularité (partout en saison chaude et en dehors des zones d'upwelling en saison froide) de présenter une certaine monotonie, comme c'est le cas dans les océans centraux oligotrophes (Central gyres du Pacifique Nord et Mer des Sargasses dans l'Atlantique Nord). Schématiquement, la zone euphotique se décompose en deux couches (Dugdale, 1967): (1) Une couche homogène, chaude, saturée en oxygène, contenant très peu de sels nutritifs et peu de chlorophylle, dont l'épaisseur varie peu d'un jour à l'autre; (2) la zone du maximum de chlorophylle, situé plus ou moins haut dans la thermocline, le plus souvent à la profondeur de la nitracline à un niveau d'éclairement relativement faible. C'est la «situation tropicale typique» (STT) décrite par Herbland et Voituriez (1979).

Une telle structure relativement stable dans le temps et dans l'espace à l'échelle des mesures faites par un navire, est particulièrement favorable pour réaliser des points fixes de longue durée. Les valeurs moyennes, obtenues avec une bonne précision (faibles écart-types) ont une meilleure signification écologique que lorsque le milieu varie davantage.

Enfin, les résultats observés à l'équateur dans un système comportant une couche homogène sans nitrate et un maximum de chlorophylle peuvent être transposés à d'autres régions ayant la même structure physico-chimique.

Dans cet article, on compare la distribution et la composition élémentaire de la MOP en relation avec l'abondance et l'activité du phytoplancton à l'Equateur dans l'Atlantique. Grâce à la stabilité mentionnée plus haut, nous avons pu isoler trois «systèmes» aux caractéristiques différentes que nous avons étudiés au cours de deux points fixes de longue durée: (1) une couche homogène sans nitrate et bien éclairée; (2) un maximum de chlorophylle thermocline peu éclairé; et (3) une couche homogène bien éclairée mais contenant du nitrate ( $0.5 < NO_3 \mu g-at l^{-1} < 2$ ).

Nous donnons des éléments de réponse aux questions suivantes: Quelle est la valeur du carbone phytoplanctonique et quelle est la part du phytoplancton dans le carbone total? Dans quelle mesure cette part est-elle influencée par la concentration en sels nutritifs, par l'intensité de l'éclairement et la stabilité? Quelles sont les valeurs des taux de croissance du phytoplancton (estimés par deux méthodes), dans les couches homogènes et dans les maxima de chlorophylle? On discutera de la validité de ces différentes méthodes.

La principale conclusion est la suivante: en dépit de très faibles biomasses et de très faibles concentrations en sels nutritifs, la couche homogène serait dans un état d'équilibre dynamique, caractérisé par des taux de croissance élevés du phytoplancton et des temps de turnover très courts (1 d ou moins pour le phosphate). La présence de nitrate dans la colonne d'eau permet le développement d'une biomasse plus grande mais apparemment pas l'augmentation des taux de croissance.

## Matériel et Méthodes

Les données ont été recueillies en deux stations fixes de 14 et 13 d, respectivement, dans l'Atlantique Equatorial (latitude = 0°, longitude = 4°W). La première (station A) du 5 au 18 février 1979 et la seconde (station B) du 20 octobre au 1er novembre 1979.

Les méthodes de prélèvement et d'analyses ont été décrites en détail ailleurs (Herbland et Le Bouteiller, 1981). Nous rappellerons les points de méthodologie suivants: les prélèvements pour l'analyse de la matière organique particulaire, des sels nutritifs, de la chlorophylle et pour la mise en incubation avaient lieu chaque matin avant le lever du jour; ils étaient très rapprochés sur la verticale (5 à 10 m d'écart au maximum) afin de détecter au mieux les gradients et les positions des maxima.

Un profil de pénétration de la lumière a été réalisé chaque jour à 13 h, avec un quanta-mètre ( $\lambda$ ). L'insolation était également mesurée en permanence avec un pyranomètre Eppley monté sur une table à cardan, disposée sur le toit du navire.

La mesure de production primaire a été réalisée par la méthode *in situ*, au carbone 14 (Steemann Nielsen, 1952) dans les flacons de verre (300 ml) et stériles. Les incubations ont duré 11 h en moyenne (du matin au soir) et la filtration (< 100 mm Hg) a eu lieu dès la fin de l'incubation, sous un faible éclaircissement; les filtres ont été rincés à l'eau de mer filtrée, mais cette précaution ne suffit pas à supprimer entièrement la radioactivité résiduelle du filtre (Lean et Burnison, 1979). Pour cette raison, à chaque station, nous avons réalisé 2 témoins qui étaient filtrés immédiatement après l'inoculation en  $^{14}\text{CO}_2$ . La valeur obtenue sur ces témoins a été soustraite à celle des échantillons. La quantité de radioactivité introduite a été mesurée à chaque station sur 2 ou 3 échantillons par la méthode d'Herbland (1977).

De façon strictement identique, nous avons mesuré l'assimilation des phosphates ( $^{32}\text{PO}_4\text{-P}$ ) dans la couche euphotique. Mais, étant donné l'incertitude de la mesure de la concentration du  $\text{PO}_4\text{-P}$  dans la couche homogène, nous ne sommes pas en mesure d'exprimer, au moins pour cette couche, les données d'assimilation de phosphore par unité de volume et unité de temps ( $\Delta P = \mu\text{g l}^{-1} \text{h}^{-1}$ ). Aussi, avons-nous seulement calculé le taux de renouvellement de  $\text{PO}_4\text{-P}$  dans l'eau, qui, lui, ne fait pas intervenir dans le calcul, la concentration en phosphate.

Lors de la station B, la chlorophylle *a* a été systématiquement mesurée à la fin des incubations *in situ*, dans les flacons servant à mesurer l'assimilation du nitrate (méthode par  $\text{N}^{15}$ ).

## Résultats

Bien que les deux points fixes, espacés de 8 mois, aient été réalisés au même endroit, avec des conditions hydrologiques semblables, nous avons préféré comparer successivement les caractéristiques de la couche homogène (CH) de la station A avec celles du maximum de chlorophylle de la même station, puis les caractéristiques de la CH sans nitrate de la station B avec celles de la CH avec nitrate de cette même station B. Les points communs et les différences seront abordés dans la «Discussion».

### Station A: février 1979

La situation moyenne sur 14 d est représentée dans la Fig. 1. Il apparaît nettement 2 couches au travers des profils des éléments particuliers: la couche homogène, CH (0 à 20 m) où les teneurs sont constantes et faibles et le

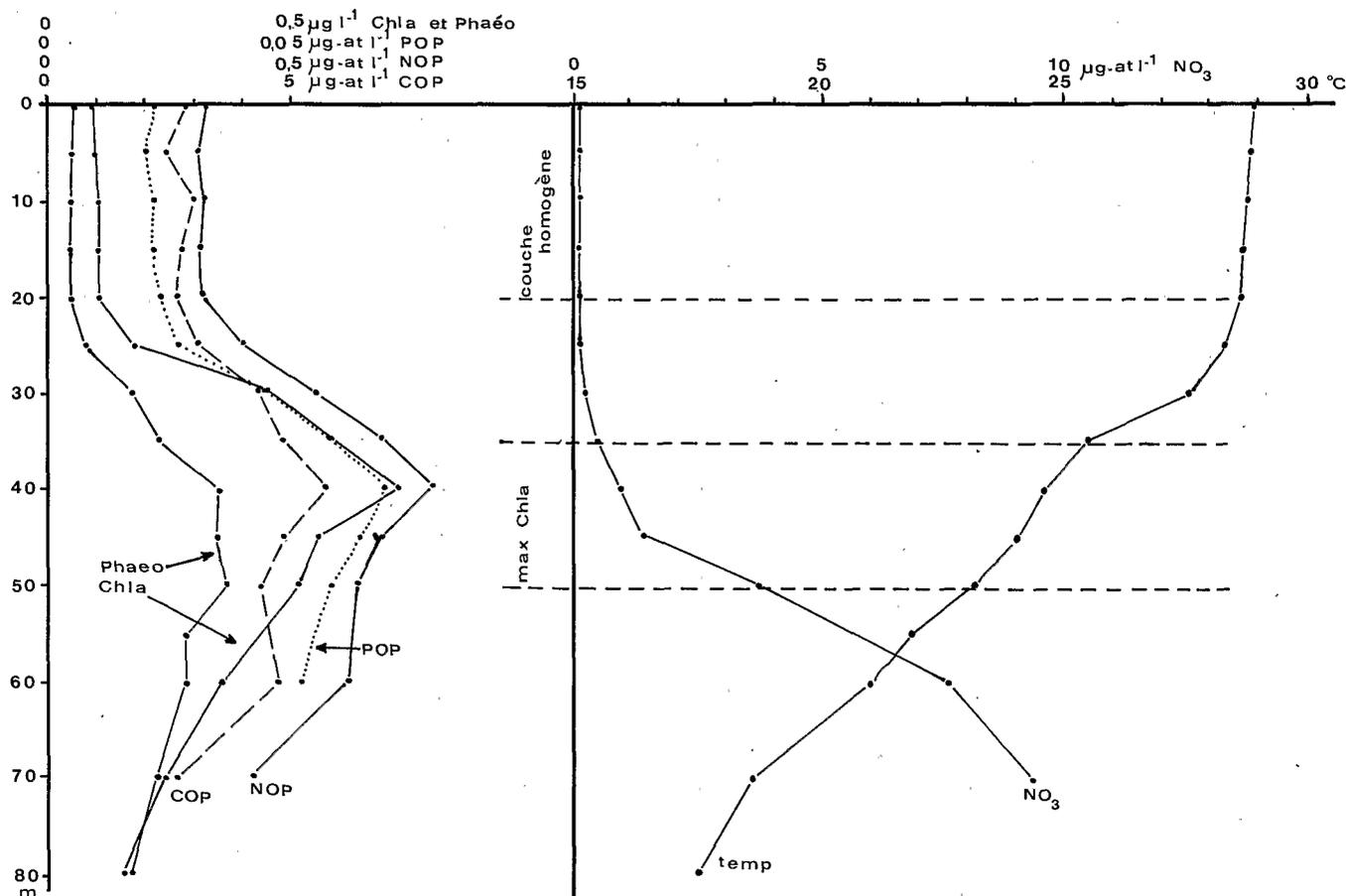


Fig. 1. Profil moyen de la température (temp), du nitrate ( $\text{NO}_3$ ) et des différents éléments de la matière organique particulaire dans la couche 0 à 80 m à la Station A ( $0^\circ - 4^\circ \text{W}$ ) en février 1979. Chl *a*: chlorophylle *a*; Phaéo: phaeophytine *a*; COP: carbone organique particulaire; NOP: azote organique particulaire; POP: phosphate organique particulaire

