

# Le maximum de chlorophylle dans l'Atlantique tropical oriental : description, écologie, interprétation

Alain HERBLAND (1)

## RÉSUMÉ

Le maximum profond de chlorophylle (MPC) est étudié sous divers aspects à partir de 487 profils réalisés entre 1975 et 1979 dans la couche 0-150 m ou 0-100 m de l'Atlantique tropical oriental du large. Sur le plan méthodologique, nous avons trouvé que : (1) le filtre Whatman GFC ne retient pas toutes les particules chlorophylliennes ; (2) la fluorescence in vivo ( $F_v$ ) permet de localiser le MPC ; (3) l'adjonction de DCMU n'améliore pas la relation chlorophylle a- $F_v$  ; (4) l'épaisseur et la profondeur du MPC sont étroitement dépendantes de la qualité de l'échantillonnage discret, et qu'il est ambigu de définir le MPC.

Sur la verticale, le MPC est le plus souvent unique et présente différentes formes qui peuvent se regrouper en 5 catégories. Son épaisseur varie en fonction inverse de sa profondeur dans les situations tropicales typiques (STT) de même que la concentration en chlorophylle a au niveau du MPC (de 2,5 à 0,12  $\mu\text{g l}^{-1}$ ). Sa profondeur suit la profondeur de la nitracline.

L'étude des conditions écologiques au niveau du MPC (température, lumière, sels nutritifs) révèle une sorte de paradoxe : le phytoplancton du MPC vit dans des eaux relativement froides (15-20 °C), peu éclairées (2-10 % de l'éclairement de surface) et non épuisées en sels nutritifs (qq.  $\mu\text{atg l}^{-1}$  de nitrate), conditions tout à fait différentes de celles qui règnent dans la couche homogène, sensibles à l'observateur.

Le MPC serait le plus souvent un maximum de biomasse phytoplanctonique, un maximum de production primaire jusqu'à 40-50 m dans la STT (jusqu'à 20 m seulement dans l'upwelling équatorial) et rarement un maximum de taux de croissance.

La production nouvelle serait à l'origine du maintien du MPC. Les autres facteurs (diminution du rapport C/chla du phytoplancton, sédimentation, broutage) n'interviendraient qu'en second lieu.

MOTS-CLÉS : Chlorophylle a - Phytoplancton -- Atlantique tropical.

## ABSTRACT

### CHLOROPHYLL MAXIMUM IN THE ORIENTAL TROPICAL ATLANTIC OCEAN : DESCRIPTION, ECOLOGY, INTERPRETATION

The deep chlorophyll maximum (MPC) in the eastern tropical Atlantic Ocean, was studied from 487 profiles made between 1975 and 1979, in the 0-150 or 0-100 m layer. Some methodological observations have been pointed out : (1) the fibre filter Whatman GFC does retain all the chlorophyll a containing particles ; (2) the in vivo fluorescence ( $F_v$ ) maximum and the MPC are at the same depth ; (3) the use of DCMU does not improve the chlorophyll a- $F_v$  relationship and (4) the thickness and the depth of the observed MPC are closely dependant of the validity of the discrete sampling.

The thickness of the MPC, and the chlorophyll a value at the maximum level ( $C_m$ ) are negatively correlated

(1) Centre O.R.S.T.O.M., B.P. 1386, Dakar, Sénégal.

with depth in the Typical Tropical Structure. *Cm* changed from 2.5 (near the surface to  $0.12 \mu\text{g l}^{-1}$  at 120 m). The depth of the MPC follows the depth of the nitracline.

Temperature, light and nutrient conditions in the MPC are significantly different from those of the mixed layer ( $T^\circ = 15-20^\circ\text{C}$ , 2-10 % of surface light and few  $\mu\text{gail}^{-1}$  of nitrate).

The MPC would be frequently a phytoplankton's biomass maximum, a primary production maximum in the 40-50 m layer of the TTS (only 20 m in the equatorial upwelling) and rarely a maximum of growth rate of phytoplankton.

The new production (from nitrate uptake) would be the main driving force in the formation and maintenance of the MPC in the eastern tropical Atlantic Ocean. The others possible causes (decrease of the ratio  $C/\text{chl}a$  of phytoplankton, sedimentation and grazing) would be of secondary importance.

KEY WORDS : Chlorophyll *a* — Phytoplankton — Tropical Atlantic.

## 1. INTRODUCTION

Comme la photosynthèse est essentiellement dépendante de la lumière, et que la lumière est absorbée par l'océan, de façon quasi exponentielle, on pourrait logiquement s'attendre à ce que la distribution du phytoplancton suive une loi similaire. Or, dans la très grande majorité des cas, et particulièrement dans l'océan tropical et subtropical du large, il n'en est rien. On a progressivement découvert, ces trente dernières années, l'existence de maxima de chlorophylle en profondeur (RILEY *et al.*, 1949; STEELE et YENTSCH, 1960; STEELE, 1964; ANDERSON, 1964, 1969, 1972; LORENZEN, 1967 et bien d'autres cités par GULLEN, 1982). Les travaux complémentaires de VERRICK *et al.* (1973), RELEVANTE et GILMARTIN (1973) et SCHULENBERGER (1978) montrent que le Maximum Profond de Chlorophylle (MPC) (1) traverse complètement le Pacifique d'est en ouest dans l'hémisphère nord à la latitude de  $28^\circ\text{N}$ , et qu'il est quasi permanent entre  $40^\circ\text{N}$  et  $25^\circ\text{S}$  pour la partie orientale du Pacifique. En ce qui concerne l'océan Atlantique, GIESKES *et al.* (1978) l'ont observé dans le courant nord équatorial, EL SAYED et TURNER (1978) dans le golfe du Mexique; il a été également signalé à divers endroits de l'Atlantique tropical oriental (VOITURIEZ et DANDONNEAU, 1974; HERBLAND et PAGÈS, 1975; HERBLAND et VOITURIEZ, 1977, 1979). Le MPC semble donc un phénomène régulier, présent dans la plupart des océans tropicaux et subtropicaux. Comment se forme-t-il? Comment se maintient-il? Quel est son rôle dans l'économie de la colonne d'eau? Les réponses à ces questions sont nécessaires pour comprendre les mécanismes qui règlent l'intensité de la production biologique des océans tropicaux et subtropicaux. C'est pourquoi nous lui avons consacré une étude spéciale dans l'Atlantique

tropical oriental (ATOR) à partir des nombreuses observations réalisées pendant près de 10 ans par les équipes de l'O.R.S.T.O.M.

## 2. MÉTHODES

### 2.1. Les mesures de chlorophylle

La chlorophylle a été mesurée par différentes méthodes, ce qui rend la comparaison difficile d'une campagne à l'autre, et même parfois impossible quand il s'agit de comparer des valeurs absolues et non plus seulement des profils. Jusqu'en 1971 inclus, la chlorophylle a été analysée par une technique spectrophotométrique (méthode trichromatique de PARSONS et STRICKLAND, 1963) qui présentait l'inconvénient majeur de nécessiter de grands volumes d'eau (8 à 12 l pour les eaux du large). Il en résultait des temps de prélèvement et de filtration longs, des risques de détérioration et une imprécision due au nombre réduit de niveaux échantillonnés (4 à 6 niveaux équitablement répartis entre 0 et 100 m). Entre 1972 et 1975, le dosage a été réalisé par la technique de fluorimétrie *in vivo* (LORENZEN, 1966) avec étalonnage spectrophotométrique à quelques niveaux (en général trois, mais pas à chaque station). Ce procédé rapide présente l'immense avantage de ne nécessiter que quelques millilitres d'eau et ainsi de localiser plus précisément le niveau du maximum quand il est aigu. En contrepartie, les inconvénients sont nombreux et ne permettent pas d'obtenir une valeur absolue précise de la chlorophylle *a* contenue dans l'échantillon (LORENZEN et JEFFREY, 1980). Depuis 1975, la technique fluorimétrique employée est une adaptation de celle de HOLM-HANSEN *et al.* (1965) : 170-180 ml d'eau de mer sont filtrés sur

(1) On appellera Maximum Profond de Chlorophylle (= MPC) tout maximum de chlorophylle qui n'est pas en surface. C'est une traduction, parmi d'autres possibles, de « Deep Chlorophyll Maximum » et de « Subsuperficial Chlorophyll Maximum ».

un filtre en fibre de verre (Whatman GFC ou Gelman type A) de 25 mm de diamètre avec une très faible dépression de filtration (75 mm Hg). Après broyage dans un tube de Potter et extraction à l'obscurité et au froid ( $\approx 4-8$  °C) pendant quelques heures dans 6-8 ml d'acétone à 90 %, les échantillons sont agités puis centrifugés à 2 000 tours pendant 10 mn. Le fluorimètre est un Turner (modèle 111) équipé d'un filtre primaire (excitation) avec maximum de transmission à 420 nm (CS-5-60), d'un filtre secondaire (émission) opaque à toutes les longueurs d'ondes inférieures à 650 nm (CS-2-64) ce qui permet d'éliminer la fluorescence des pigments accessoires comme la chlorophylle c (HOLM-HANSEN *et al.*, 1965). Il était aussi équipé d'un photomultiplicateur R 446 (« red sensitive »). Le zéro de l'appareil était réalisé sur de l'acétone à 90 %, et la calibration, par des mesures spectrophotométriques sur de la chlorophylle *a* pure (Sigma), dont la qualité était vérifiée sur un spectrophotomètre enregistreur permettant le balayage du spectre. Il faut signaler que cette technique fluorimétrique, la plus employée en océanographie, devient imprécise quand l'échantillon renferme des cellules contenant de la chlorophylle *b*, dont le spectre interfère avec celui des phaeopigments (LORENZEN et JEFFREY, 1980).

## 2.2. Trois aspects méthodologiques

(a) *Le problème du choix d'un filtre pour retenir le phytoplancton dans les eaux du large de l'océan tropical*

Les filtres en fibre de verre broyés dans l'acétone à 90 % offrent les avantages d'une grande extraction, rapide et peu coûteuse (LONG et COOK, 1971). C'est pourquoi ils sont le plus souvent utilisés de par le monde, et en particulier dans les eaux oligotrophes du large, pour collecter le phytoplancton. D'après SHELDON (1972, fig. 2), le filtre Whatman GFC retient à 100 % les particules supérieures à 2  $\mu\text{m}$ ; les particules de 1  $\mu\text{m}$  sont retenues à 80-90 % et 50 % des particules de 0,7  $\mu\text{m}$  passent au travers du filtre. Or des travaux récents ont montré que les cellules phytoplanctoniques ont des tailles extrêmement petites dans les eaux tropicales du large et que 40 à 60 % de la chlorophylle peut passer au travers d'un filtre Nucléopore de 1  $\mu\text{m}$  de porosité (HERBLAND et LE BOUTEILLER, 1981; HARRISON, 1981). Dans ces conditions, il n'est pas sûr que les filtres Whatman GFC retiennent l'ensemble des particules chlorophylliennes et leur utilisation conduirait à une sous-estimation des valeurs de chlorophylle *a*. Pour répondre à cette question, nous avons réalisé trois expériences dans lesquelles nous avons filtré la même eau du large sur un filtre Millipore 0,2  $\mu\text{m}$ , un filtre Whatman GFC et un filtre Gelman

type A. Les résultats de l'une d'entre elles, mais représentative de l'ensemble, sont exprimés dans le tableau I.

TABLEAU I

Influence de la qualité du filtre sur la valeur de la chlorophylle *a* pour une eau provenant du maximum de chlorophylle et de la couche homogène (5 m) mélangées en parties égales (3° 20' S - 4° W)

*Influence of the nature of the filter (porosity) on the value of chlorophyll *a*. Water of the chlorophyll maximum layer and 5 m (mixed layer) mixed in equal part (3° 20' S - 4° W)*

[chl <i>a</i> ]	Millipore 0,2 $\mu\text{m}$	Whatman GFC	Gelman Type A
$\mu\text{g l}^{-1}$	0,220 0,235	0,18 0,19	0,15 0,16
%	100	81,3	68,1

Le filtre Millipore 0,2  $\mu\text{m}$  retient davantage de chlorophylle que le filtre Whatman GFC qui en retient davantage que le filtre Gelman type A. Par conséquent, il est clair que l'emploi du filtre Whatman GFC doit être évité dans les eaux tropicales du large. Quant à l'emploi du filtre Gelman type A, il est à proscrire absolument car nous avons systématiquement trouvé une différence entre le Whatman et le Gelman quand les eaux contiennent une proportion élevée de petites particules. A défaut de mieux, il semble que les nouveaux Whatman GFF doivent être préférés, à moins que les disponibilités financières (ils sont très chers) et le temps disponible (ils augmentent la durée de filtration) permettent l'emploi de filtres Nucléopore 0,2  $\mu\text{m}$  qui ont un meilleur pouvoir de rétention.

(b) *Utilisation de la fluorescence in vivo (F in vivo) pour localiser le MPC dans l'Atlantique tropical oriental*

Les avantages de la mesure de la chlorophylle par fluorescence *in vivo* (LORENZEN, 1966) sont bien connus : simplicité, sensibilité, rapidité et possibilité de réaliser des mesures en continu. Ils sont malheureusement contrebalancés par un inconvénient majeur : la grande variabilité du rapport *F in vivo*/chl *a* en fonction de multiples facteurs (voir à ce sujet les discussions de HARRIS, 1978 et de CULLEN, 1982). C'est pourquoi LORENZEN et JEFFREY (1980) recommandent de n'utiliser *F in vivo* que comme une méthode de recherche pour localiser les fronts, définir l'étendue des essais et localiser les maxima de chlorophylle. Au cours

de 116 stations dans l'ATOR, nous avons mesuré simultanément sur les mêmes échantillons la chlorophylle *a* par extraction et acidification et *F in vivo*. Les paramètres de la droite de régression entre la

profondeur du maximum de *F in vivo* (*X*) et la profondeur du maximum de chlorophylle *a* (*Y*) sont exprimés dans le tableau II.

TABLEAU II

Equation de la droite de régression entre *F in vivo* et chl*a*

Parameters of the regression line between the depth of the fluorescence in vivo maximum and the chlorophyll *a* maximum

$\bar{X} = 41,1$	pende = 0,96	ordonnée à l'origine =
$\bar{Y} = 42,7$	$r^2 = 0,94$	+ 3,35 m
$\bar{X}$ = profondeur moyenne du max de <i>F in vivo</i> , $\bar{Y}$ = profondeur moyenne du max de <i>F in vivo</i> . $r^2$ = coefficient de détermination		

Il n'a pas été possible de trouver une différence entre les mesures nocturnes et les mesures diurnes.

Par conséquent, dans l'ATOR, la mesure de *F in vivo* permet de localiser assez précisément le maximum de chlorophylle.

