

# ÉTUDE DE LA PRODUCTION PÉLAGIQUE DE LA ZONE ÉQUATORIALE DE L'ATLANTIQUE A 4° W

## V. OBSERVATIONS SUR L'ACTIVITÉ HÉTÉROTROPHE

ALAIN HERBLAND et BRUNO VOITURIEZ

*Océanographes O.R.S.T.O.M., C.R.O., B.P. N° 18, Abidjan, Côte d'Ivoire.*

### RÉSUMÉ

*Différents types de mesures d'activité hétérotrophe (utilisation de l'urée, du glucose, des produits d'excrétion du phytoplancton) ont été réalisés pendant deux saisons à l'équateur en 1975 : une saison à situation tropicale typique en février-mars et une saison d'upwelling en juillet-août.*

*L'urée est plus utilisée en situation tropicale typique qu'en situation d'upwelling. L'absence de nitrate dans la couche homogène est à l'origine de cette demande plus forte en urée. La fraction de carbone incorporée dans la cellule est très faible ( $\leq 10\%$ ) ; le reste (90 %) est dégradé sous forme de  $\text{CO}_2$  mais les radicaux  $\text{NH}_2$  de l'urée seraient incorporés pour compenser le déficit en azote.*

*L'utilisation du glucose est plus forte en situation d'upwelling, la fraction assimilée représentant 40 % de la consommation totale. Les produits d'excrétion du phytoplancton sont également très vite utilisés (24 heures) et assimilés à 50 % (50 % est donc reminéralisé).*

*Le taux de matière vivante (exprimé par le rapport ATP/Azote particulaire) est plus élevé pendant l'upwelling et la quantité de matière organique dissoute, exprimée en azote, est plus faible.*

### ABSTRACT

*In 1975, different measurements of heterotrophic activity (ureolytic activity, glucose uptake, excreted products of phytoplankton) were made during two opposite situations in the equatorial area of the Atlantic: a typical tropical situation in February-March, and an upwelling situation in July-August.*

*$^{14}\text{C}$  labelled urea is more utilized in the tropical situation. The absence of nitrate in the mixed layer and below, is responsible for this higher demand. Urea carbon is essentially mineralized into  $\text{CO}_2$  ( $\geq 90\%$ ), but  $\text{NH}_2$  is probably incorporated into the cells which are under nitrogen limiting conditions. The phytoplankton seems to be responsible for this utilization.*

*Dissolved organic nitrogen is more abundant in tropical structure (8-10  $\mu\text{mol/l}$  against 5-7  $\mu\text{mol/l}$  in the 0-40 m layer). The rate of living matter (expressed as the ratio ATP/particular nitrogen) is higher in the upwelling situation. These two results agree with the conventional ideas on upwelling and tropical ecosystems.*

*But a few results are in contradiction: (1) Percentage of phaeophytin seems to be higher in the upwelling, but phytoplankton determinations would be necessary to confirm this result.*

*Glucose uptake is more important in the upwelling structure; 40 % of the carbon is incorporated into the cells, which is relatively low.*

*The extra cellular products of phytoplankton, labelled with  $^{14}\text{C}$ , are also uptaken very quickly in the upwelling situation (24 hours) and assimilated at 50 % (50 % is remineralized into  $\text{CO}_2$ ) which is relatively high for a natural substratum.*

## INTRODUCTION

La zone équatoriale de l'Océan Atlantique a fait l'objet d'études récentes. La circulation a été étudiée par HISARD *et al.* (1976) et la synthèse de KHANAI-CHENKO (1974) sur le système des contre-courants équatoriaux fait largement appel à des observations réalisées dans l'Atlantique par les soviétiques. VOITURIEZ et HERBLAND (1977) ont plus particulièrement étudié les mécanismes d'enrichissement de cette zone, et leurs influences sur la production primaire. Enfin, LE BORGNE (1977 a, b, c) a mesuré les biomasses du zooplancton, et estimé la production secondaire, à partir de mesures d'excrétion et de respiration du zooplancton, et d'analyses élémentaires des particules planctoniques.