**Tableau 1.** Résultats (moyennes, écarts types ou gammes) des mesures effectuées lors des deux stations de 14 et 13 jours à l'équateur dans l'Atlantique (0° - 4° W). COP: carbone organique particulaire; NOP: azote organique particulaire; POP: phosphore organique particulaire;  $\Delta C_p$ : fixation photosynthétique du carbone;  $\Delta PO_4$ : fixation biologique du phosphate;  $\Delta C_p$ : chl *a* = NA, nombre d'assimilation

	Station A: Février 1979				Station B: Octobre 1979						
	Couche homogène (1)		Chlorophylle max. (2)		(2):(1)		Couche homogène sans nitrate (3)		Couche homogène avec nitrate (4)		(4):(3)
	<i>m</i>	( $\sigma$ )	<i>m</i>	( $\sigma$ )	<i>m</i>	( $\sigma$ )	<i>m</i>	( $\sigma$ )	<i>m</i>	( $\sigma$ )	
Température (°C)	29,1	(0,30)	24,4	0,20			26,1	(0,29)	24,66	(0,69)	
Oxygène (% saturation)	101,7	(1,20)	70 - 85				100,6	(1,18)	98,3	(1,26)	
Lumière (% surface)	20	-75	6,3	(1,3)			20 - 75		20 - 75		
NO <sub>3</sub> (μg-at l <sup>-1</sup> )	0,01 - 0,05		0,80	(0,32)			0,02	(0,02)	0,90	(0,36)	
PO <sub>4</sub> (μg-at l <sup>-1</sup> )	0,05	(0,04)	0,20	(0,05)			0,056	(0,045)	0,114	(0,056)	
Chl <i>a</i>	0,10	(0,02)	0,69	(0,18)	6,9		0,14	(0,025)	0,26	(0,02)	1,8
Phae <i>a</i>	0,05	(0,01)	0,42	(0,09)	8		0,030	(0,017)	0,053	(0,013)	1,8
COP (μg l <sup>-1</sup> )	33	(6,0)	69,0	(16,3)	2,1		42,6	(6,8)	51,0	(8,8)	1,2
NOP	4,5	(0,32)	11,35	(2,30)	2,5		5,7	(1,54)	7,0	(1,2)	1,2
POP	0,68	(0,08)	2,40	(0,51)	3,5		0,693	(0,224)	1,07	(0,195)	1,5
COP:chl <i>a</i> (μg:μg)	325	(107)	102	(23)	0,27		314	(64)	186	(27)	0,60
COP:NOP	8,6		7,1		0,8		8,7		8,5		1,0
COP:POP	125		74,3		0,62		137		139		1,0
NOP:POP	14,6		10,5		0,78		18,5		14,7		0,8
$\Delta C_p$ (μg C l <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	1,52	(0,45)	4,74	(1,56)	4,3		2,10	(0,61)	3,02	(0,78)	1,44
$\Delta C_p$ : chl <i>a</i> (μg C μg chl <i>a</i> <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> )	15,3	(30)	5,0	(0,19)	0,3		15,0	(2,5)	11,6	(3,0)	0,77
$\Delta C_p$ : COP (d <sup>-1</sup> )	0,50		0,70		1,4		0,54		0,65		1,2
$\Delta PO_4$ : PO <sub>4</sub> (d <sup>-1</sup> )	0,86	(0,26)	0,35	(0,14)	0,41						

niveau des maxima (35 à 50 m). On a reporté dans le Tableau 1 les valeurs moyennes (ou les gammes) des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des deux systèmes. Des différences connues apparaissent:

(1) La CH est chaude (29,1°C), bien oxygénée (101,7% de saturation) et bien éclairée (20 à 75% de l'éclairement de surface). Le nitrate est presque indétectable (0,01 à 0,05 μg-at l<sup>-1</sup>) et les valeurs de phosphate sont également très faibles (≈0,05 μg-at l<sup>-1</sup>). Les teneurs en pigments chlorophylliens (chlorophylle *a* et phaeophytine *a*) et en carbone (COP), azote (NOP) et phosphore (POP) de la matière organique particulaire (MOP) sont faibles mais constantes puisque les écarts-types sont faibles en comparaison des valeurs moyennes. Le rapport COP:chl *a* est très élevé (325). Cette forte valeur peut être interprétée de deux façons: ou bien le rapport carbone:chlorophylle (Cp:chl *a*) du phytoplancton est lui même très élevé ou bien la part du phytoplancton dans la MOP est faible (voir «Discussion»).

Le taux de renouvellement du PO<sub>4</sub>-P dans le milieu est voisin de 0,9 d<sup>-1</sup>, autrement dit, la presque totalité du PO<sub>4</sub>-P présent dans la couche homogène serait assimilée chaque jour.

(2) Le niveau du maximum de chlorophylle, au contraire, est sous-saturé en oxygène et surtout, faiblement éclairé (6,3% de l'éclairement de surface en moyenne). La

valeur du NO<sub>3</sub> est significativement différente de celle de la CH (0,80 μg-at l<sup>-1</sup>). Mais, compte tenu des gradients élevés de NO<sub>3</sub> dans la thermocline, cette faible valeur de NO<sub>3</sub> signifie que le maximum de chlorophylle est situé au sommet de la nitracline, ce qui est le plus souvent le cas de la situation tropicale typique (Herbland et Voituriez, 1979).

A ce niveau, tous les composants mesurés de la MOP présentent des maxima plus ou moins marqués: chlorophylle *a*, phaeophytine, phosphore, azote et carbone dans un ordre décroissant.

Le rapport COP:chl *a* est beaucoup plus faible ici que dans la CH (102 contre 325). Les valeurs de production primaire sont élevées: 4,8 μg C l<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, mais les nombres d'assimilation ont des valeurs moindres que dans la couche homogène (5,0 contre 15,3). Le taux de renouvellement du COP est de 0,70 d<sup>-1</sup> en moyenne, donc un peu plus élevé que celui de la CH.

Enfin, le taux de renouvellement de PO<sub>4</sub>-P est de 0,35 d<sup>-1</sup>, valeur significativement plus faible que celle trouvée dans la CH.

Pour résumer la comparaison entre les deux systèmes, on retiendra les points suivants:

- la valeur des biomasses dans la couche du maximum de chlorophylle, milieu stable, peu éclairé contenant une concentration de NO<sub>3</sub>-N non négligeable, est plus élevée