(c) *L'emploi du DCMU pour maximaliser la fluorescence in vivo a été recommandé par SLOVACEK et HAMAN (1977)*

D'après leurs travaux, il devenait possible de mesurer la concentration en chl*a* à partir d'une mesure de *F in vivo*. Cependant, SLOVACEK (1978) lui-même, ESAÏS (1978) et LORENZEN et JEFFREY (1980) trouvent que sur des cultures de phytoplancton l'addition de DCMU « ne semble pas diminuer la variation du facteur de calibration ».

Au cours de six stations comprises entre 2°30' N et 3° S à 4° W, on a mesuré simultanément *F in vivo*, *F in vivo* après l'adjonction de DCMU, et la concentration en chlorophylle *a* (10 niveaux en moyenne entre 0 et 150 m par station). Les deux relations suivantes ont été obtenues :

$$[\text{chl}a] \text{ en } \mu\text{g l}^{-1} = 79.10^{-4} F \text{ in vivo} + 0,048 \quad r^2 = 0,898$$

(sur 10 X)

$$[\text{chl}a] \text{ en } \mu\text{g l}^{-1} = 41.10^{-4} F \text{ in vivo} + 0,039 \quad r^2 = 0,855$$

après DCMU  
(sur 10 X)

Si la fluorescence est bien augmentée puisque la valeur de la pente est presque divisée par deux, la corrélation n'est pas améliorée. Il semble donc que l'addition de DCMU aux populations naturelles de phytoplancton dans l'ATOR ne permette pas d'évaluer plus précisément la chlorophylle *a* à partir des mesures de *F in vivo*.

### 3. PROBLÈMES D'ÉCHANTILLONNAGE ET DÉFINITION DU MAXIMUM DE CHLOROPHYLLE

Le premier problème à résoudre pour l'étude des MPC est un problème d'échantillonnage. Comme ce sont des couches de faible épaisseur, localisées autour d'une profondeur difficile à prévoir, ils ont été le plus souvent tronqués, ou même manqués lors des campagnes océanographiques antérieures à la généralisation de l'emploi de la fluorescence comme technique de dosage (voir à ce sujet la note de STRICKLAND, 1968). Compte tenu de nos connaissances actuelles, on a représenté sur la figure 1 un exemple théorique de distribution verticale de la chlorophylle entre 0 et 150 m, tel qu'on pourrait le rencontrer dans l'Atlantique tropical oriental, en disposant d'un enregistrement continu. A partir d'un tel profil, il est facile de définir arbitrairement la couche du maximum de chlorophylle : on peut décider que la couche du maximum de chlorophylle sera celle où les valeurs sont supérieures à *n* fois la valeur moyenne. Selon le degré d'exigence, *n* sera plus ou moins élevé (fig. 1); comme CULLEN et EPPLEY (1981), il est logique de choisir *n* = 1, c'est-à-dire de considérer comme maximum de chlorophylle la (ou les) couche(s) où la concentration en chlorophylle est supérieure à la valeur moyenne. Mais quand l'échantillonnage est discret, le nombre d'échantillons, et leur répartition sur la verticale influencent la localisation des limites du maximum. A titre d'exemple, trois schémas d'échantillonnages ont été appliqués au profil de la figure 1. Un échantillonnage de type standard (type I), un échantillonnage qui privilégie les 100 premiers mètres (type II), et un échantillonnage qui cerne au mieux la zone

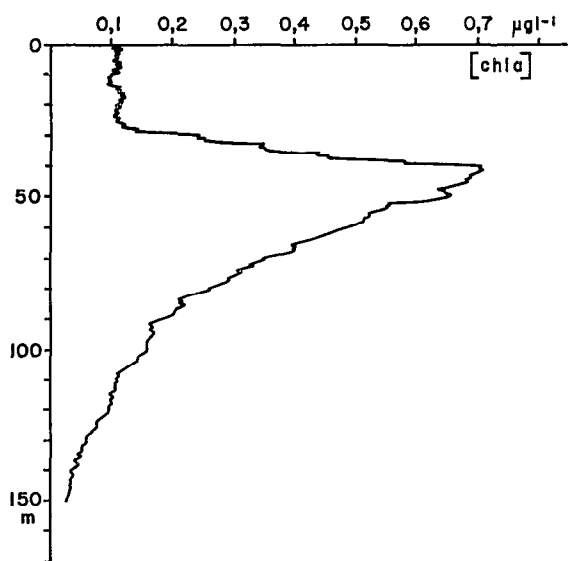


FIG. 1. — Un exemple typique et théorique de distribution verticale de la chlorophylle *a* dans l'Atlantique Tropical Oriental du large

*A theoretical example of the vertical distribution of chlorophyll a in the eastern tropical Atlantic ocean*

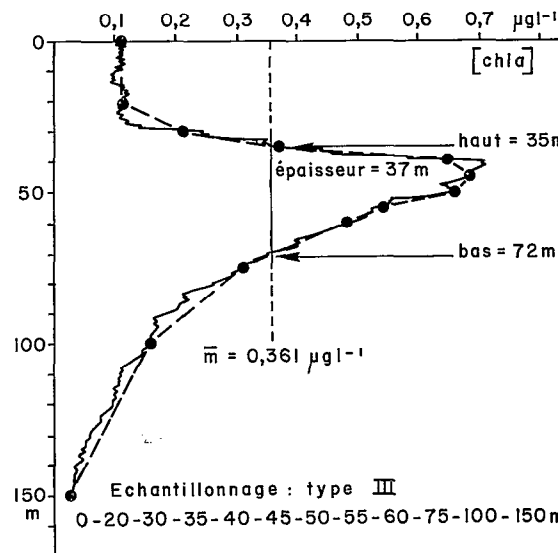
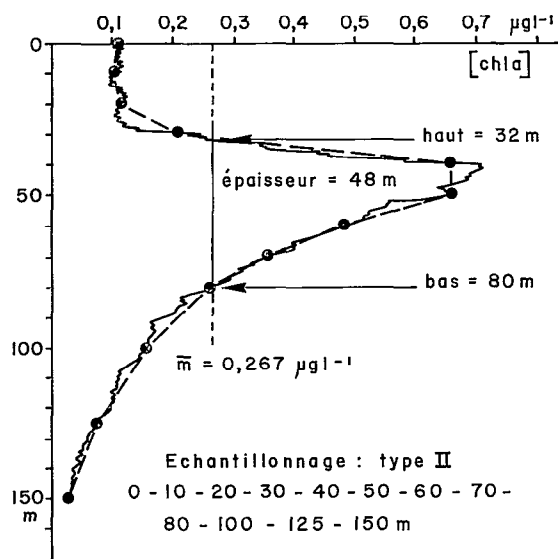
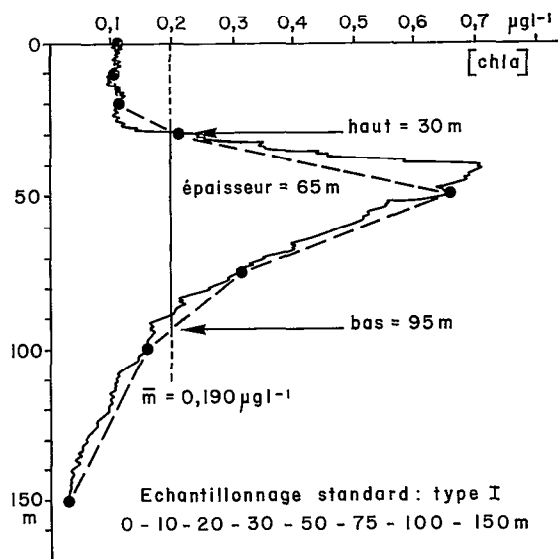
du maximum proprement dit (type III). Le type I comporte 8 niveaux, les deux autres 12. Selon le type choisi, la valeur moyenne varie de 0,190 à 0,361  $\mu\text{g l}^{-1}$ , et l'épaisseur de 37 à 65 m, c'est-à-dire presque d'un facteur deux. D'une façon générale, plus le maximum sera mal échantillonné (type I) plus la valeur moyenne sera basse et plus l'épaisseur du maximum ainsi définie sera grande (fig. 2).

Il faut donc bien garder à l'esprit qu'un échantillonnage discontinu ne donne qu'une image approximative du profil de chlorophylle même si le nombre élevé des échantillons, et la connaissance, avant le prélèvement de certaines caractéristiques hydrologiques comme l'épaisseur de la couche homogène et la valeur du gradient thermique moyen dans la thermocline, permet de diminuer l'incertitude.

En outre, cette définition ne tient pas compte de critères physiologiques du phytoplancton (comme par exemple la teneur cellulaire en chlorophylle) ou de caractéristiques écologiques (comme l'abondance relative des herbivores et des producteurs dans la colonne d'eau); elle est seulement utile pour comparer de façon objective la forme et l'épaisseur des profils de chlorophylle entre eux.

FIG. 2. — Influence de la qualité de l'échantillonnage sur la localisation (épaisseur et profondeur) du MPC

*Influence of the sampling levels on the apparent localisation (thickness and depth) of the MPC* →



#### 4. NOMBRE, FORME, ÉPAISSEUR, PROFONDEUR ET VALEUR DES MAXIMA DE CHLOROPHYLLE DANS L'ATLANTIQUE TROPICAL ORIENTAL

##### 4.1. Nombre de maxima sur la verticale

Sur les 487 profils analysés, 455 (93,4 %) ont une forme unimodale, c'est-à-dire qu'il n'y a qu'une seule couche où la valeur dépasse la valeur moyenne; 19 profils (3,9 %) présentent un double maximum, mais le plus souvent (16 fois) la distinction est établie à partir d'un seul point. On ne peut donc affirmer qu'il s'agisse réellement d'un double maximum car il ne faut pas exclure la possibilité d'une erreur au niveau du prélèvement et de l'analyse. Ces résultats sont voisins de ceux de CULLEN et EPPLEY (1981) qui ont trouvé que 87 % des profils de chlorophylle analysés dans le southern California Bight présentaient un seul maximum. On peut donc affirmer, sans risque de se tromper, que dans la très grande majorité des cas, la zone euphotique de l'océan tropical et intertropical présente un seul maximum continu de chlorophylle, du moins tel que nous l'avons défini. Il semble, d'après DERENBACH *et al.* (1979), que la situation soit différente dans les mers tempérées, où la thermocline saisonnière, beaucoup moins marquée, renferme des couches riches en chlorophylle de quelques dizaines de centimètres d'épaisseur ( $\bar{m} = 34$  cm) distantes de quelques mètres ( $\bar{m} = 3,3$  m).

##### 4.2. Forme des profils de chlorophylle

KARABASHEV (1979) distingue 5 types de profils de fluorescence *in vivo* dans l'océan mondial (voir sa fig. 1). Bien qu'il n'y ait pas équivalence entre la fluorescence *in vivo* et la chlorophylle (voir la récente discussion de CULLEN, 1982) nous avons retrouvé dans l'Atlantique tropical du large les 5 formes de maximum de chlorophylle décrites par KARABASHEV : **1.** La forme quasi homogène trouvée par KARABASHEV dans la partie sud de l'océan Indien tropical a été retrouvée également dans la partie sud (15° S) de l'Atlantique tropical à 4° W (fig. 3 a). **2.** La forme unimodale, avec des valeurs élevées en surface, c'est-à-dire dont la limite supérieure du maximum tel que nous l'avons défini atteint la surface, a été retrouvée dans la divergence équatoriale en période d'activité, lorsqu'il y a du nitrate en surface. Cependant, la valeur maximale est très rarement en surface (fig. 3 b et 3 c). **3.** Assez souvent, dans la zone équatoriale, le profil correspond au profil n° 4 de KARABASHEV : le maximum s'étale sur 30-40 m d'épaisseur depuis la surface sans qu'il soit possible de distinguer une profondeur avec un pic net (fig. 3 d). **4.** La forme unimodale avec de

faibles valeurs dans la couche homogène (fig. 3 e) est de très loin la plus fréquente en saison chaude. Elle est caractéristique de la situation tropicale typique (HERBLAND et VOITURIEZ, 1977). **5.** La forme complexe, où le maximum semble tronqué ou aplati (fig. 3 f), a été rencontrée de temps en temps sans qu'apparemment la structure hydrologique soit perturbée. Lors d'un point fixe de 14 jours à l'équateur, nous avons pu mettre en évidence une relation entre les variations de la structure hydrologique et l'évolution des profils de chlorophylle (HERBLAND et LE BOUTEILLER, 1982). Mais il n'est pas sûr que le maximum de chlorophylle très aplati observé le 13<sup>e</sup> jour lors de ce point fixe soit uniquement le résultat des méandres du système des courants comme nous l'avions premièrement pensé. Il est également possible que l'absence totale d'ensoleillement le 12<sup>e</sup> jour (la veille), qui a provoqué une diminution spectaculaire de la production primaire dans la colonne d'eau (elle a été divisée par 4, voir VOITURIEZ *et al.*, 1982), en soit également la cause indirecte. En effet, s'il existe un équilibre entre la production et la consommation à l'échelle de la journée dans les océans tropicaux et subtropicaux du large comme le pensent certains auteurs (SHELDON *et al.*, 1973; SIEBURTH, 1979; LE BOUTEILLER et HERBLAND, 1982 a et b), une journée sans soleil provoquera une diminution de la biomasse, parce que la consommation n'aura pas diminué. Cela se manifestera par une diminution ou un écrêtement du maximum de chlorophylle qui met plusieurs jours à se restaurer. Ce n'est évidemment qu'une hypothèse, mais étant donné la forte nébulosité au-dessus du golfe de Guinée, elle permettrait d'expliquer certains profils « bizarres » de chlorophylle, non conformes à la structure hydrologique observée.

##### 4.3. Épaisseur

Sur les 487 profils, nous en avons retenu 274 où l'échantillonnage était satisfaisant (nombre élevé et localisation correcte des prélèvements) et sur lesquels nous avons calculé l'épaisseur du MPC. La valeur moyenne est de 40,1 m ( $\sigma = 15,8$ ). Rappelons qu'il s'agit d'une valeur maximale compte tenu du caractère discontinu de l'échantillonnage (voir paragraphe précédent).