Dans cet article, on étudiera quelques aspects particuliers de l'activité hétérotrophe c'est-à-dire de l'utilisation de la matière organique dissoute. La mesure de cette activité est celle qui pose encore le plus de problèmes parmi les mesures d'activité biologique (WRIGHT, 1973). A cause de la diversité et de la complexité des substrats organiques naturels, il n'est pas possible d'obtenir une valeur absolue, exprimée en carbone, de l'activité hétérotrophe comme on l'obtient par exemple pour la photosynthèse. Tout au plus, mesure-t-on pour certains substrats particuliers (glucose, acides aminés, acétate, etc.), un indice relatif d'utilisation, ou mieux, un temps de turn over, quand il est possible de les ajouter à des concentrations extrêmement faibles (AZAM et HOLM-HANSEN, 1973), qui n'augmentent pas de façon significative les concentrations du milieu.

Dans cette étude on se limitera à l'utilisation de l'urée, du glucose et des produits d'excrétion du phytoplancton en relation avec la distribution de la matière organique dissoute et particulaire.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Ce travail s'appuie sur les résultats de 2 campagnes du N. O. « Capricorne » effectuées en 1975. Elles ont consisté en 2 radiales, et deux points fixes de 4 jours (4 stations) à 0°30 S, 4° W (fig. 1). La première campagne, CAP 7502, s'est déroulée en février-mars, et la seconde CAP 7506 en juillet-août.

— Température, salinité et oxygène ont été mesurés avec une sonde Bisset-Berman reliée à un ordinateur Hewlett-Packard. La valeur de l'oxygène étant contrôlée à chaque station par la méthode de Winkler.

## Prélèvement des échantillons

Les échantillons d'eau de mer pour l'analyse des sels nutritifs, de la chlorophylle, de la production

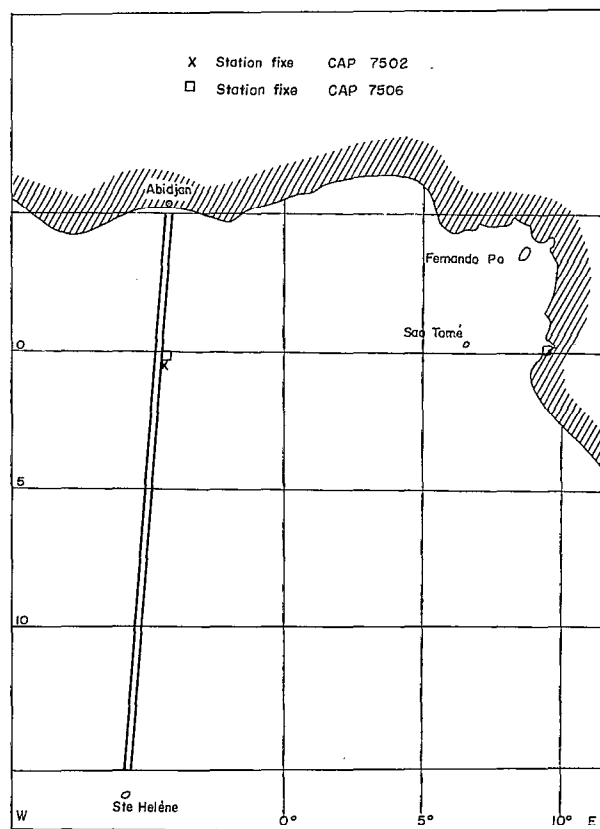


Fig. 1. — Campagnes et position des stations du N.O. Capricorne en 1975 dans la zone équatoriale de l'Atlantique.

*Cruises and positions of stations of the R.V. Capricorne in the equatorial area of Atlantic Ocean.*

primaire, des différentes activités hétérotrophes et de la matière organique dissoute ont été prélevés par des bouteilles Niskin (1,7 l en PVC) d'une rosette Général Océanic couplée à la sonde; 12 niveaux étaient échantillonnés entre 0 et 100-125 m, avec des niveaux particulièrement rapprochés (tous les 5 m) dans la thermocline.

Pour l'analyse des particules et de l'ATP, l'eau était prélevée à 8 niveaux entre 0 et 100 m par une bouteille Niskin de 30 l, et tamisée sur une soie de 200  $\mu$  pour exclure les gros organismes, qui provoquent des variations dans les résultats.