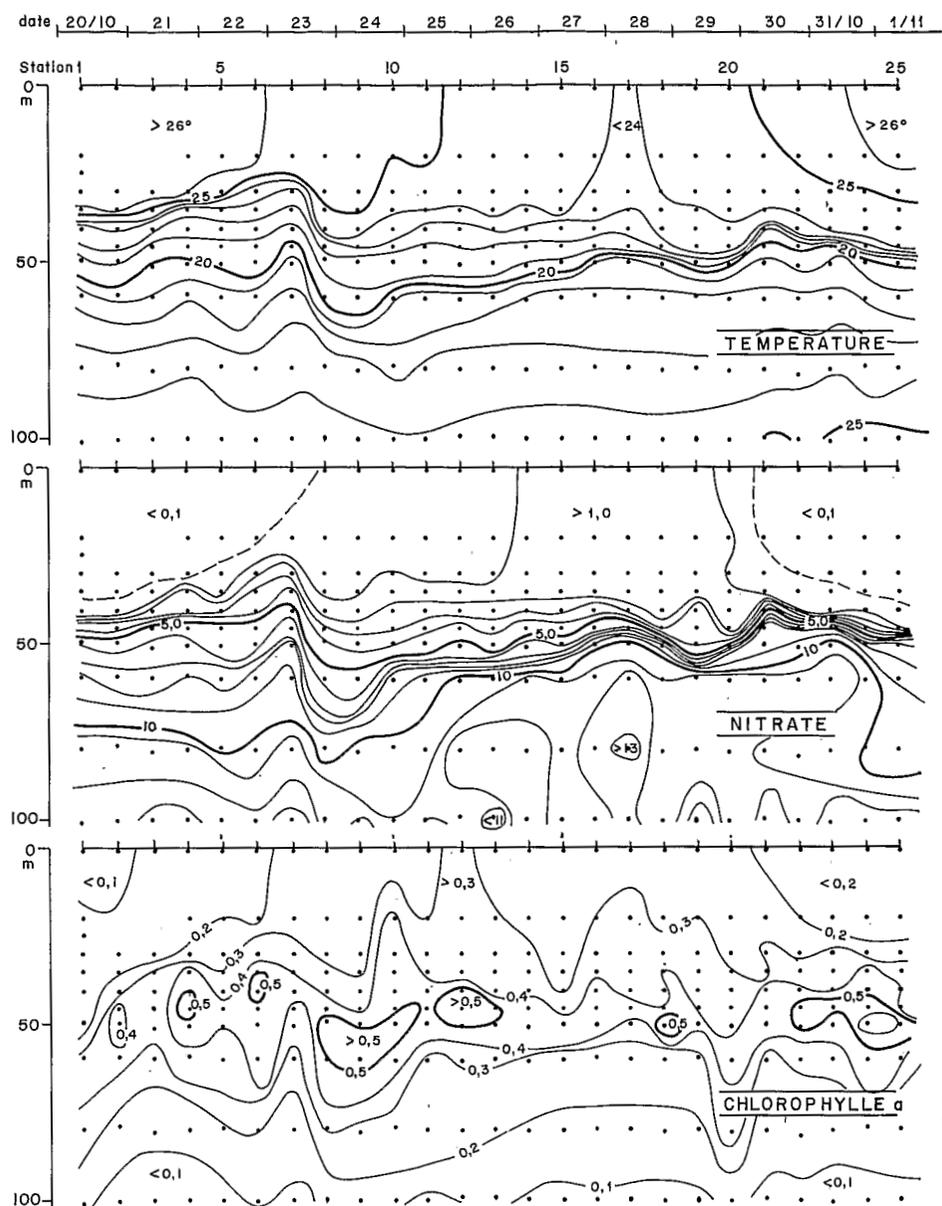


Fig. 2. Evolution de la température ( $^{\circ}\text{C}$ ), du nitrate ( $\mu\text{g-at l}^{-1}$ ) et de la chlorophylle  $a$  ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) lors de la station B ( $0^{\circ} - 4^{\circ}\text{W}$ ) en octobre 1979. On voit clairement le refroidissement et l'enrichissement en nitrate et chlorophylle  $a$  entre le 23 et le 29 octobre

que dans la CH, milieu instable, chaud, bien éclairé et dépourvu de  $\text{NO}_3\text{-N}$ ;

– les nombres d'assimilation ( $\text{NA} = \Delta C_p : \text{chl } a$ ) sont très élevés dans les deux couches, mais ils sont significativement plus forts dans la couche homogène qu'au niveau du maximum de chlorophylle;

– de même, les taux de renouvellement du carbone organique particulaire sont très élevés dans les deux cas, mais de faibles différences apparaissent: celui du maximum de chlorophylle serait plus fort que celui de la CH.

Station B: octobre 1979

Nous avons représenté sur la Fig. 2, l'évolution de la température, du nitrate et de la chlorophylle pendant la station fixe. Du 5ème au 10ème jour, un net refroidisse-

ment apparaît dans la CH, accompagné d'un enrichissement en nitrate et en chlorophylle. Les mêmes paramètres qu'à la station A ont été calculés pour la couche 0 à 20 m et sont reportés également dans le Tableau 1.

Bien que faible, le refroidissement est significatif ( $24,7^{\circ}$  contre  $26,1^{\circ}\text{C}$ ) et s'accompagne d'une légère sous saturation en oxygène (98,3%). La valeur moyenne du nitrate pendant cette période est de  $0,90 \mu\text{g-at l}^{-1}$ , donc voisine de celle du maximum de chlorophylle de la station A ( $0,80 \mu\text{g-at l}^{-1}$ ).

Les valeurs de chlorophylle sont significativement supérieures en présence de nitrate, ainsi que celles de phaeophytine et de phosphore particulaire (POP). L'augmentation de COP et NOP est moins nette, si bien que le rapport  $\text{COP} : \text{chl } a$  est significativement plus élevé (314) en l'absence de nitrate qu'en sa présence (186).

En résumé, pour la station B, on retiendra les points suivants: - la valeur des biomasses est plus élevée dans la CH avec  $\text{NO}_3$  que dans la CH sans  $\text{NO}_3$ ; les augmentations de la chlorophylle et du POP y sont les plus sensibles;

- la production primaire est plus élevée en présence de  $\text{NO}_3$ , mais au contraire, le nombre d'assimilation diminue;

- le taux de renouvellement du COP ne varie pas de façon significative d'une couche à l'autre.

## Discussion

### Valeur des biomasses et de la production primaire

Dans les deux cas (couche homogène de la station B et maximum de chlorophylle thermoclineal de la station A) la présence de nitrate s'accompagne d'une augmentation des teneurs en MOP (COP, NOP, POP) et surtout en chlorophylle *a*. A la station B, où l'intensité de l'éclairement et l'instabilité ont des valeurs comparables, c'est probablement l'enrichissement en nitrate qui a permis ces augmentations. Les valeurs nettement plus élevées mesurées dans le maximum chlorophyllien de la station A (à teneur égale de nitrate) sont probablement dues aux deux facteurs complémentaires suivants:

(1) le faible éclairement: le phytoplancton peut compenser le manque de lumière en concentrant la chlorophylle dans ses cellules (Stemann Nielsen et Jørgensen, 1968) et dans ce cas la mesure de la chlorophylle surestime la valeur de la biomasse (Steele, 1964). Or le maximum de chlorophylle était faiblement éclairé (5 à 8% de l'éclairement de surface)

(2) la forte stabilité: au niveau thermoclineal, la stabilité est plus élevée et permet le développement *in situ* d'une population phytoplanctonique dont la présence favorise à

son tour le développement d'une population d'herbivores plus importante (Ortner *et al.*, 1980). D'ailleurs, la production primaire est également maximale à ce niveau, malgré le faible éclairement; le rôle de la stabilité est donc déterminant dans le développement du maximum de phytoplancton au niveau du maximum de chlorophylle.

### Part du phytoplancton dans la MOP

#### Remarques préliminaires

Pour estimer cette part, il faut connaître la valeur du carbone phytoplanctonique ( $C_p$ ), ou de l'azote phytoplanctonique ( $N_p$ ) ou du phosphore phytoplanctonique ( $P_p$ ) et comparer ces trois paramètres aux valeurs respectives de COP, NOP, POP. Le plus souvent, les études concernent le carbone car c'est l'élément le plus important sur le plan quantitatif. Or, comme l'a montré Banse (1977), il n'existe pas de moyen pour mesurer  $C_p$  avec une précision absolue dans les échantillons naturels d'eau de mer. Le rapport  $C_p$ :chl *a* peut varier de 10 à 230 (Eppley, 1968), ou plus, selon la combinaison des facteurs responsables de ses variations. Il est donc impossible, à partir des mesures de chl *a* de calculer  $C_p$  (voir Cullen, 1982, pour une revue récente de ce problème).

La technique consistant à utiliser la régression  $\text{COP} = f \text{chl } a$  pour en déduire le carbone non phytoplanctonique ( $= C_{div}$ ) comme l'ont fait Steele et Baird (1961, 1962) ne peut s'appliquer que dans des conditions bien précises: lorsqu'on peut raisonnablement penser que la population étudiée est homogène (Lorenzen, 1968) ou que l'on peut ordonner en fonction du temps les échantillons lors d'un bloom phytoplanctonique (Banse, 1977). Dans les autres situations, la méthode donne des régressions avec des points dispersés à cause des variations de  $C_{div}$ , de  $C_p$ :chl *a*

**Tableau 2.** Paramètres des droites de régression (moindres carrés) pour les différents éléments de la matière organique particulaire de la station A.  $r^2$  = carré du coefficient de corrélation qui indique combien la variabilité de Y est expliquée par celle de X; n = nombre d'échantillons

Paramètre							
Y	X	Pente	Y intercept	$r^2$	n		
<b>Calcul avec tous les points</b>							
COP } NOP } POP }	chl <i>a</i> } chl <i>a</i> } chl <i>a</i> }	$\mu\text{g l}^{-1}$	$\mu\text{g l}^{-1}$	56,5	28,2	0,74	99
				11,0	3,7	0,88	101
				2,6	0,434	0,93	100
COP } COP } NOP }	NOP } POP } POP }	$\mu\text{g-at l}^{-1}$	$\mu\text{g-at l}^{-1}$	6,0	0,75	0,84	100
				56,0	1,5	0,74	100
				8,8	0,14	0,85	108
<b>Calcul sans les points de la CH</b>							
COP } NOP } POP }	chl <i>a</i> } chl <i>a</i> } chl <i>a</i> }	$\mu\text{g l}^{-1}$	$\mu\text{g l}^{-1}$	54,2	29,8	0,61	57
				9,8	4,5	0,75	57
				2,47	0,53	0,85	49
COP } COP } NOP }	NOP } POP } POP }	$\mu\text{g-at l}^{-1}$	$\mu\text{g-at l}^{-1}$	6,08	0,644	0,80	71
				51,2	1,66	0,56	62
				7,62	0,216	0,70	62

ou des deux à la fois (Eppley, 1968) et elle est donc peu performante.