Sur l'ensemble des profils retenus ( $n = 274$ ), il existe une relation significative entre l'épaisseur du maximum et sa profondeur ( $r = 0,208$ ); cette relation est très lâche puisque seulement 4,3 % de la variance de l'épaisseur est expliquée par celle de la profondeur de la valeur maximale. Mais si l'on fait la distinction entre les profils des STT et ceux des situations d'upwelling, les relations sont nettement meilleures, surtout pour les situations tropicales typiques où la profondeur explique

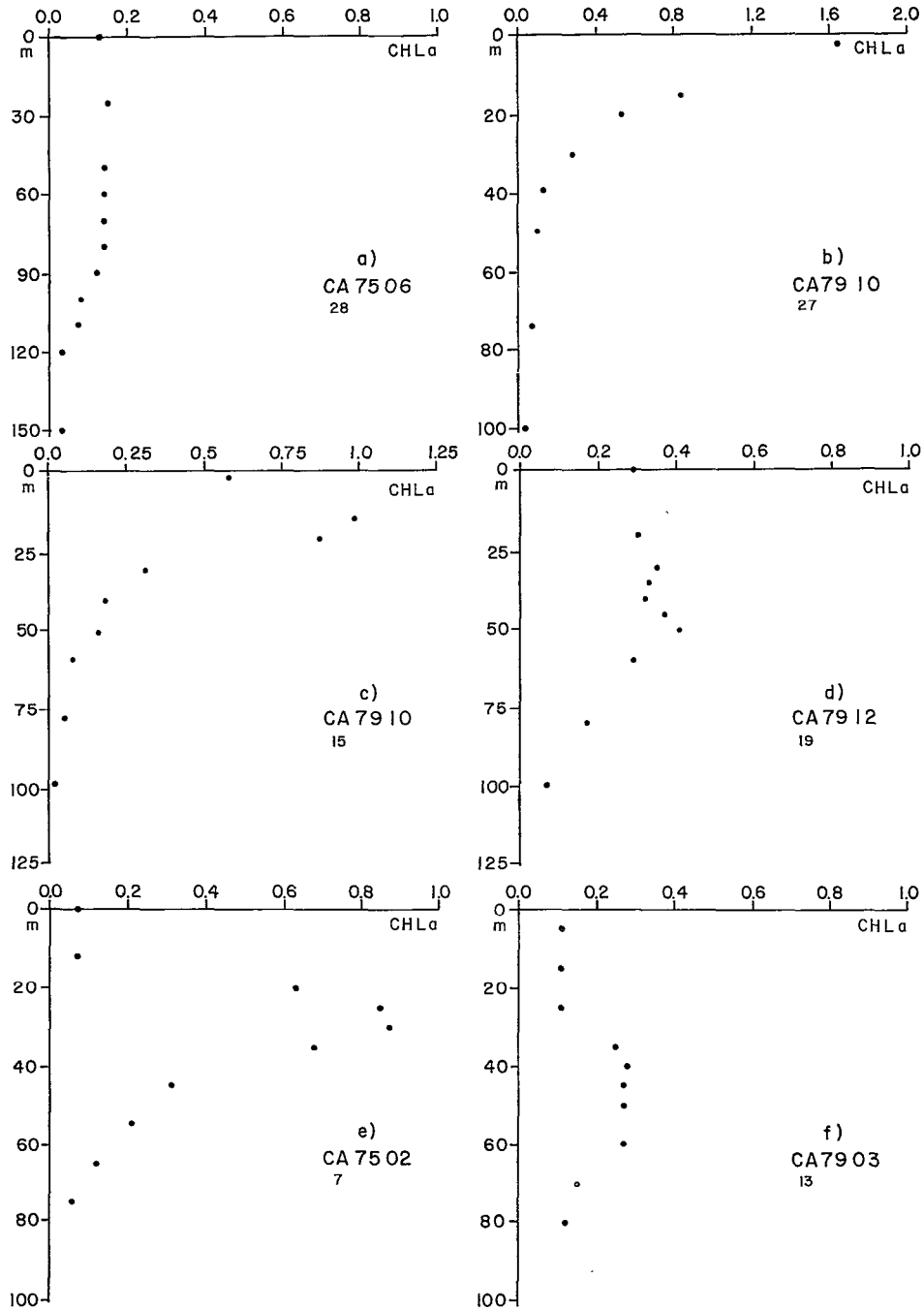


FIG. 3. — Quelques profils de chlorophylle *a* dans le Golfe de Guinée. CAXXXX : référence de la campagne du NO Capricorne et numéro de station : *a*. couche homogène profonde avec du nitrate détectable ; *b*, *c* et *d*. dans l'upwelling équatorial en période d'activité ; *e* et *f*. situation tropicale typique (STT)

*Some examples of vertical distribution of chlorophyll a in the Gulf of Guinea (see text)*

TABLEAU III

Relations entre la profondeur de la valeur maximale de chlorophylle et l'épaisseur du maximum de chlorophylle tel qu'il a été défini dans cette étude ( $E_p$  = épaisseur ;  $Z_{max}$  = profondeur du MPC)

*Relationships between the depth of the chlorophyll a maximum and the thickness of the MPC ( $E_p$  = thickness in meters,  $Z_{max}$  = depth of the MPC)*

Ensemble	$E_p = 0,162 Z_{max} + 34,1$	$n = 279$	$r = 0,208$	$r^2 = 0,043$
STT	$E_p = 0,44 Z_{max} + 16,8$	$n = 185$	$r = 0,562$	$r^2 = 0,316$
S Upw.	$E_p = 0,363 Z_{max} + 38,7$	$n = 94$	$r = 0,416$	$r^2 = 0,173$

31,6 % de la variance de l'épaisseur ( $r = 0,562$ ). Par conséquent, plus le maximum de chlorophylle est profond, plus statistiquement il est épais : il varie de 25 à 56 m en moyenne dans l'Atlantique tropical oriental pour les situations tropicales typiques et de 39 à 55 m pour les situations d'upwelling (tabl. III).

A profondeur égale, le maximum de chlorophylle est plus épais dans la divergence équatoriale qu'ailleurs, c'est-à-dire lorsqu'il y a du nitrate en surface.

#### 4.4. Profondeur

Malgré leur diversité, les profils peuvent se classer en deux grandes catégories : la première est celle où la limite supérieure n'atteint pas la surface, la seconde est celle où le MPC commence dès la surface. A de très rares exceptions près, ces deux catégories correspondent aux deux types de situations hydrologiques que nous avons définies (HERBLAND et VOITURIEZ, 1977, 1979), c'est-à-dire la situation tropicale typique (Typical Tropical Structure = TTS) et la situation d'upwelling du large ou atypique (Atypical Tropical Structure = ATS). La TTS est largement dominante dans l'ATOR du large puisqu'elle se rencontre partout d'octobre à mai, alors que l'ATS ne se rencontre que de juin à octobre entre 1 et 6-7° S de la côte d'Afrique à 20-25° W (les limites occidentales restent à préciser — VOITURIEZ et HERBLAND, 1977, 1982). Encore faut-il noter que certaines années comme 1963, celle des campagnes Équalant, et 1968, le refroidissement équatorial était trop faible pour que la TTS disparaisse (VOITURIEZ et HERBLAND, 1981).

Quant à la profondeur de la valeur maximale proprement dite de chlorophylle sur le profil, elle a été observée de 0 à 100 m, avec une valeur moyenne de 38 m ( $\sigma = 17$ ). HERBLAND et VOITURIEZ (1979) ont montré que dans l'Atlantique tropical oriental, et dans les situations tropicales typiques, les profondeurs de la valeur maximale de chlorophylle et de la première valeur de nitrate différente de zéro (ou supérieure à  $0,5 \mu\text{atgl}^{-1}$ ) étaient statistiquement les mêmes, y compris pour les maxima profonds dans l'Atlantique Tropical Sud (80-90 m).

La présence du maximum de chlorophylle est donc associée à celle de la nitracline. VERNICK *et al.* (1973), EPPLEY *et al.* (1978), EL SAYED et TAGUCHI (1979), CULLEN et EPPLEY (1981) ont fait les mêmes observations dans divers endroits du Pacifique tropical et subtropical, ainsi que EL SAYED et TURNER (1978) dans le golfe du Mexique où le MPC et la nitracline ont été observés en moyenne à 90-110 m.

Bien qu'il y ait une corrélation hautement significative entre la profondeur de la thermocline (caractérisée par son gradient thermique maximum) et la profondeur de la nitracline (HERBLAND et VOITURIEZ, 1979), il existe parfois des écarts assez importants (HERBLAND et VOITURIEZ, 1977). Il n'est donc pas possible de connaître (ou plus exactement de prévoir) la profondeur du MPC à partir d'un simple profil thermique. En revanche, l'oxygène, dont la concentration peut être mesurée de façon satisfaisante par une sonde *in situ*, présente une distribution bien mieux corrélée avec celle du nitrate que celle de la température. En particulier dans l'Atlantique tropical du large, il existe une très forte corrélation ( $r = 0,975$ ) entre la profondeur de la première valeur sous-saturée en oxygène et celle de la première valeur de nitrate différente de zéro (ou  $> 0,5 \mu\text{atgl}^{-1}$ ) : ces deux profondeurs sont statistiquement égales (HERBLAND et VOITURIEZ, 1979). La profondeur du MPC sera donc statistiquement celle de l'oxycline et de la nitracline auxquelles il est associé. Et cette association semble se maintenir pour des profondeurs au-delà desquelles nous avons mesuré la chlorophylle. Par exemple, lors d'une campagne dans l'Atlantique tropical occidental, une coupe méridienne entre 5° N et 15° S à 30° W montre que le maximum de fluorescence *in vivo* suit la profondeur de l'oxycline jusqu'à une profondeur de 150 m (fig. 4) (et nous avons vu que les profondeurs du maximum de fluorescence *in vivo* et du maximum de chlorophylle sont fortement corrélées).

#### 4.5. Concentration en chlorophylle a au niveau du maximum ( $C_m$ )

Comme l'a signalé STRICKLAND (1968) les mesures faites au spectrophotomètre à peu de niveaux, et après des filtrations longues conduisent à une



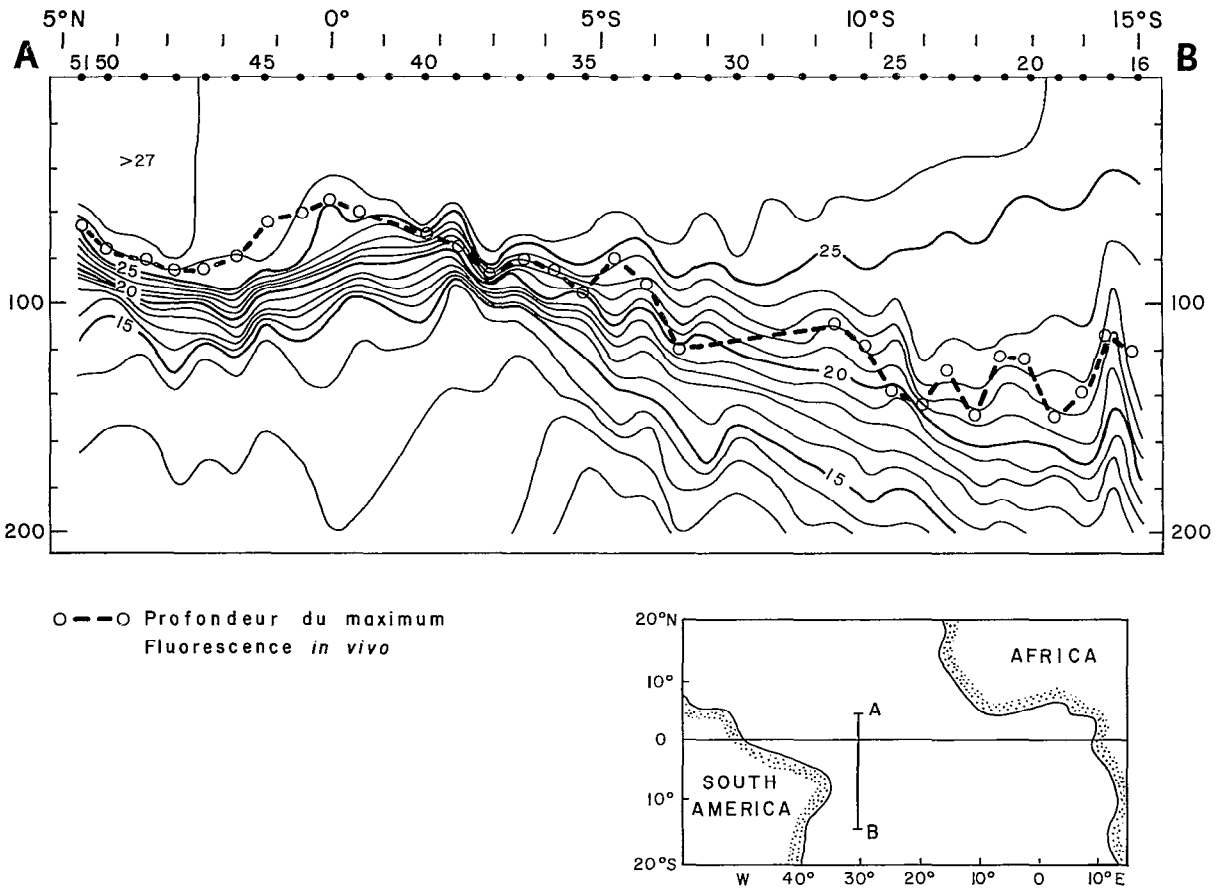


FIG. 4. — Coupe de 5° à 15° S à 30° W montrant la localisation du maximum de fluorescence *in vivo* dans la structure thermique  
 Section from 5° N to 15° S at 30° W showing the depth of the fluorescence *in vivo* maximum in the thermal structure

sous-estimation de la valeur  $C_m$  (voir également LONG et COOK, 1971). De plus, les mesures effectuées avec la même technique mais par des auteurs différents sont difficilement comparables (DANDONNEAU, 1979).

C'est pourquoi nous ne prendrons en compte ici que les mesures de chlorophylle *a* mesurées au fluorimètre après extraction et acidification par notre équipe, afin de minimiser, mais malheureusement pas de supprimer, les risques de sous-estimation et de variation.

Avec cette technique, les valeurs de  $C_m$  sont comprises entre 2,5 et 0,12  $\mu\text{g l}^{-1}$ . En fait la très grande majorité des valeurs ne dépasse pas 1  $\mu\text{g l}^{-1}$  aussi bien dans les structures tropicales typiques que dans la divergence équatoriale en été.