Dans notre cas, la stabilité du système et l'unicité du lieu de prélèvement nous permettent de supposer que la population phytoplanctonique est homogène, et puisque nous sommes en état stationnaire, ("steady state"), le classement des échantillons en fonction du temps n'a pas de sens. Les très bonnes corrélations observées entre COP, NOP, POP et chl *a* à la station A (Fig. 3; Tableau 2) peuvent faire penser que c'est bien le phytoplancton qui est le principal responsable des variations de COP et surtout de NOP et POP, puisque les coefficients de détermination ( $r^2$ ) sont respectivement de 0,74; 0,88; et 0,93; ce qui signifie que 74%, 88 et 93% des variances respectives

de COP, NOP et POP sont expliquées par la variance de chl *a*. Mais les conditions de l'environnement (lumière, sels nutritifs, stabilité) sont tellement différentes entre la couche homogène et le maximum de chlorophylle qu'il est improbable que le rapport  $F = C_p : chl a$ , soit constant du haut en bas de la zone euphotique. Le phytoplancton de la couche homogène, où l'éclairement est fort et les concentrations en sels nutritifs sont faibles, devrait avoir une concentration cellulaire de chlorophylle faible. En profondeur, dans la nitracline, la diminution de l'éclairement et l'augmentation simultanée des sels nutritifs peut stimuler l'augmentation de la chlorophylle par rapport à la biomasse du phytoplancton d'un facteur 10 ou plus (Cullen, 1982). Bien que la température agisse dans le sens inverse

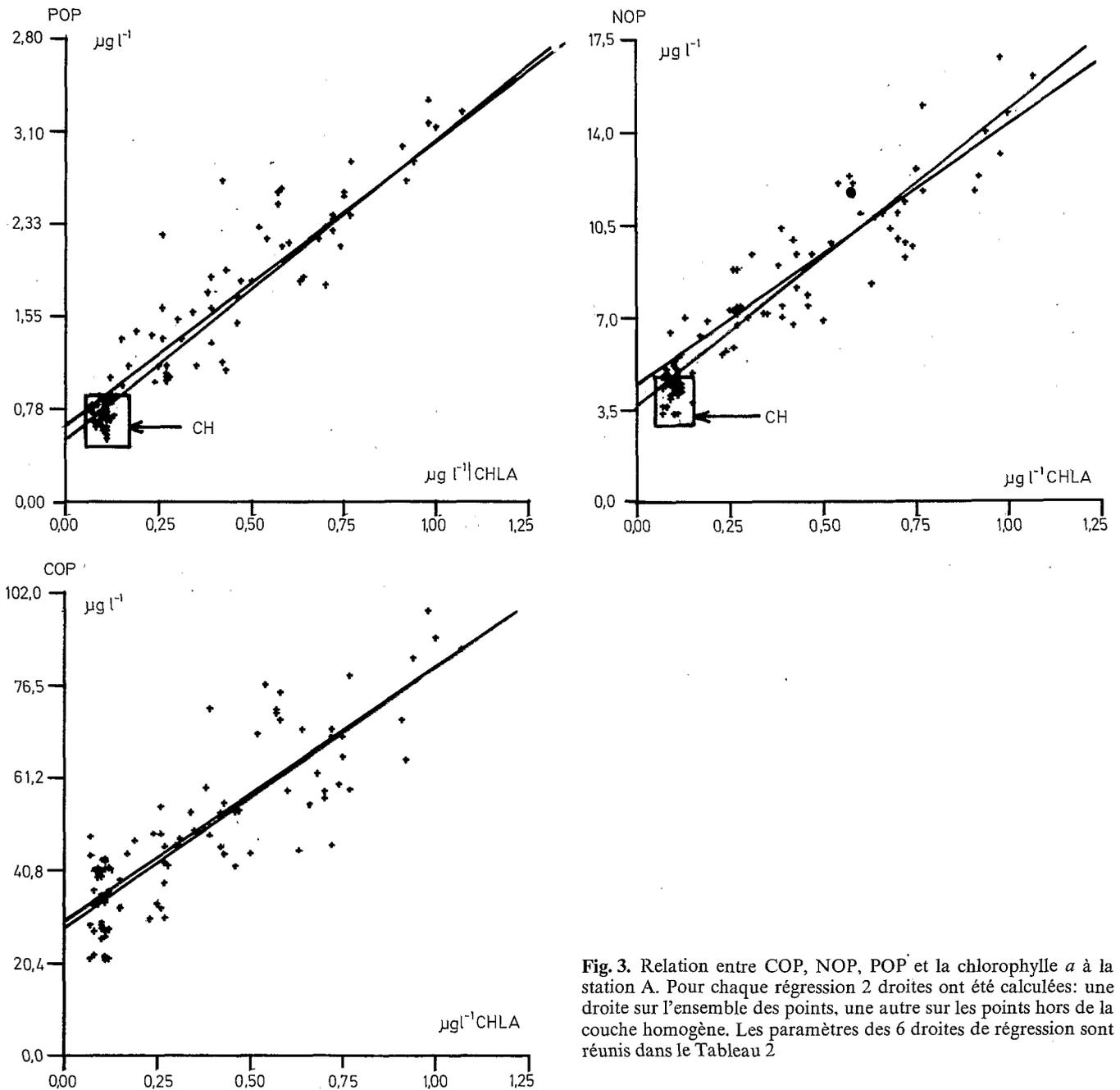
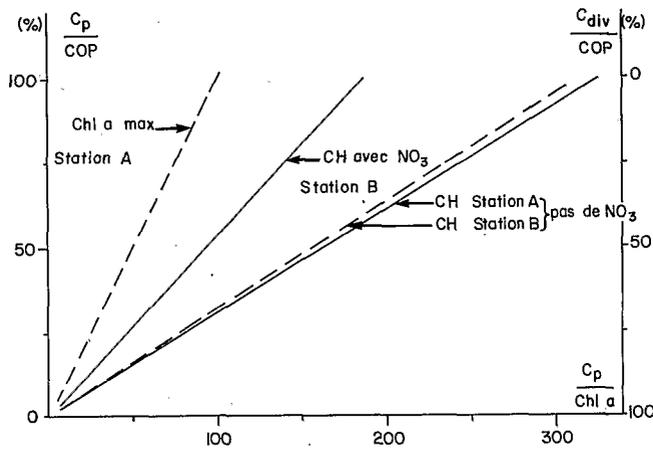


Fig. 3. Relation entre COP, NOP, POP et la chlorophylle *a* à la station A. Pour chaque régression 2 droites ont été calculées: une droite sur l'ensemble des points, une autre sur les points hors de la couche homogène. Les paramètres des 6 droites de régression sont réunis dans le Tableau 2



**Fig. 4.** Relation entre le pourcentage du carbone phytoplanctonique ( $C_p$ ) dans le carbone organique particulaire (COP) et le rapport carbone:chlorophylle  $a$  ( $C_p$ :Chl  $a$ ) du phytoplancton. Pour une valeur déterminée du rapport  $C_p$ :Chl  $a$  la part de  $C_p$  n'est pas la même selon que l'échantillon provient de la couche homogène (CH) sans nitrate, de la CH avec nitrate ou du maximum de chlorophylle.  $C_{div}$  est le carbone non phytoplanctonique ( $COP - C_p$ )

(Eppley, 1972), l'effet ne doit pas être aussi marqué car l'écart thermique reste faible. Si l'on suppose une valeur de  $F$  comprise entre 80 et 120 dans la couche homogène (valeur attendue d'après Eppley *et al.*, 1977) (voir Fig. 4), la part du carbone phytoplanctonique dans le COP sera comprise entre 25 et 40%. Pour obtenir les mêmes pourcentages au niveau du maximum de chlorophylle,  $F$  doit être compris entre 25 et 40 (valeur également attendue). Par conséquent, si l'on peut affirmer raisonnablement que le rapport  $C_p$ :chl  $a$  ne peut être supérieur à 100 au niveau du maximum de chlorophylle, alors qu'il pourrait théoriquement atteindre 325 dans la couche homogène (dans le cas où  $C_p = COP$ ), on ne peut préciser davantage la part du phytoplancton dans MOP sans faire d'autres hypothèses.

Le même calcul, appliqué à la station B donne des résultats très comparables pour la CH sans nitrate et une droite intermédiaire pour la CH avec nitrate. Si l'on suppose que c'est l'éclairement qui est le principal responsable des variations de  $F$ , la présence de nitrate dans la CH s'accompagne d'une augmentation de la part du phytoplancton dans COP, puisque pour la même fourchette du rapport  $F$  (entre 80 et 120), le rapport  $C_p$ :COP est compris entre 45 et 65%. Mais Thomas et Dodson

(1972) ont trouvé sur des cultures de phytoplancton marin en chémostat que  $F$  pouvait passer de 30 à plus de 150 "with increasing nitrogen limitation". On ne peut donc pas exclure l'éventualité d'une diminution de  $F$  en présence de nitrate.

*Calcul de  $C_p$ ,  $N_p$ ,  $P_p$  par la méthode des régressions à la station A*

L'emploi de cette méthode suppose implicitement que  $C_{div}$ ,  $N_{div}$ , et  $P_{div}$  soient constants. Or l'examen plus approfondi de la distribution des points des régressions NOP et POP en fonction de chl  $a$  montre que ceux correspondants aux échantillons de la CH ne se distribuent pas de façon aléatoire autour des droites de régression calculées sur l'ensemble des mesures, alors que ce n'est pas le cas pour COP où la dispersion est plus grande (Fig. 3). Si l'on calcule les deux équations  $NOP = f(chl a)$  et  $POP = f(chl a)$  en éliminant les points de la CH ( $chl a \geq 0.15 \mu g l^{-1}$ ,  $NOP \geq 0.35 \mu g-at l^{-1}$ ,  $POP > 0.030 \mu g-at l^{-1}$ ) on obtient deux droites légèrement différentes (Tableau 2) avec des pentes plus faibles, et surtout, pour le problème qui nous intéresse, des ordonnées à l'origine supérieures. Tous les points de la CH se trouvent au-dessous des nouvelles droites. Cela signifie qu'au voisinage du maximum de chlorophylle, l'eau contient une quantité plus grande (en valeur absolue) d'azote et de phosphore non chlorophyllien que dans la CH. Par conséquent, si on applique la méthode des régressions pour calculer  $N_p$  et  $P_p$  dans les deux couches, il faut penser que les  $N_{div}$  et  $P_{div}$ , calculés sur l'ensemble des points seront surestimés pour les échantillons de la CH et sous-estimés pour ceux du maximum de chlorophylle. Pour ces derniers, il sera préférable d'adopter les ordonnées à l'origine calculées sans les points de la CH. Les résultats sont présentés dans le Tableau 3.