Nous avons représenté sur la fig. 5 l'ensemble des valeurs de chlorophylle mesurées entre 1975 et 1980 dans l'ATOR, toutes stations confondues, avec une répartition en deux groupes : celles de la TTS et celles de l'ATS. Comme EPPLEY (1972)

l'a fait pour la variation du taux de croissance du phytoplancton en fonction de la température, on a tracé l'enveloppe des valeurs mesurées. Bien qu'approximatives, ces enveloppes représentent les valeurs maximales de la concentration en chlorophylle observables au niveau du maximum, à de très rares exceptions près (les points en dehors de l'enveloppe). Il faut bien garder à l'esprit que tous les MPC n'atteignent pas la valeur limite de l'enveloppe, et qu'indépendamment du problème de l'échantillonnage, qui fait manquer la valeur maximale, deux causes simultanées sont à l'origine de l'écart entre le  $C_m$  observé et le  $C_m$  théoriquement possible : 1. les conditions hydrologiques locales (circulation horizontale et verticale, provoquant une turbulence plus ou moins importante) ne permettent pas toujours l'établissement du MPC optimum. C'est par exemple le cas à l'équateur où le courant équatorial de surface et le courant de Lomonosov qui circulent en sens contraire augmentent la turbulence ; 2. l'équilibre production-

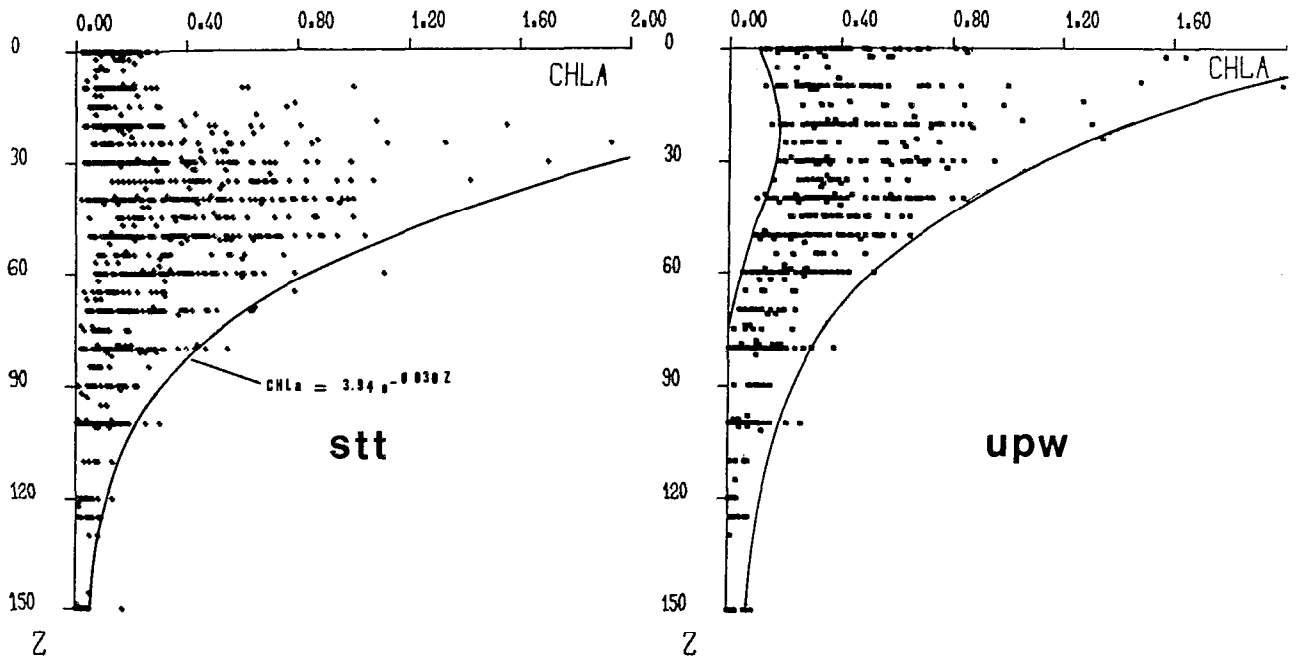


FIG. 5. — Ensemble des valeurs de chlorophylle *a*, toutes stations confondues, réparties en deux catégories : STT et Upwelling équatorial

*Chlorophyll a values (all stations) in the eastern tropical Atlantic. STT = Typical Tropical Structure; Upw = equatorial divergence*

consommation peut être momentanément rompu au profit de la consommation (cas de journées sans soleil qui ont un effet immédiat sur la production). Pour les structures tropicales typiques, la courbe qui exprime le mieux la valeur de  $C_m$  en fonction de la profondeur ( $Z$ ) entre 30 et 150 m a pour équation :

$$C_m = 3,94e^{-0,030Z} \text{ avec } C_m \text{ en } \mu\text{g l}^{-1} \text{ et } Z \text{ en mètres}$$

Il est surprenant de constater que la valeur maximale de  $C_m$  suit une loi aussi simple en fonction de la profondeur et on pourrait être tenté d'y voir l'action directe de la lumière dont l'intensité décroît suivant une loi identique. Cependant, une telle hypothèse implique nécessairement que du nitrate ne soit pas consommé et qu'il apparaisse au-dessus du MPC dans la colonne d'eau puisque la lumière serait le facteur limitant. Or ce n'est pas le cas. Si la valeur du MPC décroît avec la profondeur c'est parce que le flux de nitrate décroît également avec la profondeur comme le montrent les expériences d'assimilation de l'azote 15 (voir paragraphe 6). Pour la situation d'upwelling, le calcul de l'équation de l'enveloppe n'a plus de sens puisque le maximum est le plus souvent localisé entre 0 et 30 m dans une couche d'eau qui contient du nitrate, où l'équilibre : flux de nitrate = consommation par le phytoplancton, est rompu.

## 5. LES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES AU NIVEAU DU MAXIMUM DE CHLOROPHYLLE

Parce qu'elles sont nécessaires à la compréhension de son fonctionnement, nous allons successivement analyser quelles sont les conditions de température, de lumière et de sels nutritifs au niveau du maximum de chlorophylle.

### 5.1. La température

La température agit sur la vitesse des réactions du métabolisme cellulaire, donc directement sur le taux de croissance des algues (EPPLEY, 1972).

Nous avons reporté dans le tableau IV la température mesurée au niveau de la valeur maximale de chlorophylle à quelques stations représentatives de l'Atlantique tropical, ces résultats peuvent faire l'objet des commentaires suivants :

1. à une exception près ( $0^{\circ}$ - $4^{\circ}$  W en avril 79), la température au niveau du maximum est inférieure à  $22^{\circ}\text{C}$ , le plus souvent inférieure à  $21^{\circ}\text{C}$ , alors qu'en saison chaude, la température dans la couche homogène dépasse souvent  $27$ - $28^{\circ}\text{C}$ . Le maximum de chlorophylle se situe donc dans un environnement thermique « relativement tempéré », par rapport aux conditions de surface, sensibles à l'observateur;

TABEAU IV

Profondeur (m), température (°C), lumière (% de surface) et concentration en nitrate ( $\mu\text{atg l}^{-1}$ ) au niveau du MPC à quelques stations dans l'Atlantique tropical Oriental du large

Depth (m), temperature (°C), light (% of surface irradiance) and nitrate concentration ( $\mu\text{gat l}^{-1}$ ) in the MPC at different places and seasons in the Gulf of Guinea

Position	Prof. moy.		Température			Lumière			Nitrate		
	$\bar{m}$	( $\sigma$ )	n	$\bar{m}$	$\sigma$	n	$\bar{m}$	$\sigma$	n	$\bar{m}$	$\sigma$
Dôme de Guinée 13° N - 20°50' W fin août 73	27,5	(3,7)	22	19,5	2,5	-	-	-	23	10,4	5,6
Dôme de Guinée 13°30' N - 22°10' W début octobre 76	42,8	(6,6)	23	18,0	0,85	10	2,5	(1,4)	21	9,2	5,4
Dôme d'Angola 9°30' S - 9°30' E février 75	25,3	(4,7)	10	19,0	1,4	-	-	-	10	11,0	4,7
"Convergence Sud" 11° S - 5°20' W février 75	72,5	(5,2)	6	20,5	0,63	-	-	-	8	1,6	1,5
12° S - 5°20' W juillet 75	89,2	(6,6)	8	20,6	1,4	-	-	-	-	-	-
10° S - 5° W avril 79	70,0	(0,0)	3	19,9	0,5	3	3,8	0,4	3	5,40	1,9
Zone équatoriale											
1) STT (pas de NO <sub>3</sub> en surface)											
0° - 4° W (février 79)	42,1	(5,8)	17	24,1	(0,32)	12	6,3	(1,3)	12	0,80	(0,32)
0° - 4° W (avril 79)	41	(5,4)	13	24,8	(1,4)	11	4,45	(1,8)	13	0,91	(0,50)
0° - 4° W (octobre 79)	47,3	(5,2)	11	20,3	(0,8)	11	4,2	(0,7)	13	6,4	(1,3)
3° S - 4°30' W (avril 79)	31,7	(2,9)	3	21,15	(0,57)	3	12,2	(3,5)	3	0,27	(0,32)
2° N - 4° W (avril 79)	52,5	(3,5)	3	20,6	(0,53)	3	3,6	(0,57)	3	0,13	(0,06)
2) Saison d'upwelling (NO <sub>3</sub> en surface)											
0° - 4° W (juillet 77)	25	(10)	9	19,9	(2,0)	-	-	-	7	6,3	(3,5)
0°30' - 4° W (août 78)	30	(0,0)	3	20,7	(0,4)	3	4,6	(1,0)	3	4,8	(2,2)
2°30' S - 4° W (août 78)	15	(13)	3	21,6	(0,13)	3	28,6	(40,3)	3	2,4	(0,2)
6° S - 4° W (août 78)	16,7	(5,8)	3	22,6	(0,02)	3	9,8	(7,8)	3	1,06	(0,2)
Radiales de la divergence											
4° W - août-sept. 78	29,8	(10,7)	26	20,4	(1,56)	-	-	-	26	6,8	(4,0)
4° W - juin 79	35	(7,5)	8	20,4	(1,62)	-	-	-	8	5,4	(2,6)
1° E - juin 79	23,5	(10,6)	9	21,3	(2,6)	-	-	-	9	4,8	(5,1)
6° E - juin 79	20,0	(12,9)	10	20,7	(2,2)	-	-	-	10	4,2	(3,3)

2. il n'y a pas de relation entre la profondeur du maximum de chlorophylle et la température à son niveau. C'est même dans la région des dômes, où il est proche de la surface (donc le plus proche des eaux très chaudes = 27-28 °C) qu'il est situé dans les eaux les plus froides;

3. les températures, mesurées au niveau du maximum de chlorophylle dans la divergence équatoriale en été, ne sont pas significativement différentes de celles mesurées pendant la saison chaude, et elles sont significativement supérieures à celles mesurées dans les dômes.

Nous sommes donc en présence d'une sorte de paradoxe : les régions où l'eau est la plus chaude en surface (28° et même 29 °C) avec des thermoclines très marquées ( $> 1 \text{ }^\circ\text{C m}^{-1}$ ) peuvent abriter des populations phytoplanctoniques concentrées dans des eaux relativement froides ( $< 19 \text{ }^\circ\text{C}$ ), alors que dans la divergence équatoriale, qui se caractérise par un net refroidissement des eaux de surface (voir VOIRURIEZ *et al.*, 1982), des populations de phytoplancton vivent en majorité à des températures plus élevées ( $> 19 \text{ }^\circ\text{C}$ ) ou, en tout cas, non inférieures à celles de la saison chaude.

Ce résultat mérite d'être souligné, car il est un peu contraire à ce que l'on pourrait attendre *a priori*.

## 5.2. La lumière

Sur le même tableau, nous avons mentionné les pourcentages d'éclairement reçus au niveau de la valeur maximale de chlorophylle. Les résultats sont moins nombreux que ceux qui concernent la température, parce que conformément aux recommandations du SCOR Working Group 15 (1974), nous n'avons considéré que les mesures d'éclairement photonique descendant, c'est-à-dire réalisées avec un quantum mètre (Lambda) dans la gamme des longueurs d'onde (350-700 nm) utiles à la photosynthèse.

Le niveau d'éclairement peut paraître extrêmement faible puisque, à l'exception de deux valeurs, elles sont toutes inférieures à 10 %, avec une majorité au-dessous de 5 %. Le maximum de chlorophylle, bien qu'il ne soit pas très profond, est donc souvent peu éclairé. Sur les 10 valeurs, il existe une corrélation négative hautement significative ( $r = 0,678$ ) entre la profondeur et la valeur de l'éclairement, mais la relation n'explique que 46 % de la variance. L'éclairement au niveau du maximum ne dépend donc pas, dans la limite de notre étude, seulement de la profondeur mais aussi probablement de la richesse en particules de la colonne d'eau au-dessus de lui. Par exemple, le maximum de chlorophylle trouvé à 70 m ( $\sigma = 0$ ) à 10° S-5° W recevait en moyenne plus de lumière (3,8 % de l'éclairement de surface,  $\sigma = 0,4$ ) que celui situé à 42,8 m ( $\sigma = 6,6$ ) dans le dôme de Guinée (tabl. IV). Or la couche homogène à 10° S contenait 0,05  $\mu\text{g l}^{-1}$  de chlorophylle, tandis que dans le dôme de Guinée, la valeur moyenne était de 0,09  $\mu\text{g l}^{-1}$  (COSTE, 1977).

LE BOUTELLER et HERBLAND (1982) ont trouvé que le phytoplancton semblait bien adapté au niveau d'éclairement auquel il avait été échantillonné : la synthèse de chlorophylle dans des échantillons prélevés à 5 m et à 35 m est maximale pour des éclairements respectifs de 50 % et 10 %, c'est-à-dire ceux auxquels ils auraient été soumis *in situ*. De plus pour ces éclairements, les rapports  $^{14}\text{C}$  fixé/chla synthétisé sont de 140 et 63 respectivement, très proches de ceux mesurés *in situ*, aux mêmes niveaux.

Trois expériences, parmi d'autres non publiées, montrent la sensibilité du phytoplancton aux éclairements supérieurs à celui auquel il était soumis *in situ* au moment du prélèvement (fig. 6). Au-delà de 10 % de l'éclairement de surface, la concentration en chlorophylle du phytoplancton naturel diminue fortement après 4 h d'incubation dans des conditions

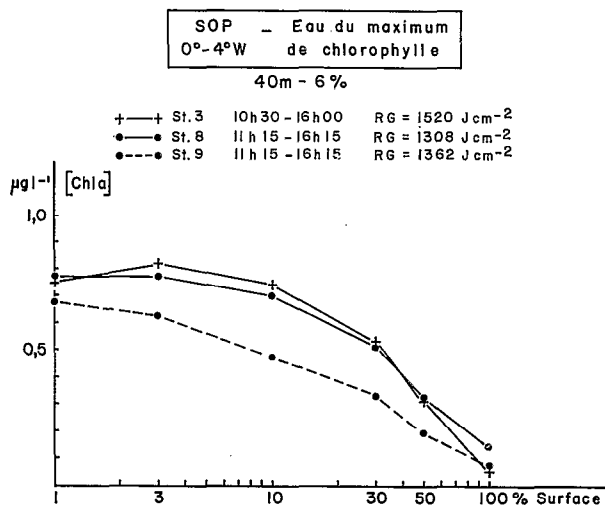


FIG. 6. — Influence de la lumière naturelle sur la concentration en chlorophylle *a* au niveau du MPC. Échantillons incubés sur le pont dans les flacons recouverts d'une toile de nickel (nickel screen)

*Influence of the light intensity on the chlorophyll a value of the MPC. Samples were incubated on the deck, with nickel screen around the bottles*

« *in situ* simulé ». C'est le phénomène bien connu de la photooxydation des pigments (YENTSCH, 1966; MORETH et YENTSCH, 1970).

FALKOWSKI (1980) a clairement montré que le phytoplancton naturel selon qu'il se trouvait dans un environnement instable (une couche homogène bien brassée) ou stable (une pycnocline) avait des réponses photosynthétiques très différentes en fonction de l'éclairement. Dans le premier cas toutes les réponses sont statistiquement identiques (au seuil de 20 %) quel que soit le niveau d'éclairement auquel ont été prélevés les échantillons, alors que dans le second, les cellules peu éclairées de la pycnocline ont des réponses beaucoup plus faibles à partir d'un éclairement de 10-15 % (l'éclairement *in situ* était de 2,5 %). FALKOWSKI en conclut que dans le premier cas la vitesse de brassage de la couche homogène excède la capacité d'adaptation du phytoplancton, alors que dans le second cas il semble parfaitement adapté à l'obscurité (shade adaptation).

Il est donc probable que le phytoplancton constituant le maximum de chlorophylle dans l'ATOR vit en permanence dans une couche très peu éclairée puisque le MPC est localisé plus ou moins haut dans la pycnocline. Comme bien souvent il s'agit d'un maximum de biomasse (voir paragraphe suivant) nous sommes en présence d'un second paradoxe : dans l'Atlantique tropical, du moins

dans sa partie orientale, le phytoplancton est adapté à des conditions d'ombre dans lesquelles il vit quasiment en permanence. Plus à l'ouest, il est probable que la nitracline s'enfonçant, la part du phytoplancton qui vit en permanence dans le MPC diminue par rapport à celle qui vit au-dessus, dans la couche homogène. Or nous avons vu que dans la couche homogène les brassages soumettent le phytoplancton à des éclaircissements variés, qui d'ailleurs peuvent stimuler la photosynthèse si les éclaircissements élevés ne durent pas trop longtemps (MARRA, 1978, 1980).

### 5.3. La concentration en sels nutritifs, et particulièrement en nitrate

Nous avons montré lors de l'analyse statistique de la STT que le maximum de chlorophylle est associé à la nitracline, comme d'ailleurs d'autres auteurs l'ont montré dans d'autres océans (VENRICK *et al.*, 1973; EL SAYED et TURNER, 1978; EPPLEY *et al.*, 1978) ou dans des mers de la zone tempérée en été (JACQUES *et al.*, 1976). Il n'est donc pas étonnant de constater (tabl. IV) que les concentrations moyennes de nitrate au niveau du maximum de chlorophylle sont toujours significativement différentes de zéro, et presque toujours inférieures à  $5 \mu\text{atgl}^{-1}$ . Les valeurs les plus élevées ont été observées dans les dômes de Guinée et d'Angola (entre 0 et  $11 \mu\text{atgl}^{-1}$ ). Cela est probablement dû conjointement aux très forts gradients de tous les paramètres (température, oxygène, sels nutritifs) et à l'imprécision de l'échantillonnage. En revanche, à l'équateur, où la présence du courant de Lomonosov provoque un éclatement de la thermocline et des nutriclines, les valeurs sont très faibles. Sur l'ensemble des mesures, il n'y a pas de corrélation significative entre la profondeur du maximum de chlorophylle et la concentration en nitrate à son niveau ( $r = -0,13$ ).

*En résumé*, s'il est vrai que le phytoplancton qui vit dans la couche homogène de l'océan tropical est soumis à des températures élevées, des éclaircissements forts et une disponibilité faible en sels nutritifs; il est également vrai qu'une fraction importante, d'après les teneurs en chlorophylle (voir ci-dessous la discussion sur la non équivalence chlorophylle-phytoplancton), habite dans la thermocline où règnent des conditions différentes. Nous sommes pour l'instant incapables de dire s'il s'agit des mêmes espèces ou d'espèces différentes. Peu de travaux ont été publiés sur ce sujet (KIEFER and LASKER, 1975; REID *et al.*, 1978), probablement à cause des difficultés dues à l'extrême petitesse et à la fragilité des cellules dans les milieux oligotrophes (SOURNIA, comm. pers.).

## 6. BIOMASSE, PRODUCTION ET TAUX DE CROISSANCE DU PHYTOPLANCTON AU NIVEAU DU MAXIMUM DE CHLOROPHYLLE

Biomasse, production et taux de croissance sont trois notions différentes mais complémentaires pour la compréhension du fonctionnement du MPC. Nous allons successivement examiner dans quelle mesure le MPC est un maximum de biomasse, de production et de taux de croissance.

### 6.1. Le maximum de chlorophylle est-il un maximum de biomasse phytoplanctonique?

Au sens strict, la biomasse phytoplanctonique est la quantité de matière organique contenue dans le phytoplancton vivant. Mais, comme le remarque CULLEN (1982), à la fois pour des raisons théoriques et pratiques, le terme de biomasse est devenu un mot attrape-tout, correspondant plutôt à la définition suivante : la biomasse est la quantité de matériel biologique qui intéresse le chercheur et j'ajouterais : « qu'il peut facilement mesurer ». C'est pourquoi la chlorophylle *a* est le paramètre le plus souvent utilisé dans les études de production primaire comme indice de biomasse du phytoplancton. Malheureusement, on a tendance à oublier qu'il s'agit seulement d'un indice et à considérer réellement la chlorophylle *a* comme une quantité de biomasse.

Si l'approximation reste valable pour comparer sur une grande échelle, des zones dont on sait par ailleurs qu'elles sont contrastées, elle devient plus contestable à une échelle réduite. La zone euphotique de l'océan tropical est un environnement où les paramètres physico-chimiques varient beaucoup avec la profondeur. Il n'est pas certain que des variations de la concentration en chlorophylle sur une verticale correspondent à des variations équivalentes de matière organique ou de carbone phytoplanctonique ( $C_p$ ), plus facile à doser que la matière organique, et bien corrélée avec elle (PLATT et IRWIN, 1973). Par exemple, STEELE (1964) pense que le maximum profond de chlorophylle dans le golfe de Mexico est dû à l'accroissement de la teneur cellulaire en chlorophylle, autrement dit qu'il est le résultat d'une diminution du rapport  $C_p/\text{chl}a$  du phytoplancton et non d'une augmentation de  $C_p$ . CULLEN a passé en revue les différentes causes de variations du rapport  $C_p/\text{chl}a$  : limitation en azote (BANNISTER et LAWS, 1980; GOLDMAN, 1980), lumière disponible (BANNISTER et LAWS, 1980), température (EPPLEY, 1972; MORRIS et GLOVER, 1974), composition spécifique (CHAN, 1980) sont autant de facteurs qui affectent le rapport  $C_p/\text{chl}a$ , dont les valeurs sont comprises entre 10 et 250.

Dans leur grande majorité les maxima profonds de chlorophylle sont justement situés dans des gradients élevés de sels nutritifs, de température et de lumière; on doit donc se demander dans quelle mesure ils reflètent un accroissement réel de la biomasse ou seulement une réponse physiologique interne du phytoplancton aux variations du milieu. Le problème c'est qu'il n'existe pas de méthode pour mesurer instantanément le carbone phytoplanctonique (EPPLEY, 1968; REDALJE et LAWS, 1981) et l'on ne peut comparer les valeurs de chlorophylle qu'à d'autres paramètres également imparfaits : il s'agit généralement de l'ATP, du carbone, de l'azote et du phosphore contenu dans les particules ou encore du nombre de particules comptées par un Coulter Counter. Bien que les particules d'un échantillon naturel comprennent à la fois du phytoplancton, du microzooplancton, des bactéries et des détritiques provenant de ces trois catégories, on pense généralement que leur concentration est une fonction croissante de l'abondance du phytoplancton (EPPLEY *et al.*, 1977), mais la relation est de toute façon imprécise.

A défaut de mieux, nous avons comparé 95 profils de chlorophylle avec des profils de matière organique particulaire (MOP) exprimée en carbone (COP), azote (NOP) et phosphore (POP) pour déterminer dans quelle mesure le maximum de chlorophylle correspond à un maximum de matière organique particulaire. Dans ce but, nous avons ordonné les différentes valeurs de COP, NOP et POP en affectant le rang 1 au maximum, le rang 2 à la valeur immédiatement inférieure et ainsi de suite

jusqu'à la valeur minimum qui a été affectée du rang 6 à 8 puisque nous disposons, selon les stations, de 6 à 8 prélèvements sur la verticale. Puis nous avons calculé le rang moyen de chaque paramètre correspondant au maximum de chlorophylle qui, par définition, est toujours affecté du rang 1.

D'autre part, nous avons distingué les situations tropicales typiques (STT) de la divergence équatoriale en activité, c'est-à-dire les cas où il y a du nitrate en surface ( $> 0,5 \mu\text{agtl}^{-1}$ ). Pour chaque catégorie, nous avons divisé la zone euphotique en 4 couches de 20 m, dans le but de faire apparaître des tendances en fonction de la profondeur. Les résultats sont reportés dans le tableau V.

#### Remarques sur la méthode

Elle ne renseigne pas sur la distance qui sépare les maxima, ni sur leurs positions relatives (plus haut ou plus bas). Toutefois, si les profils ont des formes unimodales, c'est-à-dire qu'un maximum n'est pas voisin d'un minimum, un faible rang indiquera des positions voisines des maximums considérés. Et nous avons vu que c'est le cas pour la très grande majorité des MPC.

#### Commentaires sur les résultats

1. En situation tropicale typique, le maximum de chlorophylle est rarement dans la couche 0-20 m (1 fois sur 63 cas) et nous n'avons pas rencontré de maximum de chlorophylle au-delà de 60 m quand il y a du nitrate en surface (situation d'upwelling).

TABLEAU V

Comparaison des profondeurs du MPC avec les maximums de Phosphore Organique Particulaire (POP), azote (NOP) carbone (COP) et production primaire ( $\Delta^{14}\text{C}$ ) par la méthode de classification par rangs (R). Par définition, le MPC a le rang 1

Comparison between the ranks of the depths of MPC and those of particulate organic phosphorus (POP), particulate organic nitrogen (NOP) particulate organic carbon (COP) and primary production ( $\Delta^{14}\text{C}$ ). By definition, the rank of the MPC is 1 ( $\bar{R}$  = mean rank,  $\sigma$  = standard deviation, Cv = coefficient of variation)

Profondeur du MPC (m)	P.O.P.				N.O.P.				C.O.P.				$\Delta^{14}\text{C}$				
	n	$\bar{R}$	$\sigma$	Cv	n	$\bar{R}$	$\sigma$	Cv	n	$\bar{R}$	$\sigma$	Cv	n	$\bar{R}$	$\sigma$	Cv	
TTS																	
0-20	1	1	-	-	1	1	-	-	0	-	-	-	1	1	-	-	-
20-40	25	1,64	0,99	55,5	20	1,65	0,93	56,4	11	1,73	0,79	45,7	31	1,68	0,91	54,2	
40-60	18	1,94	1,39	71,6	21	1,71	1,59	58,7	14	2,79	1,53	54,8	24	4,00	2,34	58,5	
>60	9	2,67	2,40	89,9	10	2,60	2,27	87,3	7	3,57	2,99	83,8	7	4,00	1,41	35,2	
Divergence équatoriale																	
0-20	8	1,87	0,83	44,4	8	2,00	0,93	46,5	8	1,65	1,06	64,2	10	2,20	0,79	35,9	
20-40	9	2,67	1,41	52,8	9	3,00	1,58	52,7	9	3,44	1,51	43,9	17	4,35	1,04	23,9	
40-60	6	4,67	2,42	51,8	6	6,00	0,89	14,8	6	5,50	1,64	29,8	7	7,14	0,38	5,3	
>60	pas de maximum de chlorophylle et de production au-delà de 60 m																

2. Pour chaque paramètre, le rang moyen  $\bar{R}$  augmente avec la profondeur, ce qui veut dire que plus le maximum de chlorophylle est profond, son degré d'association avec les maxima de POP, NOP et POP diminue.

3. Dans les deux situations, c'est le POP qui conserve en profondeur le degré d'association le plus élevé avec le maximum de chlorophylle.

4. Dans les STT, les coefficients de variations ( $Cv = \frac{\sigma}{\bar{R}}$ ) augmentent tous avec la profondeur, alors

qu'aucune tendance ne se dégage dans les situations d'upwelling, ce qui signifie que dans les STT l'association est de plus en plus floue quand le maximum de chlorophylle est profond.

Récemment, CULLEN et EPPLEY (1981) ont trouvé dans le California Bight, qu'approximativement une fois sur deux la profondeur du maximum de chlorophylle était celle du maximum de biomasse, ce qui montre un bon accord mais signifie clairement que le MPC n'est pas toujours un maximum de biomasse, comme le suggèrent également nos résultats.

En conclusion, cette analyse, plus qualitative que quantitative, fait ressortir des tendances plutôt que des certitudes. Cependant elles sont suffisamment cohérentes pour que nous puissions avancer que, d'une façon générale, le maximum de chlorophylle correspond à un maximum de biomasse phytoplanctonique jusqu'à 60 m dans les situations tropicales typiques et jusqu'à 40 m dans la divergence équatoriale en période d'activité. Pour des profondeurs supérieures, il est difficile d'affirmer quelque chose parce que l'absence de corrélation avec les éléments C, N, P de la MOP ne signifie pas absence de corrélation avec le phytoplancton. Elle signifie seulement que s'il y a un maximum de carbone planctonique, il ne laisse aucune trace sur le profil de COP, donc probablement que la part de  $C_p$  dans COP diminue quand le MPC s'enfonce. SÉMINA (1979) a étudié la distribution verticale du phytoplancton dans diverses régions de l'océan du large à partir de comptages de cellules, et en particulier dans l'Atlantique tropical oriental Sud (5° S-25° S, de la côte à 4° W). Bien que l'échantillonnage ait été réalisé à des profondeurs standards, donc mal adapté pour cerner le maximum de phytoplancton, il montre que lorsque la pycnocline est profonde (75 à 100 m) le maximum de cellules s'observe encore dans 40 % des cas à 75 m mais tombe à 0 % à 100 m.

Enfin, nous avons récemment discuté le problème de la part du phytoplancton dans la matière organique particulière (HERBLAND et LE BOUTELLER, 1983). Il semblerait que la présence de nitrate dans l'eau s'accompagne d'une augmentation relative du phytoplancton et par conséquent qu'au niveau

du MPC le rapport biomasse du phytoplancton/matière organique particulière est plus élevé. Mais là encore il faut être extrêmement prudent pour toute généralisation, car ce phénomène a été observé à l'équateur dans un MPC relativement superficiel (35-50 m), et les biomasses dans la couche homogène sont si faibles que les méthodes d'analyse deviennent imprécises.

## 6.2. Le maximum de chlorophylle est-il un maximum de production photosynthétique?

SOROKIN fut probablement le premier à signaler que, dans l'Atlantique tropical, le maximum de chlorophylle profond dans les couches euphotiques stratifiées pouvait être aussi un maximum de production primaire (SOROKIN, 1960). HERBLAND et VOITURIEZ (1979) ont montré sur 28 stations que le maximum de production pouvait « suivre » le maximum de chlorophylle jusqu'à une profondeur de 60 m dans les situations tropicales typiques. CULLEN et EPPLEY (1981) ont analysé 131 profils (6 niveaux de production primaire) dans les eaux du Southern California bight. Ils notent que « la profondeur du maximum de chlorophylle est souvent la profondeur de la valeur la plus forte de production primaire et que la concordance est hautement significative. Néanmoins, la production primaire au niveau du MPC est au-dessous de la valeur médiane dans 32 % des cas », ce qui révèle finalement une assez pauvre corrélation.