Avec cette méthode, le phytoplancton serait en moyenne 8 fois plus abondant au niveau du maximum de chl  $a$  que dans la CH. La part du phytoplancton dans la MOP serait donc plus importante au niveau du maximum de chl  $a$ , mais avec des différences selon l'élément considéré: le carbone et l'azote seraient moins associés au phytoplancton, surtout dans la CH, (15 à 18%) que le phosphore (36%). Les rapports  $C_p$ :chl  $a$  et  $N_p$ :chl  $a$  auraient des valeurs faibles qui laissent penser que le phytoplancton de

**Tableau 3.** Concentration, part dans la MOP et composition élémentaire du phytoplancton dans la zone euphotique de la station A déterminé par la méthode des régressions linéaires. (Voir hypothèses et limites de la méthode dans «Discussion-Calcul de  $C_p$ ,  $N_p$ ,  $P_p$  par la méthode des régressions à la station A».)  $C_p$ : carbone phytoplanctonique;  $N_p$ : azote phytoplanctonique;  $P_p$ : phosphore phytoplanctonique

Couche d'eau	$\mu g l^{-1}$			%			g:g			at:at		
	$C_p$	$N_p$	$P_p$	$C_p$ :COP	$N_p$ :NOP	$P_p$ :POP	$C_p$ :chl $a$	$N_p$ :chl $a$	$P_p$ :chl $a$	$C_p$ : $N_p$	$C_p$ : $P_p$	$N_p$ : $P_p$
Couche homogène (1)	4,8	0,80	0,246	14,5	17,8	36,2	48	8,0	2,5	7,0	50,4	7,2
Chlorophylle max. (2)	39,2	6,85	1,87	57	60	78	57	9,9	2,7	6,7	54	8,1
(2)÷(1)	8,2	8,6	7,6	3,9	3,4	2,2	1,2	1,2	1,1	1,0	1,1	1,1

la CH est dans de bonnes conditions de croissance (Antia *et al.*, 1963). Les rapports de constitution du phytoplancton  $C_p:N_p$ ,  $C_p:P_p$  et  $N_p:P_p$  sont également très voisins dans la CH et le maximum de chlorophylle. Il faut remarquer la faiblesse des rapports  $C_p:P_p$  et  $N_p:P_p$  qui indiqueraient que le phosphore est abondant dans les cellules.

Cependant, il ne faut pas oublier qu'avec cette méthode  $N_{div}$  et surtout  $P_{div}$  sont surestimés dans la CH. C'est donc une valeur minimale de  $N_p$  et de  $P_p$  qui a été calculée pour cette couche, alors que les estimations pour le maximum de chlorophylle devraient être plus justes.

Dans une étude récente, Perry et Eppley (1981) ont montré que, dans les eaux oligotrophes du Pacifique Nord central (Central Gyre), POP inclut peu de détritiques à la différence de COP et de NOP dont les valeurs doivent être corrigées. En supposant qu'il en soit de même dans les CH sans nitrate de l'Atlantique équatorial, on obtiendrait des valeurs trop élevées de  $P_p:chl\ a$  (6, 8 et 5 aux stations A et B). Le rapport  $P_p:chl\ a$  du phytoplancton marin a été beaucoup moins étudié que le rapport  $C_p:chl\ a$ . Si l'on se réfère aux valeurs d'Antia *et al.* (1963), il varie entre 0,9 et 2,5, avec des valeurs proches de 2 quand l'eau ne contient pas de nitrate. Selon l'élément limitant, il varie de 0,3 à 2,6 pour une culture de *Thalassiosira pseudonana* (Perry, 1976). Or dans les deux couches de la station A, nous avons obtenu une valeur voisine de 2,5. Malgré cette forte valeur, le rapport  $P_p:POP$  n'est que de 36% dans la CH. Il est donc probable que dans les eaux sans nitrate de la CH de l'Atlantique Equatorial, POP soit un mauvais indicateur de la biomasse phytoplanctonique, alors qu'il en serait un acceptable dans le maximum de la chl *a* ( $P_p \simeq 80\%$  de POP).

Dans l'ensemble, les résultats trouvés par la méthode des régressions sont en accord avec ceux d'Herbland et Pagès (1975) qui, dans des conditions hydrologiques voisines (Dôme de Guinée) et en utilisant des mesures d'ATP trouvent que la participation des organismes végétaux au stock particulaire est plus importante dans la thermocline que dans la CH dans laquelle il y a relativement plus (mais moins en valeur absolue) de matière vivante non chlorophyllienne.

Nombre d'assimilation et taux de croissance du phytoplancton

*Le nombre d'assimilation: pourquoi de si fortes valeurs?*

Le taux de croissance du phytoplancton en milieu naturel n'est pas un paramètre facile à obtenir, puisqu'il nécessite la connaissance du carbone phytoplanctonique et non pas celle du COP qui est le seul compartiment mesurable directement. A défaut de pouvoir exprimer le taux de croissance réel, de nombreux auteurs ont mesuré le nombre d'assimilation (NA = "assimilation number"), c'est-à-dire la quantité de carbone fixé par unité de chlorophylle et par unité de temps ( $\mu\text{g C } \mu\text{g chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$  ou  $\text{d}^{-1}$ ).

D'après la littérature, les NA mesurés sont faibles dans les eaux épuisées en sels minéraux (Curl et Small, 1965; Ichimura, 1967). Malone (1971a, b) a trouvé des NA beaucoup plus élevés dans les eaux eutrophes que dans les eaux oligotrophes du Pacifique tropical. Pourtant, le nanoplancton ( $< 20 \mu\text{m}$ ) aurait des NA plus élevés que le microplancton ( $> 20 \mu\text{m}$ ) et les eaux chaudes oligotrophes de l'océan tropical contiennent une très grande proportion de nanoplancton (Malone, 1971a, b; Herbland et Le Bouteiller, 1981). Par conséquent, on peut admettre avec Eppley (1972) que le phytoplancton des eaux chaudes et oligotrophes devrait montrer des taux de croissance et des NA élevés, et cela d'autant plus que la température est plus élevée en milieu tropical. Nos résultats seraient donc en accord avec la théorie, puisque l'on trouve des NA très élevés (jusqu'à  $18 \mu\text{g C } \mu\text{g chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$  dans la CH). Ces valeurs peuvent être suspectées car elles sont à la limite supérieure des valeurs possibles (Platt and Subba Rao, 1973; Harris, 1978). Elles dépendent à la fois des incertitudes sur la mesure de la chlorophylle et surtout des incertitudes sur la mesure de la production primaire. Bien que nous ayons opéré avec le maximum de précautions, la méthode au  $^{14}\text{C}$  fournit une valeur relative et non absolue de la fixation du  $\text{CO}_2$  dans le colonne d'eau: les conditions, la durée et l'heure du début des incubations, le volume des flacons, la qualité du verre, la détermination précise de la quantité de radioactivité introduite, la méthode de filtration, la détermination du bruit de fond etc. sont autant de facteurs qui influencent le résultat final (Peterson, 1980). Dans nos mesures, seule la phase diurne a été prise en compte. Si les pertes nocturnes d'origines diverses étaient soustraites, la valeur des NA serait diminuée. Une autre explication, avancée par Eppley (1968), peut être la cause de NA trop élevés: quand la population phytoplanctonique croît pendant l'incubation et que cette croissance se reflète par une forte augmentation des valeurs de chl *a*, le NA calculé à partir de la valeur initiale de chl *a* n'aura pas la signification habituelle et sera surestimé. Or pendant la station B, les valeurs de chl *a* en fin d'incubation ( $chl\ a_f$ ) sont très supérieures aux valeurs initiales (Tableau 4, et voir ci-dessous le calcul des taux de croissance à partir des augmentations de chlorophylle). En prenant une valeur moyenne ( $chl\ a_i + chl\ a_f/2$ ) la valeur du NA diminue (moyenne =  $9.7 \mu\text{g C } \mu\text{g chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$  dans la CH sans nitrate de la station B au lieu de 15).

En Méditerranée Occidentale, Jacques *et al.* (1976) ont trouvé des résultats semblables pendant l'été; un maximum profond de chlorophylle (à 50–70 m) et des valeurs de production élevées dans la couche 0 à 40 m. Le calcul du NA à partir des données publiées ailleurs (Mediprod, 1974) montre qu'il est presque toujours supérieur à  $100 \mu\text{g C } \mu\text{g chl } a^{-1} \text{ d}^{-1}$ , ce qui, divisé par 12, donne une plage de valeurs horaires de 8 à  $20 \mu\text{g C } \mu\text{g chl } a^{-1}$ . Au niveau du maximum profond de chl *a*, la valeur moyenne du NA est seulement de  $1,5 \mu\text{g C } \mu\text{g chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}$ .