Nous avons réalisé le même type de classement que précédemment avec les 96 profils de production primaire *in situ* effectués dans l'Atlantique tropical oriental. Les résultats sont exprimés dans la dernière colonne de droite du tableau V. Les tendances sont les mêmes que celles observées pour la matière organique particulière avec cependant des différences écologiquement intéressantes :

1. l'association entre les deux maxima n'est très bonne que jusqu'à 40 m dans les STT, et jusqu'à 20 m seulement dans la situation d'upwelling, alors qu'elle l'était jusqu'à 60 et 40 m respectivement pour la MOP ;

2. le coefficient de variation n'augmente pas avec la profondeur du maximum de chlorophylle ; dans le cas des situations d'upwelling, il est même très faible, au-dessous de 40 m ( $Cv = 5,3\%$ ), ce qui signifie que le rang moyen élevé calculé à ces niveaux est permanent et s'observe à chaque station.

Le maximum de production primaire est donc associé au maximum de chlorophylle jusqu'à 40 m dans les situations tropicales typiques, alors que l'association ne descend pas ou peu au-dessous de 20 m quand il y a du nitrate dans l'eau de surface. Au contraire, dans ce cas, quand le maximum de

chlorophylle est au-dessous de 40 m, il correspond toujours à une valeur de production presque minimum puisque le rang moyen égal à 7,1 ( $\sigma = 0,38$ ) est proche de la valeur maximale de 8 (8 niveaux d'échantillonnage).

La distinction entre situation tropicale typique (STT) et situation d'upwelling ou situation tropicale atypique (ATS) permet de donner une explication aux différences entre les résultats de CULLEN et EPPLEY (1981) au large de la Californie et les nôtres (HERBLAND et VOITURIEZ, 1979). Ils notent que du nitrate à faible concentration, mais mesurable, se trouve souvent dans l'eau au-dessus de la nitra-cline; comme dans ce cas l'association maximum de chlorophylle-maximum de production n'existe que dans les niveaux superficiels il est donc normal qu'en ne faisant aucune distinction de profondeur, ces auteurs aient trouvé un degré d'association relativement faible entre le MPC et le maximum de production.

### 6.3. Le maximum de chlorophylle est-il un maximum de taux de croissance?

Si la valeur de la production primaire de la colonne d'eau est intéressante d'un point de vue économique puisqu'elle permet de connaître la quantité de matière exportable sans que le stock diminue de façon irréversible, elle ne donne aucune indication sur la physiologie ou plus généralement sur la vitalité du phytoplancton et le dynamisme de l'écosystème. C'est la mesure simultanée de la biomasse (B) et de la production (P) qui permet de connaître la vitesse des échanges et en particulier le taux de croissance ( $\mu$ ) défini suivant la formule

$$\mu = \frac{1}{B} \frac{P}{\Delta t}$$

Par définition, B et P doivent être exprimés dans les mêmes unités pour que  $\mu$  ait la dimension d'une vitesse ( $T^{-1}$ ). Or toute la difficulté vient de cette contrainte, et c'est pourquoi GOLDMAN (1980) écrivait récemment qu'après 30 années de recherches intensives en écologie du phytoplancton, nous ne savons pas encore mesurer précisément les taux de croissance du phytoplancton en milieu naturel (DE VOOYS, 1979; HARRIS, 1980). Le plus souvent P est mesuré par la méthode au  $^{14}C$  et il n'existe pas encore aujourd'hui de méthode simple pour mesurer le carbone phytoplanctonique (REDALJE and LAWS, 1981); le carbone organique particulaire (COP) inclut de nombreux organismes et des détritiques, et prendre COP comme valeur de  $C_p$  conduit à une sous-estimation plus ou moins grande de  $\mu$  selon l'abondance relative du phytoplancton dans l'échantillon; le même problème se pose si P est mesuré en termes d'azote par la méthode à l'azote 15 (DUGDALE et GOERING, 1967). En outre, dans ce

cas, d'autres difficultés viennent s'ajouter : 1. la nécessité de prendre en compte les différentes formes d'azote assimilées simultanément par le phytoplancton et 2. les problèmes d'interprétation quand le milieu ne contient pas d'azote de façon décelable (voir SŁAWYK, 1981 pour une discussion complète et récente de ces questions). Enfin P peut être exprimé en terme de phosphore : PERRY et EPPLEY (1981) ont trouvé que dans le « central gyre » du Pacifique Nord, le phosphore organique particulaire (POP) ne comprenait pas de détritiques comme le COP et le NOP et qu'il pouvait être utilisé comme une mesure de biomasse valable (« valuable detritus free biomass »). Cependant, on sait aujourd'hui que le phosphate est assimilé à la fois par le phytoplancton et les bactéries et que la mesure de P, par la méthode au phosphore 32 ou 33 inclut à la fois l'activité autotrophe et l'activité hétérotrophe (FAUST and CORRELL, 1976; HARRISON *et al.*, 1977; HERBLAND, sous presse).

Par conséquent, aucune des techniques couramment utilisées ne permet l'estimation précise du taux de croissance du phytoplancton. C'est pourquoi de nombreux auteurs, à défaut de pouvoir exprimer le taux de croissance réel, ont calculé l'indice de productivité P/chla, encore appelé le nombre d'assimilation (Assimilation number), le rapport d'assimilation (assimilation ratio) ou l'indice photosynthétique (photosynthetic index). Comme l'a montré EPPLEY (1972), le nombre d'assimilation peut varier de 5 à 20  $\mu gC\ chla^{-1}\ h^{-1}$  sans que la valeur de  $\mu$  change, si dans le même temps le rapport  $C_p/chla$  du phytoplancton passe de 30 à 120; il faut être extrêmement prudent dans l'interprétation des variations du nombre d'assimilation, particulièrement du haut en bas de la zone euphotique où les conditions de température, d'éclairement et de régime nutritif varient énormément et affectent la valeur du rapport  $C_p/chla$  du phytoplancton.

Sur l'ensemble des données dont on dispose, le nombre d'assimilation n'est jamais maximum au niveau du MPC dans les situations tropicales typiques. C'est dans la couche homogène sans nitrate que les valeurs sont maximales où elles atteignent 15-16  $\mu gCl^{-1}h^{-1}$  dans la zone équatoriale (HERBLAND et LE BOUTELLER, 1983), tandis qu'elles sont plus faibles et inversement corrélées à la quantité de lumière reçue au niveau du MPC.

Au contraire, dans la divergence équatoriale en été, lorsque le maximum de chlorophylle est près de la surface, dans les eaux contenant entre 2 et 6  $\mu atg\ l^{-1}$  de nitrate, le nombre d'assimilation est maximum à ce niveau, mais il n'a jamais dépassé la valeur de 7-8  $\mu gC\ \mu gchla^{-1}h^{-1}$  pour un éclairement équivalent à celui reçu en saison chaude ( $\approx 2\ 000\ Jcm^{-2}j^{-1}$  en surface). Ce dernier résultat est en contradiction avec l'opinion classiquement



admise qu'il existe une relation positive entre le taux de croissance du phytoplancton et le degré d'eutrophie (ou d'enrichissement en sels nutritifs) dans les eaux naturelles (CURL and SMALL, 1965; ICHIMURA, 1967; EPPLEY, 1972). Deux solutions

peuvent être proposées pour expliquer cette contradiction : 1. les valeurs élevées du nombre d'assimilation dans la couche homogène sans nitrate sont le résultat d'un artéfact dû à des valeurs très élevées du rapport  $C_p/chla$  du phytoplancton en l'absence

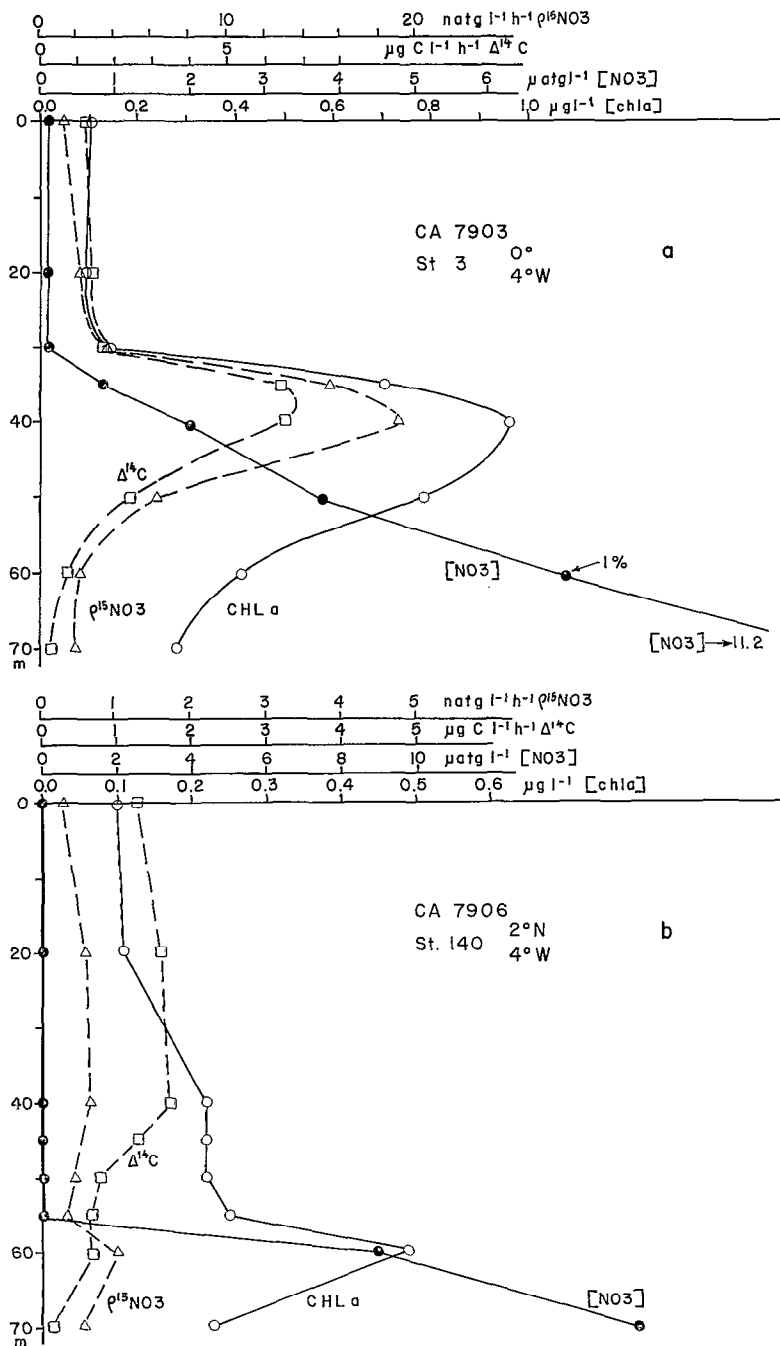


FIG. 7. — Distribution verticale du nitrate, de la chlorophylle *a*, de production primaire ( $^{14}C$ ) et de l'assimilation du  $NO_3$  ( $p^{15}NO_3$ ) mettant en évidence l'influence de la profondeur de la nitracline sur la forme des profils des paramètres biologiques  
Vertical distribution of nitrate, chlorophyll, primary production and nitrate assimilation when the nitrate depleted layer is 30 meters thick (A) and 55 meters thick (B)

de nitrate comme le signalent THOMAS et DODSON (1972) sur des cultures de phytoplancton marin en chemostat; ou bien 2. le taux de croissance est réellement plus élevé comme le pensent GOLDMAN *et al.* (1979), GOLDMAN (1980) et d'autres cités par EPPLEY (1980). C'est tout le problème controversé du fonctionnement des écosystèmes oligotrophes, et qui dépasse de beaucoup le cadre de la présente étude.

Bien que l'ATOR ne soit pas à proprement parler une région oligotrophe, il possède néanmoins une couche d'eau de plusieurs dizaines de mètres d'épaisseur ne contenant pas de nitrate de façon décelable. A plusieurs reprises nous avons signalé des indices en faveur de l'extrême dynamisme de cette couche d'eau où les biomasses restent faibles. C'est par exemple dans cette couche que l'urée a le temps de turn-over le plus court : entre 0,5 et 2 j (HERBLAND, 1976); de même pour le phosphate et le phosphore organique particulaire (HERBLAND, sous presse). A l'équateur, en saison chaude, LE BOUTELLER et HERBLAND (1982 a) y ont mesuré des taux d'accroissement de la chlorophylle de 150 à 200 % entre le matin et le soir, alors qu'au niveau du MPC ils ne dépassent pas 50 %. Bien qu'il n'y ait pas équivalence entre la synthèse de chlorophylle et la photosynthèse, il semble que les fortes amplitudes des variations observées à l'échelle de la journée représentent des variations de la biomasse phytoplanctonique elle-même et non pas une variation de la concentration intracellulaire de chlorophylle (LE BOUTELLER et HERBLAND, 1982 b).

Enfin, par deux méthodes indirectes, dont nous avons discuté les avantages et les limites, nous avons récemment trouvé que les valeurs de  $\mu$  seraient (à 0°-4° W) élevées dans la couche homogène (de l'ordre de 1 doublement par jour), qu'il y ait ou non du nitrate dans l'eau, les valeurs étant plus faibles au niveau du MPC (HERBLAND et LE BOUTELLER, 1983).

## 7. MAINTIEN DU MAXIMUM DE CHLOROPHYLLE DANS L'ATLANTIQUE TROPICAL ORIENTAL : PRÉSENTATION D'UN SCÉNARIO POSSIBLE D'APRÈS NOS OBSERVATIONS

Le maximum de chlorophylle n'est pas le résultat d'une action unique; différents mécanismes interviennent simultanément.

### 7.1. Le rôle de la production nouvelle

L'association permanente nitracline-maximum de chlorophylle, et cela quelle que soit la profondeur de la nitracline dans l'océan tropical, tendrait

à montrer que c'est bien le MPC qui est responsable de la formation et du maintien de la nitracline et que, réciproquement, la production nouvelle est à l'origine du maximum de chlorophylle. Les autres mécanismes n'interviendraient qu'en second lieu.