Aux deux stations, les NA diminuent en présence de nitrate (de 15 à 5 à la station A, de 15 à 11,6 à la station B). A la station A, la diminution dans le maximum de

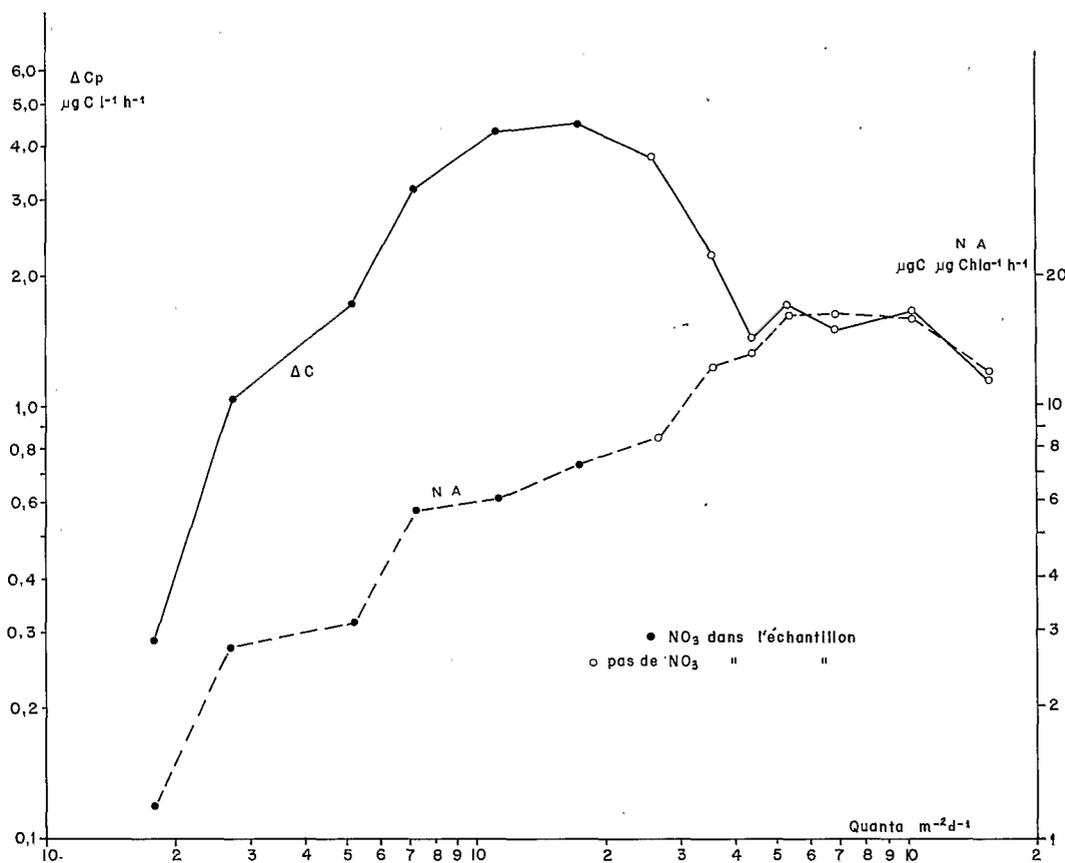


Fig. 5. Relation entre l'éclairement d'une part et la production primaire *in situ* ( $\Delta C$ ) et le nombre d'assimilation (NA) d'autre part, à la station A. Il s'agit de valeurs moyennes

chlorophylle peut être attribuée en partie à la diminution de l'éclairement au niveau du maximum de chlorophylle (Curl et Small, 1965): Si l'on exprime les NA moyens en fonction de l'éclairement moyen reçu pendant l'incubation *in situ*, on observe une relation hautement significative ( $r^2=0,95$ ) entre  $10^{23}$  et  $8.10^{24}$  quanta  $m^{-2} d^{-1}$  (Fig. 5). Au delà de  $10^{25}$ , on retrouve l'effet dépresseur bien connu des forts éclaircissements (Harris, 1978). Il est surprenant de constater que la présence ou l'absence de nitrate dans l'échantillon, au début de l'incubation, n'a pas d'influence sur la valeur du NA, exprimé en fonction de l'éclairement: en coordonnées log-log, les valeurs sans nitrate, s'alignent avec les autres. En revanche, les valeurs de la production primaire se répartissent en deux catégories (Fig. 5):

(1) celles où l'échantillon contient du nitrate et dans ce cas, l'augmentation de la lumière s'accompagne d'une augmentation de la production;

(2) celles où l'échantillon ne contient pas de nitrate et dans ce cas, la production diminue malgré l'augmentation de l'éclairement.

A la station B, les conditions de l'environnement sont très semblables: même éclairement, températures très voisines. Seules les concentrations en sels nutritifs (nitrate et phosphate) changent. Or, l'assimilation du  $CO_2$  y est significativement supérieure en présence de nitrate, mais

les NA diminuent de façon significative. De ceci, il nous paraît que l'on peut tirer deux conclusions:

(1) La présence de nitrate dans l'eau s'accompagne, dans tous les cas, d'une biomasse phytoplanctonique et d'une production primaire plus élevées; cette production – entre certaines limites – est fonction de la quantité de lumière pour autant qu'il y ait du nitrate.

(2) La présence de nitrate ne permet pas une productivité (production par unité de chlorophylle) plus élevée; celle-ci aurait au contraire tendance à être plus faible. La productivité est fonction de l'éclairement – entre certaines limites – qu'il y ait ou non du nitrate dans l'eau.

#### Estimation directe des taux de croissance à la station B

Dans un article déjà ancien, Eppley (1968) proposait une méthode d'incubation sur 24 et 48 h pour mesurer les taux de croissance du phytoplancton en milieu naturel et par conséquent  $C_p$  (puisque les deux paramètres sont liés si la méthode au  $C^{14}$  est utilisée). Cette technique, dans son principe, exige un taux de croissance constant pendant 48 h, donc l'addition d'une quantité importante de sels nutritifs et l'absence de phase de latence. Quand ces conditions n'étaient pas réunies, il eut recours à un deuxième type de méthode qui consistait à égaler les rapports  $\Delta chl a : chl a_i$  et  $\Delta C_p : C_{pi}$ , où  $\Delta chl a$  est l'augmenta-

**Tableau 4.** Estimation directe des taux de croissance ( $\mu$ ) à partir de l'augmentation de chlorophylle  $a$  ( $\Delta\text{chl } a$ ) pendant les incubations *in situ* selon la formule  $\mu = \Delta\text{chl } a : \text{chl } a_i$ , où  $\text{chl } a_i$  est la concentration initiale de chl  $a$ . Le carbone phytoplanctonique initial ( $C_{pi}$ ) est calculé en appliquant la relation  $\Delta\text{chl } a : \text{chl } a_i = \Delta C_p : C_{pi}$ , où  $\Delta C_p$  est mesuré par la méthode au  $^{14}\text{C}$ . L'écart type est entre parenthèses.  $\text{Chl } a_f = \text{chl } a$  en fin d'incubation

$n$	$\text{Chl } a_i$ ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	$\text{Chl } a_f$ ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	$\Delta\text{Chl } a$ ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	COP ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	$\Delta C_p$ $\mu\text{g l}^{-1} \text{ d}^{-1}$	$\mu$ ( $\text{d}^{-1}$ )	$C_{pi}$ ( $\mu\text{g}^{-1}$ )	$C_p : \text{Chl } a$ ( $\mu\text{g} : \mu\text{g}$ )	$C_p : \text{COP}$ (%)	$\Delta C_p : \text{COP}$ ( $\text{d}^{-1}$ )
CH sans $\text{NO}_3$ 5	0,142 (0,034)	0,332 (0,100)	0,191 (0,063)	44,7 (5,9)	24,7 (11,6)	1,35	18,4	129	41	0,55
CH avec $\text{NO}_3$ 7	0,27 (0,024)	0,578 (0,084)	0,311 (0,095)	47,9 (8,0)	36,5 (6,8)	1,15	31,7	117	66	0,76
Max. chl $a$ 18-20	0,404 (0,042)	0,697 (0,125)	0,255 (0,136)	45,8 (7,7)	22,0 (8,0)	0,63	34,9	86	76	0,48

tion de chlorophylle pendant l'incubation,  $\text{chl } a_i$  la valeur initiale de chlorophylle,  $\Delta C_p$  la fixation photosynthétique de carbone minéral, et  $C_{pi}$  la valeur initiale du carbone phytoplanctonique. Utiliser cette méthode, c'est admettre implicitement que la chlorophylle est synthétisée à la même vitesse que l'ensemble du carbone de la cellule phytoplanctonique. Or très récemment, Redalje et Laws (1981) ont montré expérimentalement qu'après 6 h d'incubation, les radioactivités spécifiques du carbone chlorophyllien ( $R^* \text{ chl } a$ ) et du carbone phytoplanctonique ( $R^* C_p$ ) sont égales, donc que les accroissements relatifs de chlorophylle et de  $C_p$  sont égaux (en l'absence de brouillage).

Pendant la campagne SOP (station A), nous avons mesuré sur quelques échantillons la concentration en chl  $a$  en fin d'incubation ( $\text{chl } a_f$ ). A part les échantillons de surface, soumis à un fort éclairage,  $\text{chl } a_f$  était toujours supérieure à  $\text{chl } a_i$ . Nous avons donc mesuré systématiquement lors de CIPREA 4 (station B)  $\text{chl } a_f$  dans les flacons d'incubation utilisés *in situ* pour suivre l'incorporation d' $\text{N}^{15}$ . L'ensemble des résultats de cette expérience fait l'objet d'une autre étude (Le Bouteiller en préparation). Remarquons seulement que l'azote  $^{15}$  ajouté aux échantillons n'est pas responsable de l'augmentation de la chlorophylle comme nous l'ont montré plusieurs expériences sur le pont en *in situ* simulé.