Des mesures directes d'assimilation du nitrate par la méthode à l'azote 15 dans le golfe de Guinée confirment que lorsque le MPC est à une profondeur de 35-45 m, l'assimilation de nitrate n'est importante qu'au sommet de la nitracline, c'est-à-dire dans sa partie la mieux éclairée; les trois maxima, de chlorophylle, de production primaire et d'assimilation de nitrate sont alors confondus (fig. 7 a) avec valeurs élevées parce que la production primaire est essentiellement de la production nouvelle, bien éclairée. C'est aussi le cas dans la divergence équatoriale en période d'activité (voir également SLAWYK, 1981). En revanche, quand la nitracline est profonde, soit parce que la thermocline est elle-même profonde, ou parce que la stabilité a permis au système biologique de descendre dans la colonne d'eau qui s'épuise progressivement à partir du haut, les trois maxima ne sont plus confondus. Par exemple, dans le cas d'une nitracline très prononcée à 60 m (2° N-4° W), un échantillonnage serré à son niveau a permis de mesurer un petit pic, mais significatif, d'assimilation de nitrate au niveau du maximum de chlorophylle alors que la production primaire présente un faible maximum dans la couche homogène à un niveau d'éclairement voisin de 10 % de l'éclairement de surface (fig. 7 b). Il faut cependant remarquer (et le phénomène a été observé lors des deux stations réalisées à cet endroit) que la production primaire montre un maximum relatif secondaire au niveau de la nitracline. Bien que le niveau d'éclairement soit très faible (1-3 %), ce maximum relatif est probablement dû à la production nouvelle.

Quand la nitracline est encore plus profonde, il est probable que le même phénomène se produise toujours, mais la production nouvelle devient si faible, qu'elle ne laisse aucune trace sur le profil de production primaire, et probablement même sur le profil d'assimilation du nitrate, dont la signification devient d'ailleurs douteuse par le manque de sensibilité de la méthode.

EPPLEY *et al.* (1979) ont montré, dans les eaux californiennes, que le flux ascendant de nitrate commande à la fois la production nouvelle et la production de régénération, ce qui est *a priori* logique puisque la seconde s'élabore à partir des « déchets » de la consommation de la première. C'est probablement pourquoi nous avons observé, entre 5° N et 12° S à 4° W, que la concentration en chlorophylle dans les vingt premiers mètres de couche homogène sans nitrate est inversement corrélée à la profondeur de la nitracline (HERBLAND, sous presse). De même, il semble que la valeur de la production

primaire dans la couche homogène soit plus faible (à éclairage égal) quand la nitracline est profonde. Par conséquent, non seulement une nitracline proche de la surface permet l'élaboration d'un maximum de chlorophylle important et actif, mais elle fertiliserait aussi la couche homogène, bien qu'aucune augmentation en ammonium ne soit détectable (OUDOT, 1983a). Cette hypothèse permet d'expliquer l'apparente contradiction de la présence d'un maximum de biomasse dont le taux de croissance est plus faible que celui des populations dispersées dans la couche homogène. Pour comprendre comment fonctionne un tel système on peut comparer la zone euphotique à un chémostat, dans lequel, une fois l'équilibre atteint, la biomasse est proportionnelle à la concentration du sel nutritif limitant, mais indépendante du taux de croissance, égal au taux de dilution (GOLDMAN, 1977). On peut très bien concevoir que le maximum de chlorophylle qui s'élabore essentiellement à partir de la disponibilité en nitrate « tourne » lentement (peu de lumière, température plus faible) et qu'au-dessus, un système basé sur les produits de régénération (*in situ* ou par migrations verticales) « tourne » plus vite. Les travaux de GOLDMAN et de son équipe sont en faveur d'une telle hypothèse (GOLDMAN, 1980 et références contenues dans cet article). Il est nécessaire de poursuivre des recherches dans ce domaine car elles remettent en question le concept actuellement en vigueur qui associe eutrophie et taux de croissance élevés.

*En résumé*, le mécanisme de base responsable de la formation et du maintien du MPC dans l'Atlantique tropical serait lié à l'intensité de la production nouvelle et serait le résultat d'un compromis entre la disponibilité en sels nutritifs et en lumière. Mais d'autres mécanismes y contribuent simultanément à des degrés divers en fonction de la profondeur à laquelle il se trouve.

## 7.2. Le rapport $C_p/chla$ du phytoplancton

Il varie du bas en haut de la zone euphotique en fonction de l'intensité lumineuse et de la disponibilité en sels nutritifs (EPPLEY, 1968; CULLEN, 1980). Dans le golfe de Guinée, LE BOUTELLER et HERBLAND (1982a) ont montré que le rapport de synthèse  $\Delta C/\Delta chla$  dans des incubations *in situ* était environ deux fois supérieur près de la surface qu'au niveau du maximum de chlorophylle situé à 50 m. En d'autres termes, cela signifie que dans ce cas la concentration en chlorophylle au niveau du maximum surestimerait d'un facteur deux la biomasse phytoplanctonique par rapport à la couche homogène; un maximum très profond pourrait être un leurre, c'est-à-dire ne pas correspondre réellement

à un maximum de biomasse phytoplanctonique (STEELE, 1964; CULLEN, 1982).

## 7.3. La diminution du taux de sédimentation

Pour certains auteurs (STEELE et YENTSCH, 1960, BIENFANG, 1980), le maximum de chlorophylle est essentiellement le résultat d'une agrégation plus ou moins passive en relation avec les gradients de densité. Dans le golfe de Guinée, le maximum de chlorophylle est le plus souvent localisé au-dessous du gradient thermique maximum, à l'exception des régions où il est profond. Cette hypothèse n'est cependant pas à écarter totalement pour les maximums profonds car toute la production phytoplanctonique de la couche homogène non ingérée par les herbivores finit par sédimenter et peut s'accumuler dans des eaux plus denses (BIENFANG, 1980). D'autant plus que lorsque le MPC est profond, la couche homogène est épaisse et sa part dans la production de la colonne d'eau augmente.

## 7.4. Le problème du broutage

Il est évident qu'on ne peut ignorer le rôle du zooplancton dans la distribution du phytoplancton, particulièrement dans des situations qui évoluent peu d'un jour à l'autre, alors que plusieurs indices de taux de croissance élevés sont observés. Pour compenser une augmentation relative importante, il faut nécessairement une diminution équivalente. A part la sédimentation, et l'auto-consommation (par respiration et excrétion) on ne peut invoquer que le broutage par les herbivores. LONGHURST (1976) observe dans le Pacifique tropical oriental un maximum subsuperficiel de zooplancton au-dessus du maximum de chlorophylle et au niveau du maximum de production primaire. De même LE BOUTELLER et HERBLAND (1982b), à partir des variations journalières des teneurs en chlorophylle dans la colonne d'eau pendant un point fixe de 13 jours à l'équateur dans l'Atlantique (0°-4° W), semblent pouvoir équilibrer la diminution nocturne de chlorophylle (attribuée au broutage permanent) et la production primaire mesurée à la fois par des accroissements de chlorophylle dans des flacons d'incubation *in situ* et la méthode au  $^{14}C$  *in situ*.

LE BORGNE (1981) trouve au contraire que dans l'Atlantique oriental, les maxima de zooplancton et de chlorophylle seraient statistiquement au même niveau, c'est-à-dire que les MPC seraient des couches de forte activité trophique. Cette question est importante car certains auteurs se sont penchés sur le problème de la densité du phytoplancton nécessaire à la nutrition de l'ichthyoplancton (LASKER, 1975) ou plus généralement du zooplancton

(MULLIN and BROOKS, 1976). Ils ont démontré que la concentration de phytoplancton doit dépasser un certain seuil au-dessous duquel les dépenses énergétiques ne sont plus compensées. Et le MPC pourrait justement être une couche où un tel seuil est atteint. Mais dans le cas de l'Atlantique tropical du large (et de l'océan tropical en général), le problème est compliqué par le fait récemment découvert que les algues ont des tailles extrêmement petites : HARRISON (1981) a trouvé dans le dôme de Costa Rica (Pacifique tropical oriental) que la moitié de la biomasse et de la production photo-autotrophique était associée à des organismes inférieurs à  $1 \mu\text{m}$  (voir également HERBLAND et LE BOUTELLER, 1981, et IBARRA, 1978; pour l'Atlantique tropical oriental). Dans ces conditions, il n'est pas certain que le zooplancton habituellement collecté ( $> 50 \mu\text{m}$  ou  $> 200 \mu\text{m}$ ) soit celui qui se nourrit des algues de si petites dimensions. Par exemple les travaux de NIVAL and NIVAL (1976) sur l'efficacité du broutage en fonction de la taille des particules révèlent que le premier stade copépodite du petit copépode *Acartia* ne retient pas les particules inférieures à  $3 \mu\text{m}$ . Par quels types d'organismes sont-elles alors mangées et avec quelle efficacité? Il est probable que le microzooplancton joue un rôle bien plus important qu'on ne le soupçonnait il y a quelques années. C'est un domaine où presque tout est à découvrir et il serait aujourd'hui dangereux d'échafauder des théories sur le rôle du broutage dans l'établissement et le maintien du MPC, avec une telle ignorance sur le rôle du microzooplancton. Cependant, étant donné la permanence des MPC, il est probable qu'ils ont un rôle trophique et plus généralement qu'ils sont le siège d'une concentration de matériel vivant de toute nature.

## 8. CONCLUSION

La formation et le maintien d'un maximum profond de chlorophylle est le résultat d'un équilibre dynamique entre plusieurs forces contradictoires de natures différentes. En fonction de l'intensité de ces forces, l'équilibre se déplace et c'est pourquoi un MPC profond n'aura pas la même forme, les mêmes caractéristiques physiologiques ni la même dynamique qu'un MPC superficiel. Nous avons résumé sous forme de diagramme très schématique (fig. 8) le jeu de ces forces et leur sens de variation le plus probable d'après nos observations. C'est un modèle qualitatif extrêmement simple et qui ne fait pas intervenir le facteur temps. Le modèle de JAMART *et al.* (1977, 1979) pourrait s'appliquer à la formation du MPC dans la zone équatoriale car les conditions rencontrées entre  $0$  et  $5^\circ \text{S}$  en

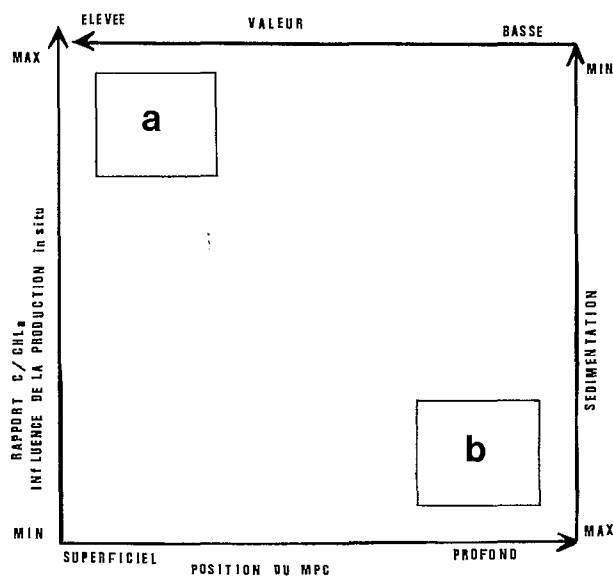


FIG. 8. — Modèle qualitatif sur la valeur et la profondeur du MPC (axes horizontaux) montrant l'influence probable de la production *in situ*, du rapport C/chla et de la sédimentation (axes verticaux) : dans la zone a (Dôme), le MPC est peu profond et a une forte valeur. L'influence de la production *in situ* est maximale. Dans la zone b (convergence) il est profond et de faible valeur. Le rapport C/chla est faible et l'influence de la sédimentation maximale

*A schematic model for the chlorophyll maximum formation and maintenance in offshore waters of the tropical Atlantic ocean. Area A: Shallow chlorophyll maximum, high value, the influence of in situ production, with an actual increase of the phytoplankton biomass is maximum sinking and decrease of C/chla of phytoplankton influences are minimum. Area B: it is the reverse situation*

été à  $4^\circ \text{W}$  sont très semblables à celles que le modèle génère aux environs du 100<sup>e</sup> jour. Cependant, d'après nos observations saisonnières, il semble que l'établissement du MPC dans la nitracline prenne beaucoup moins de temps que le modèle de JAMART *et al.* n'en demande (HERBLAND *et al.*, 1983). Il faut en effet quatre mois dans le modèle alors que deux mois semblent suffire dans la zone équatoriale pour atteindre la situation tropicale typique.

Là où le MPC est permanent, c'est-à-dire dans la plus grande partie de l'Atlantique tropical du large, le facteur temps n'a plus la même signification. L'équilibre est plus stable, autrement dit les variations importantes sont de basse fréquence (WALSH, 1976). Cependant, il ne faut certainement pas négliger les variations à courte période, comme les oscillations ou les « cisaillements » de la thermocline

et des nutriclines que le phytoplancton est à même d'exploiter étant donné sa capacité de croissance (taux de croissance élevés). Si l'on veut mieux comprendre la dynamique du phytoplancton dans l'océan du large, il faudra s'orienter vers des études qui tiennent compte de ces phénomènes. C'est le

problème essentiel du choix des échelles qui fait actuellement l'objet d'une grande réflexion (HARRIS, 1980).

*Manuscrit reçu au Secrétariat des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.  
le 1<sup>er</sup> juillet 1983*

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (G. C.), 1964. — The seasonal and geographic distribution of primary productivity off the Washington and the Oregon coasts. *Limnol. Oceanogr.*, 9 : 284-302.
- ANDERSON (G. C.), 1969. — Subsurface chlorophyll maximum in the northeast Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 14 : 386-391.
- ANDERSON (G. C.), 1972. — Aspects of marine phytoplankton studies near the Columbia River, with special reference to a subsurface chlorophyll maximum, p. 219-240. In: A. T. Pruter and D. L. Alverson (Eds), The Columbia River Estuary and adjacent ocean waters, Univ. Washington Press, Seattle.
- BANNISTER (T. T.), LAWS (E. A.), 1980. — Modeling phytoplankton carbon metabolism. In: Primary productivity in the sea, Falkowski (Ed.), Plenum Press : 243-256.
- BIENFANG (P. K.), 1980. — Phytoplankton sinking rates in oligotrophic waters off Hawaii, USA. *Mar. Biol.*, 61 : 69-77.
- CHAN (A. T.), 1980. — 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.
- COSTE (B.), 1977. — Campagne GUIDOME 1976. Résultats des campagnes à la mer, CNEXO, n° 13, fasc. 1.
- CULLEN (J. J.), 1980. — Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and mechanisms of their formation and maintenance. Ph. D. Thesis, University of California. San Diego, 138 p.
- CULLEN (J. J.), 1982. — The Deep Chlorophyll Maximum : comparing vertical profiles of chlorophyll *a*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 791-803.
- CULLEN (J. J.) and EPPLEY (R. W.), 1981. — Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanol. Acta.*, 4 : 23-32.
- CURL (H.) and SMALL (L. F.), 1965. — Variations in photosynthetic assimilation ratios in natural phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.* 10 (n° special) : R67-R73.
- DANDONNEAU (Y.), 1979. — Concentrations en chlorophylle dans le Pacifique tropical sud-ouest. Comparaison avec d'autres aires océaniques tropicales. *Oceanol. Acta.*, 2 : 133-141.
- DERENBACH (J. B.), ASTHEIMER (H.), HANSEN (H. P.) and LEACH (H.), 1979. — Vertical microscale distribution of phytoplankton in relation to the thermocline. *Mar. Ecol. Progr. Series*, 1 : 187-193.
- DE VOOYS (C. G. N.), 1979. — Primary production in aquatic environments. In: the Global Carbon Cycle, Bolin et al. (Eds), Scope 13, John Wiley & Sons : 259-292.
- DUGDALE (R. C.) and GOERING (J. J.), 1967. — Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 196-206.
- EL-SAYED (S. Z.) and TURNER (J. T.), 1978. — Productivity of the antarctic and tropical/subtropical regions : a comparative study. In: Proc. SCAR/SCOR Polar oceans conference, Montreal, May 1974, Dunbar (Ed.) : 463-504.
- EL-SAYED (S. Z.) and TAGUCHI (S.), 1979. — Phytoplankton standing crop and primary productivity in the tropical Pacific. In: Marine Geology and Oceanography of the Pacific manganese nodule province, Bischoff and Piper (Eds) : 241-286.
- EPPLEY (R. W.), 1968. — An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples. *Limnol. Oceanogr.*, 13 : 574-582.
- EPPLEY (R. W.), 1972. — Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull. U.S.*, 70 : 1063-1085.
- EPPLEY (R. W.), 1980. — Estimation phytoplankton growth rates in the central oligotrophic oceans. In: Primary Productivity in the Sea, Falkowski (Ed.), Plenum Press : 231-242.
- EPPLEY (R. W.), HARRISON (W. G.), CHISHOLM (S. W.) and STEWART (E.), 1977. — Particulate organic matter in surface waters of Southern California and its relationship to phytoplankton. *J. Mar. Res.* 35 : 671-696.
- EPPLEY (R. W.), SAPIENZA (C.) and RENGER (E. H.), 1978. — Gradients in phytoplankton stocks and nutrients off southern California in 1974-76. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 7 : 291-302.
- EPPLEY (R. W.), RENGER (E. H.) and HARRISON (W. G.), 1979. — Nitrate and phytoplankton production in Southern California coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, 24 : 483-494.
- ESAIS (W. E.), 1978. — Use of DCMU and light exposure in continuous flow chlorophyll fluorometry. *Proc. Amer. Soc. Limnol. Oceanogr.*

- FALKOWSKI (P. G.), 1980. — Light shade adaptation in marine phytoplankton. *In: Primary Productivity in the Sea*, Falkowski (Ed.), Plenum Press : 99-119.
- FAUST (M. A.) and CORRELL (D. L.), 1976. — Comparison of bacterial and algal utilization of orthophosphate in an estuarine environment. *Mar. Biol.*, 34 : 151-162.
- GIESKES (W. W. G.), KRAAY (G. W.) and TIJSSEN (S. B.), 1978. — Chlorophylls and their degradation products in the deep pigment maximum layer of the tropical north Atlantic. *Neth J. Sea Res.*, 12 : 195-204.
- GOLDMAN (J. C.), 1977. — Steady-state growth of phytoplankton in continuous culture : comparison of internal and external nutrient equations. *J. Phycol.*, 13 : 251-258.
- GOLDMAN (J. C.), 1980. — Physiological processes, nutrient availability and the concept of relative growth rate in marine phytoplankton ecology. *In: Primary Productivity in the Sea*, Falkowski (Ed.), Plenum Press : 179-193.
- GOLDMAN (J. C.), MC CARTHY (J. J.) and PEAVEY (D. G.), 1979. — Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. *Nature*, 279 : 210-215.
- HARRIS (G. P.), 1978. — Photosynthesis, productivity and growth : the physiological ecology of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. Beik. Ergebn. Limnol.*, 10 : 1-171.
- HARRIS (G. P.), 1980. — Temporal and Spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 877-900.
- HARRISON (W. G.), 1981. — Nutrient assimilation and regeneration by microplankton. in BIOSAT, an Experiment in ocean Plankton Ecology, cruise Rep. for Hudson 81, Longhurst (Ed.), 81-R-81-13.
- HARRISON (W. G.), AZAM (F.), RENGER (E. H.) and EPPLEY (R. W.), 1977. — Some experiments on phosphate assimilation by coastal marine plankton. *Mar. Biol.*, 40 : 9-18.
- HERBLAND (A.), 1976. — *In situ* utilization of urea in the euphotic zone of the tropical Atlantic ocean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 21 : 269-277.
- HERBLAND (A.). — Phosphate uptake in the euphotic layer of the Equatorial Atlantic ocean. Methodological observations and ecological significance. *Océanogr. trop.* (sous presse).
- HERBLAND (A.), LE BORGNE (R.), LE BOUTEILLER (A.) et VOITURIEZ (B.), 1983. — Structure hydrologique et production primaire dans l'Atlantique tropical oriental. *Océanogr. trop.*, 18 (2) : 249-293.
- HERBLAND (A.) et PAGÈS (J.), 1975. — L'ATP (Adenosine Triphosphate) dans le dôme de Guinée : distribution verticale et signification écologique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* vol. XIII, n° 2 : 163-169.
- HERBLAND (A.) et VOITURIEZ (B.), 1977. — Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique tropical. I. — Distribution du nitrate et production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 1 : 47-56.
- HERBLAND (A.) et VOITURIEZ (B.), 1979. — Hydrological structure analysis for estimating the primary productivity in the tropical Atlantic ocean. *J. Mar. Res.*, 37 : 87-101.
- HERBLAND (A.) and LE BOUTEILLER (A.), 1981. — The size distribution of phytoplankton and particulate organic matter in the Equatorial Atlantic ocean : importance of ultrastolon and consequences. *J. Plank. Res.*, 3 : 659-673.
- HERBLAND (A.) et LE BOUTEILLER (A.), 1982. — The meanders of equatorial current : Influence on the biological processes. *Océanogr. trop.*, 17 (1) : 15-25.
- HERBLAND (A.) et LE BOUTEILLER (A.), 1983. — Dynamique du phytoplancton et matière organique particulaire dans la zone euphotique de l'Atlantique équatorial. *Mar. Biol.*, 72 : 265-278.
- HOLM-HANSEN (O.), LORENZEN (C. J.), HOLMES (R. W.) and STRICKLAND (J. D. H.), 1965. — Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. perm. Int. Expl. Mer.*, 30 : 3-15.
- ICHIMURA (S.), 1967. — Environmental gradient and its relation to primary productivity in the Tokio Bay. *Rec. Oceanogr. works jap. New Series*, 9 : 115-128.
- JACQUES (G.), MINAS (M.), NEVEUX (J.), NIVAL (P.) et SLAWYK (G.), 1976. — Conditions estivales dans la divergence de Méditerranée Nord occidentale. III. Phytoplancton. *Ann. Inst. Océanogr.*, 52 : 141-152.
- JAMART (B. M.), WINTER (D. F.), BANSE (K.), ANDERSON (G. C.) and LAM (R. K.), 1977. — A theoretical study of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific ocean of the Northwestern U.S. Coast. *Deep Sea Res.*, 24 : 753-773.
- JAMART (B. M.), WINTER (D. F.) and BANSE (K.), 1979. — Sensitivity analysis of a mathematical model of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific ocean of the Northwestern U.S. Coast. *J. Plank Res.*, 1 : 267-290.
- KARABASHEV (G. S.), 1979. — Types and Characteristics of the vertical distribution of chlorophyll fluorescence in the active layer of the ocean. *Oceanology*, 19 : 311-315.
- KIEFER (D. A.) and LASKER (R.), 1975. — Two blooms of *Gymnodinium splendens*, an unarmored dinoflagellate. *Fish. Bull. U.S.*, 73 : 675-678.
- LASKER (R.), 1975. — Field criteria for survival of anchovy larvae : the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull. U.S.*, 73 : 453-463.
- LE BORGNE (R.), 1981. — Relationship between the hydrological structure, chlorophyll and zooplankton biomasses in the Gulf of Guinea. *J. Plank. Res.*, 3 : 577-592.
- LE BOUTEILLER (A.) et HERBLAND (A.), 1982a. — Synthèse de chlorophylle et production primaire : 13 jours de mesure *in situ* en un point fixe de l'Atlantique Équatorial. Actualités de Biochimie Marine, Actes et Colloques du CNEXO, vol. 14 : 97-122.
- LE BOUTEILLER (A.) et HERBLAND (A.), 1983. — Diel variation of chlorophyll *a* as evidenced from a 13 day-long

- station in the Equatorial Atlantic ocean *Oceanol. Acta*, 5 : 433-441.
- LONG (E. B.) and COOK (G. D.), 1971. — A quantitative comparison of pigment extraction by membrane and glass fiber filters. *Limnol. Oceanogr.*, 16 : 990-992.
- LONGHURST (A. R.), 1976. — Interactions between zooplankton and phytoplankton profiles in the Eastern tropical Pacific Ocean. *Deep Sea Res.*, 23 : 729-754.
- LORENZEN (C. J.), 1966. — A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentrations. *Deep Sea Res.*, 13 : 223-227.
- LORENZEN (C. J.), 1967. — Vertical distribution of chlorophyll and phaeopigments : Baja California. *Deep Sea Res.*, 14 : 735-745.
- LORENZEN (C. J.) and JEFFREY (S. W.), 1980. — Determination of chlorophyll in sea water. UNESCO technical papers in Marine Science, n° 35, 20 p.
- MARRA (J.), 1978. — Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. *Mar. Biol.*, 46 : 203-208.
- MARRA (J.), 1980. — Vertical mixing and primary production. In: Primary Productivity in the Sea, Falkowski (Ed.), Plenum Press : 121-137.
- MORETH (C. M.) and YENTSCH (C. S.), 1970. — The role of chlorophyllase and light in a decomposition of chlorophyll from marine phytoplankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 4 : 238-249.
- MORRIS (I.) and GLOVER (H. E.), 1974. — Questions on the mechanism of temperature adaptation in marine phytoplankton. *Mar. Biol.*, 24 : 147-154.
- MULLIN (M. M.) and BROOKS (E. R.), 1976. — Some consequences of distributional heterogeneity of phytoplankton and zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 784-796.
- NIVAL (P.) and NIVAL (S.), 1976. — Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodites stages) : effects on grazing. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 24-38.
- OUDOT (C.), 1983 a. — La distribution des sels nutritifs ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{SiO}_3$ ) dans l'Océan Atlantique inter-tropical oriental (région du Golfe de Guinée). *Océanogr. trop.*, 18 (2) : 223-248.
- PARSONS (T. R.) and STRICKLAND (J. D. H.), 1963. — Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophyll and carotenoids. *J. Mar. Res.*, 21 : 155-163.
- PERRY (M. J.) and EPPLEY (R. W.), 1981. — Phosphate uptake by phytoplankton in the Central North Pacific Ocean. *Deep Sea Res.*, 28A : 39-49.
- PLATT (T.) and IRWIN (B.), 1973. — Caloric content of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 306-310.
- REDALJE (D. G.) and LAWS (E. A.), 1981. — A new method for estimating phytoplankton growth rates and carbon biomass. *Mar. Biol.*, 62 : 73-79.
- REID (F. M. H.), STEWART (E.), EPPLEY (R. W.) and GOODMAN (D.), 1978. — Spatial distribution of phytoplankton species in chlorophyll maximum layers off southern California. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 219-226.
- RELEVANTE (N.) and GILMARTIN (M.), 1973. — Some observations on the chlorophyll maximum and primary production in the eastern North Pacific. *Rev. ges. Hydrobiol.*, 58 : 819-834.
- RILEY (G. A.), STOMMEL (H.) and BUMPUS (D. A.), 1949. — Quantitative ecology of the plankton of the western north Atlantic. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 12 : 1-169.
- SCOR Working Group 15, 1974. — Photosynthetic radiant energy. Recommendations. *Sci. Com. Oceanic Res. Proc.*, 10 : 37-42.
- SHELDON (R. W.), SUTCLIFFE (V. H.) and PRAKASH (A.), 1973. — The production of particles in the surface waters of the ocean with particular references to the Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 719-733.
- SHULENBERGER (E.), 1981. — The deep chlorophyll maximum and mesoscale environmental heterogeneity in the western half of the North Pacific central gyre. *Deep Sea Res.*, 25 : 1193-1208.
- SIEBURTH (J. Mc N.), 1979. — Sea microbes. New York, Oxford University Press, 491 p.
- SLAWYK (G.), 1981. — L'absorption des composés azotés par le phytoplancton marin. Thèse Doctorat d'État, Univ. Aix-Marseille, 213 p.
- SLOVACEK (R. E.) and HANNAN (P. J.), 1977. — *In vivo* fluorescence determinations of phytoplankton chlorophyll *a*. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 919-925.
- SOROKIN (Y.), 1960. — Vertical distribution of phytoplankton and primary organic production in the sea. *J. Cons. Perm. Int. Expl. Mer*, 26 : 49-56.
- STEELE (J. H.), 1964. — A study of production in the Gulf of Mexico. *J. Mar. Res.*, 22 : 211-222.
- STEELE (J. H.) and YENTSCH (C. S.), 1960. — The vertical distribution of chlorophyll. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 39 : 217-226.
- STRICKLAND (J. D. H.), 1968. — A comparison of profiles of nutrient and chlorophyll concentrations taken from discrete depths and by continuous recording. *Limnol. Oceanogr.*, 13 : 388-391.
- THOMAS (W. H.) and DODSON (A. N.), 1972. — On nitrogen deficiency in tropical Pacific ocean phytoplankton. II. Photosynthetic and cellular characteristic of a chemostat-grown diatom. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 515-523.
- VENRICK (E. L.), MC GOWAN (J. A.) and MATYLA (A. W.), 1973. — Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific ocean. *Fish. Bull. U.S.*, 71 : 41-52.
- VOITURIEZ (B.) et DANDONNEAU (Y.), 1974. — Relation entre la structure thermique, la production primaire et la régénération des sels nutritifs dans le dôme de Guinée. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XII, n° 4 : 241-255.
- VOITURIEZ (B.) et HERBLAND (A.), 1977. — Étude de la production pélagique dans la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. I. Relations entre la

- structure hydrologique et la production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 313-330.
- VOITURIEZ (B.) and HERBLAND (A.), 1981. — Primary production in the tropical Atlantic Ocean mapped from oxygen values of Equalant 1 and 2 (1963). *Bull. Mar. Sci.*, 31 : 853-863.
- VOITURIEZ (B.) et HERBLAND (A.), 1982. — Comparaison des systèmes productifs de l'Atlantique Tropical Est : dômes thermiques, upwellings côtiers et upwelling équatorial. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, 180 : 107-123.
- VOITURIEZ (B.), HERBLAND (A.) et LE BORGNE (R.), 1982. — Upwelling équatorial de l'Atlantique Est pendant l'expérience météorologique mondiale (PEMG), *Oceanol. Acta*, 5 : 301-314.
- WALSH (J. J.), 1976. — Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 1-13.
- YENTSH (C. S.), 1966. — The relationship between chlorophyll and photosynthetic carbon production with reference to the measurement of decomposition products of chloroplastic pigments. *In: Primary Productivity of aquatic environments*, Goldman (Ed.), Univ. California Press, Berkeley : 322-346.