Nous avons reporté dans le Tableau 4 les éléments nécessaires au calcul de  $\mu$ , de  $C_p : \text{chl } a$  et de  $C_p : \text{COP}$ . Les taux de croissance estimés par cette méthode sont très élevés dans les deux couches homogènes puisqu'ils sont supérieurs à  $1,1 \text{ d}^{-1}$ . La présence de nitrate ne s'accompagne pas d'une augmentation de  $\mu$ , ni d'une diminution du rapport  $C_p : \text{chl } a$ , mais c'est la part du phytoplancton dans la MOP qui augmente.

Au niveau du maximum de chlorophylle,  $\mu$  est près de deux fois plus faible que dans la CH, le rapport  $C_p : \text{chl } a$  est plus faible et la part du phytoplancton dans la MOP est encore plus élevée (76%) (remarquons que le maximum de chlorophylle de la station B était un peu plus profond que celui de la station A, donc moins bien éclairé).

Ces résultats, comparés à ceux obtenus par la méthode utilisant les régressions, diffèrent peu pour la couche du

maximum de chlorophylle, mais ils divergent beaucoup pour la CH sans nitrate ( $C_p : \text{chl } a$  passe de 48 à 129 et  $C_p : \text{COP}$  de 14,5 à 41,0%).

#### Comparaison avec le taux de croissance maximal ( $\mu_{\text{max}}$ )

Quelle est la meilleure méthode pour la couche homogène? Dans les deux cas, nous sommes obligés de faire des hypothèses et par conséquent aucune des deux méthodes n'est rigoureuse. On peut quand même penser que la méthode des régressions sous estime  $C_p$  et aussi par conséquent les rapports  $C_p : \text{chl } a$  et  $C_p : \text{COP}$  comme nous le disions plus haut. Il s'ensuit que le taux de croissance a une valeur très élevée ( $3,5 \text{ d}^{-1}$ ). Cependant, on peut démontrer de façon indirecte que les deux méthodes conduisent à des résultats plausibles. Eppley (1972) en rassemblant l'ensemble des travaux effectués sur des cultures de phytoplancton marin a trouvé que le taux de croissance maximal ( $\mu_{\text{max}}$ ) pouvait être exprimé en fonction de la température ( $T$  en  $^{\circ}\text{C}$ ) suivant la relation:

$$\mu_{\text{max}} = 0.851 (1.066)^T.$$

Cette relation, appliquée à nos données permet de fixer une limite supérieure aux taux de croissance du phytoplancton mesurables dans nos eaux (Tableau 5).

Pour comparer  $\mu_{\text{max}}$  aux différentes estimation de  $\mu$ , il faut diviser  $\mu_{\text{max}}$  par deux, comme l'a fait Eppley (1972, sa Fig. 9) pour tenir compte de la photopériode puisque nous avons incubé les échantillons du matin au soir (11 h d'incubation) et considéré l'incorporation du  $\text{CO}_2$  comme une croissance journalière. De plus, le  $\mu_{\text{max}}$  est exprimé en nombre de doublings par jour ("doublings  $\text{d}^{-1}$ ") et nos  $\mu$  calculés, en  $\text{d}^{-1}$ . On a donc converti nos valeurs en doublings  $\text{d}^{-1}$  selon la formule  $\mu$  (doublings  $\text{d}^{-1}$ ) =  $\log_2 [1 + \mu \text{ en } \text{d}^{-1}]$ .

Les résultats (Tableau 5) montrent que les valeurs de  $\mu$ , obtenues par les deux méthodes ont un sens (puisque le rapport  $\mu : \mu_{\text{max}}$  est toujours inférieur à 100%), mais qu'elles sont élevées. La très forte valeur (81%) obtenue dans la CH de la station A par la méthode des régressions est probablement surestimée parce que l'ordonnée à l'origine adoptée est une limite supérieure, donc  $C_p$  a une valeur minimale, et  $\Delta C_p : C_p$  une valeur maximale.

**Tableau 5.** Comparaison des taux de croissance du phytoplancton estimés par deux méthodes différentes: régression ( $\mu_{reg}$ ) augmentation de chlorophylle ( $\mu \Delta chl a$ ) avec les valeurs maximales attendues ( $\mu_{max}$ ) calculées d'après la relation d'Eppley (1972):  $\mu_{max} = 0,851 (1,066)^T$ .  $\mu_{max}$  exprimé en doublement par jour a été divisé par 2 pour tenir compte de la photopériode. (Voir «Discussion—Comparaison avec le taux de croissance maximal ( $\mu_{max}$ )». — pas de données

Station n°	T ( $\sigma$ ) (°C)	Doublements d <sup>-1</sup>			$\mu : \mu_{max}$ (%)
		$\mu_{max}$	$\mu_{reg}$	$\mu \Delta chl a$	
CH sans NO <sub>3</sub>					
A	29,1 (0,3)	2,7	2,2	—	81
B	26,1 (0,3)	2,3	—	1,2	52
CH avec NO <sub>3</sub>					
B	24,7 (0,7)	2,1	—	1,1	52
Chl $a_{max}$					
A	24,4 (0,2)	2,0	1,1	—	55
B	21,0 (1,0)	1,6	—	0,70	44

Si les valeurs de  $\mu$  sont correctes, le phytoplancton des couches homogènes se trouve dans de bonnes conditions de croissance qu'il y ait ou non du nitrate dans l'eau. Bien que le maximum de chlorophylle de la station A corresponde au maximum de production primaire, le rapport  $\mu : \mu_{max}$  n'y est pas maximum. Ce résultat confirme celui de Cullen et Eppley (1981) qui ont trouvé dans le California Bight, que le maximum de chlorophylle était souvent un maximum de biomasse, parfois un maximum de production, mais rarement un maximum de taux de croissance.

#### Temps de renouvellement de PO<sub>4</sub>-P

A la station A, nous avons observé des temps de renouvellement du phosphate nettement plus courts dans la CH (où les concentrations en PO<sub>4</sub>-P sont faibles) qu'en dessous. Déjà, dans le dôme d'Angola, on avait mesuré les temps de renouvellement de l'urée les plus courts dans la CH (Herbland, 1976). Ces résultats vont dans le même sens que ceux du paragraphe précédent, à savoir l'existence d'une grande activité biologique de la couche homogène. D'ailleurs, il faut remarquer que les temps de renouvellement de PO<sub>4</sub>-P dans la CH, sont des valeurs maximales, car, à deux reprises, des incubations *in situ* de 5 h (au lieu de 11 h habituellement) ont donné des temps de renouvellement significativement plus courts dans la CH et non au niveau du maximum de chlorophylle. Cela s'explique par le fait que, sur le plan théorique, on ne peut mesurer des temps de renouvellement inférieurs à la durée de l'incubation (Sheldon et Sutcliffe, 1978).

#### Conclusions

Nos observations, ainsi que celles d'autres auteurs (Sheldon et Sutcliffe 1978; Gieskes *et al.*, 1979, Goldman *et al.*, 1979; Postma et Rommets, 1979) tendent à montrer que

l'absence de nitrate dans les eaux de surface ne provoque pas un ralentissement des taux de croissance du phytoplancton. Nous avons d'autres mesures (variations journalières de la saturation en oxygène, du coefficient total de diffusion de la lumière) qui vont aussi dans ce sens. L'idée que les taux de croissance dans le milieu naturel puissent approcher le taux de croissance maximal est difficile à accepter quand il semble évident que les sels nutritifs sont en rupture de stock et souvent indétectables.

Pour comprendre comment des taux de croissance élevés et des concentrations très faibles en sels nutritifs peuvent coexister, on peut comparer la couche homogène à la simple culture continue (Eppley *et al.*, 1973; Goldman *et al.*, 1979). Dans un tel système, une fois l'équilibre atteint, la biomasse produite par la culture est celle qui s'écoule par le trop plein. Un résultat important et souvent mal compris est que le taux de croissance du phytoplancton est égal au taux de dilution mais il est totalement indépendant de la concentration du sel nutritif limitant; toutefois, la biomasse à l'état d'équilibre, est proportionnelle à la concentration de l'élément limitant (Goldman, 1977). C'est un peu ce que nous avons observé à la station B, où l'apport de nitrate augmenterait la biomasse et la part du phytoplancton dans la MOP mais pas le taux de croissance.

On peut s'étonner que, jusqu'à ces dernières années, l'on ait mesuré des taux de croissance et des NA plus faibles dans les eaux pauvres que dans les eaux riches, alors que la tendance inverse se dessine aujourd'hui. Ceci tient vraisemblablement à une question de méthodologie (Sheldon et Sutcliffe, 1978; Gieskes *et al.*, 1979) mais, peut-être aussi, à un problème plus fondamental de concept. Méthodologie, parce qu'il semble que la méthode au <sup>14</sup>C, avec des incubations de longue durée (12 ou 24 h), les herbivores non éliminés et le cheminement complexe du <sup>14</sup>C pendant l'incubation ne soit pas la méthode la plus appropriée dans de telles eaux pour mettre en évidence des taux de croissance élevés. C'est en effet avec d'autres méthodes: augmentation du volume des particules après élimination des herbivores (Sheldon *et al.*, 1973), augmentation de l'ATP (Sheldon et Sutcliffe, 1978), variations journalières des caractéristiques chimiques et biologiques de la colonne d'eau (Postma et Rommets, 1979; Tijssen, 1979) que l'existence des taux de croissance élevés a été soupçonnée. Mais c'est aussi un problème de concept, parce que l'idée maîtresse a longtemps été la suivante: puisque le facteur limitant impose une limite à la croissance, il est logique d'en déduire que les taux de croissance sont faibles quand la croissance est faible. En d'autres termes, on admettait que ce qui produit peu se renouvelle peu.

En fait, s'il est vrai que l'absence de sels nutritifs impose nécessairement des faibles biomasses, il n'est pas prouvé qu'elle impose de faibles vitesses de renouvellement de ces biomasses. S'il est dispensé de façon continue par les hétérotrophes au fur et à mesure des besoins du phytoplancton, le sel nutritif limitant ne sera pas dosable dans le milieu mais son absence ne signifie pas obligatoire-

ment *déficience* pour le phytoplancton; si la biomasse, végétale est broutée par le microzooplancton, au même rythme qu'elle est synthétisée, le taux de croissance peut conserver une valeur élevée, sans qu'il soit possible de déceler une accumulation de biomasse végétale. Il n'est pas impossible, comme le suggérait Eppley (1972) que certaines valeurs de NA ont été considérées comme fausses, et donc non publiées, parce qu'elles se trouvaient hors des limites imposées par le «dogme».

Si cette tendance devait se confirmer, il est évident que le rôle des eaux oligotrophes dans le cycle global du carbone au niveau planétaire serait à reconsidérer, compte tenu de l'importance de leur superficie par rapport à celle de l'ensemble de l'océan mondial (Eppley, 1980).

*Remerciement.* Nous remercions Mm. B. Barrier et J. L. Crémoux pour l'analyse des sels nutritifs et leur assistance technique pendant les campagnes.

### Littérature citée

- Antia, N. J., McAllister, T. R. Parsons, K. Stephens and J. D. H. Strickland: Further measurements of primary production using a large plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.* 8, 166-183 (1963)
- Bannister, T. T. and E. A. Laws: Modeling phytoplankton carbon metabolism. *In: Primary productivity in the sea*, pp 243-246. Ed. by P. G. Falkowski. New York: Plenum Press 1980
- Banse, K.: Determining the carbon-to-chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Mar. Biol.* 41, 199-212 (1977)
- Chan, A. T.: Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. II. Relationship between photosynthesis, growth and carbon/chlorophyll *a* ratio. *J. Phycol.* 16, 428-432 (1980)
- Cullen, J. J.: The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll *a*. *Can. J. Fish. aquat. Sciences* 39, 791-803 (1982)
- Cullen, J. J. and R. W. Eppley: Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanol. Acta* 4, 23-32 (1981)
- Curl, H. Jr. and L. F. Small: Variations in photosynthetic assimilation ratios in natural phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.* 10 (Special vol.), R67-R73 (1965)
- Dugdale, R. C.: Nutrient limitation in the sea. Dynamics, identification and significance. *Limnol. Oceanogr.* 12, 685-695 (1967)
- Eppley, R. W.: An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples. *Limnol. Oceanogr.* 13, 574-582 (1968)
- Eppley, R. W.: Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull. U.S.* 70, 1063-1085 (1972)
- Eppley, R. W.: Estimating phytoplankton growth rates in the central oligotrophic oceans. *In: Primary productivity in the sea*, pp 231-242. Ed. by P. G. Falkowski. New York: Plenum Press 1980
- Eppley, R. W., W. H. Harrison, S. W. Chisholm and E. Stewart: Particulate organic matter in surface waters of southern California and its relationships to phytoplankton. *J. mar. Res.* 35, 671-696 (1977)
- Eppley, R. W., E. H. Renger, E. L. Venrick and M. Mullin: A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the north Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 18, 534-551 (1973)
- Gieskes, W. W. C., G. W. Kraay and M. A. Baars: Current <sup>14</sup>C methods for measuring primary production: gross underestimates in oceanic waters. *Neth. J. Sea Res.* 13, 58-78 (1979)
- Goldman, J. C.: Steady state growth of phytoplankton in continuous culture: comparison of internal and external nutrient equations. *J. Phycol.* 13, 251-258 (1977)
- Goldman, J. C.: Physiological processes, nutrient availability and the concept of relative growth rate in marine phytoplankton ecology. *In: Primary productivity in the sea*, pp 179-193. Ed. by P. G. Falkowski. New York: Plenum Press 1980
- Goldman, J. C., J. J. McCarthy and D. G. Peavey: Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. *Nature, Lond.* 279, 210-215 (1979)
- Harris, G. P.: Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. (Beih. Ergebn. Limnol.)* 10, 1-171 (1978)
- Herbland, A.: *In situ* utilization of urea in the euphotic zone of the tropical Atlantic Ocean. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 21, 269-277 (1976)
- Herbland, A.: The prevention of radio carbon loss in liquid scintillation counting of solutions containing <sup>14</sup>C-NaHCO<sub>3</sub>. *Int. J. appl. Radiat. Isotopes* 28, 795-796 (1977)
- Herbland, A. and A. Le Bouteiller: The size distribution of phytoplankton and particulate organic matter in the equatorial Atlantic Ocean: importance of ultrastolon and consequences. *J. Plankton Res.* 4, 659-673 (1981)
- Herbland, A. et J. Pagès: L'adenosine tri-phosphate (ATP) dans le dôme de Guinée: distribution verticale et signification écologique. *Cah. O.R.S.T.O.M. Sér. Océanogr.* 13, 163-169 (1975)
- Herbland, A. and B. Voituriez: Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean. *J. mar. Res.* 37, 87-102 (1979)
- Ichimura, S.: Environmental gradient and its relation to primary productivity in Tokio Bay. *Rec. oceanogr. Wks Japan (N.S.)* 9, 115-128 (1967)
- Jacques, G., M. Minas, J. Neveux, P. Nival et G. Slawyk: Conditions estivales dans la divergence de Méditerranée Nord-Occidentale. III. Phytoplancton. *Annls Inst. Océanogr., Monaco* 52, 141-152 (1976)
- Lean, D. S. and B. K. Burnison: An evaluation of errors in the <sup>14</sup>C method of primary production measurement. *Limnol. Oceanogr.* 24, 917-928 (1979)
- Lorenzen, C. J.: Carbon/chlorophyll relationships in an upwelling area. *Limnol. Oceanogr.* 13, 202-204 (1968)
- Malone, T. C.: The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in tropical oceanic and neritic phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.* 16, 633-639 (1971 a)
- Malone, T. C.: Diurnal rhythms in netplankton and nannoplankton assimilation ratios. *Mar. Biol.* 10, 285-289 (1971 b)
- Medipro: Résultats de la campagne MEDIPROD III. *Publs Cent. natn. Exploit. Océans (Sér. Résult. Campagnes Mer)* 8, 1-40 (1974)
- Ortner, P. B., P. H. Wiebe and J. L. Cox: Relationships between oceanic epizooplankton distributions and the seasonal deep chlorophyll maximum in the North Western Atlantic Ocean. *J. mar. Res.* 38, 507-531 (1980)
- Perry, M. J.: Phosphate utilization by an oceanic diatom in phosphorus limited chemostat culture and in oligotrophic waters of the central North Pacific. *Limnol. Oceanogr.* 21, 88-108 (1976)
- Perry, M. J. and R. W. Eppley: Phosphate uptake by phytoplankton in the central North Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.* 28 A, 39-49 (1981)
- Peterson, B. J.: Aquatic primary productivity and the <sup>14</sup>C-CO<sub>2</sub> method: a history of the productivity problem. *A. Rev. Ecol. Syst.* 11, 359-385 (1980)
- Platt, T. and D. V. Subba Rao: Some current problems in marine phytoplankton productivity. *Tech. Rep. Fish. Res. Bd Can.* 370, 1-90 (1973)

- Postma, H. and J. W. Rommets: Dissolved and particulate organic carbon in the North Equatorial Current of the Atlantic Ocean. *Neth. J. Sea Res.* 13, 85-98 (1979)
- Redalje, D. G. and E. A. Laws: A new method for estimating phytoplankton growth rates and carbon biomass. *Mar. Biol.* 62, 73-79 (1981).
- Sharp, J. H., M. J. Perry, E. H. Renger and R. W. Eppley: Phytoplankton rate processes in the oligotrophic waters of the central North Pacific Ocean. *J. Plankton Res.* 2, 335-353 (1980)
- Sheldon, R. W. and W. H. Sutcliffe: Generation times of 3 h for Sargasso Sea microplankton determined by ATP analysis. *Limnol. Oceanogr.* 23, 1051-1055 (1978)
- Sheldon, R. W., W. H. Sutcliffe, Jr. and A. Prakash: The production of particles in the surface waters of the ocean with particular reference to the Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.* 18, 719-733 (1973)
- Steele, J. H.: A study of production in the Gulf of Mexico. *J. mar. Res.* 22, 211-222 (1964)
- Steele, J. H. and I. E. Baird: Relations between primary production, chlorophyll and particulate carbon. *Limnol. Oceanogr.* 6, 68-78 (1961)
- Steele, J. H. and I. E. Baird: Further relations between primary production chlorophyll and particulate carbon. *Limnol. Oceanogr.* 7, 42-47 (1962)
- Steemann Nielsen, E.: The use of radioactive carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* 18, 117-140 (1952)
- Steemann Nielsen, E. and E. G. Jørgensen: The adaptation of plankton algae. I. General part. *Physiologia Pl.* 21, 401-413 (1968)
- Thomas, W. H. and A. N. Dodson: On nitrogen deficiency in Tropical Pacific Ocean phytoplankton. II. Photosynthetic and cellular characteristic of a chemostat-grown diatom. *Limnol. Oceanogr.* 17, 515-523 (1972)
- Tijssen, S. B.: Diurnal oxygen rhythm and primary production in the mixed layer of the Atlantic Ocean at 20°N. *Neth. J. Sea Res.* 13, 79-84 (1979)

Date of final manuscript acceptance: November 2, 1982.

Communicated by J. M. Pérès, Marseille