## Analyses chimiques

Nitrate, nitrite, ammoniacque et phosphate ont été analysés sur autoanalyseur (Technicon) suivant des méthodes adaptées de Strickland et Parsons (1972). L'azote et le phosphore organique ont été mesurés par oxydation aux ultra-violets en présence

d'eau oxygénée (Armstrong et Tibbitts, 1968). L'urée a été déterminée, pendant CAP 7506 uniquement, par la méthode de Newell *et al.* (1967), chaque niveau étant analysé en triple exemplaire. Pour le carbone et l'azote particulaire, 170 ml d'eau de mer étaient filtrés sur filtres en argent (Selas Floronics) de 25 mm de diamètre et  $0,8 \mu$  de porosité. Les filtres étaient séchés, stockés à  $-20^{\circ}\text{C}$  et analysés à terre dans un analyseur C.H.N. (Hewlett Packard 185 B). Le phosphore particulaire a été mesuré à bord, après filtration de 4 l d'eau sur filtre en fibre de verre (Gelman) de 47 mm de diamètre, puis minéralisé par la méthode de MENZEL et CORWIN (1965).

### Analyses biologiques

— La chlorophylle et la phaeophytine ont été mesurées après extraction dans l'acétone à 90 % avec un fluorimètre Turner (voir HERBLAND et VOITURIEZ 1977, pour plus de détails).

— L'ATP a été dosé d'après la méthode de HOLM-HANSEN et BOOTH (1966) décrite par HERBLAND et PAGES (1975). En particulier, l'intensité de la réaction lumineuse était mesurée dans un compteur à scintillation liquide (Intertechnique SL 30), l'intégration des photons portant sur 1 mn.

— La production primaire a été mesurée par incubation *in situ*, à 8-10 niveaux d'après la technique de Steeman Nielsen (1952) et comportant les opérations suivantes :  $4 \mu$  Ci de bicarbonate ajoutées à 125 ml d'eau de mer ; incubation de 7 h à 17 h ; filtration douce ( $<100$  mm Hg) sur filtre en fibre de verre de 25 mm de diamètre (Gelman), puis comptage de la radioactivité introduite et de la radioactivité des filtres par scintillation liquide.

— L'utilisation de l'urée (= activité uréolytique) a été mesurée sur les mêmes échantillons, en incubation *in situ* et en même temps que la production primaire ; à CAP 7502, 0,46 nmole d'urée marquée au  $^{14}\text{C}$  a été inoculée dans des flacons de 140 ml d'eau de mer (soit une concentration de 3,28 nmole/l), tandis qu'à CAP 7506, 0,87 nmole a été ajoutée dans des flacons de 60 ml (soit une concentration de 14,5 nmole/l). Après incubation, les échantillons ont été filtrés sur filtre en fibre de verre, rincés avec 5 ml d'eau de mer filtrée, séchés et stockés à  $-20^{\circ}\text{C}$  dans des fioles à scintillation ; 50 ml de filtrat ont été acidifiés à PH 2,5 avec HCl 0,5 N et « bullé » énergiquement pendant 15 mn pour chasser le  $\text{CO}_2$  qui contient le  $^{14}\text{CO}_2$  produit par dégradation de l'urée. 5 ml de ce filtrat étaient stockés à  $-20^{\circ}\text{C}$  dans une fiole à scintillation.

Le comptage de la radioactivité a été fait de la façon suivante : les filtres ont été recouverts par 6 ml de liquide scintillant à base de toluène, contenant

du PPO et du POPOP. Les échantillons aqueux (5 ml) ont été additionnés de 6,5 ml d'Instagel (Packard). Les rendements de comptage ont été déterminés à l'aide de standards internes. Afin de discerner avec précision l'activité biologique de la dégradation purement physique de l'urée, des témoins ont été conduits de la même façon, avec cette différence que l'eau de mer était rendue stérile au début de l'incubation par introduction de formol à 20 %. C'est par rapport à ces témoins qu'a été calculée l'activité uréolytique de l'eau de mer.

— L'utilisation du glucose a été mesurée à 8 niveaux, avec incubation à l'obscurité, et à une température de 16-18  $^{\circ}\text{C}$ , voisine de la température moyenne de la colonne d'eau échantillonnée.

Le glucose marqué a été ajouté en très faible quantité, afin de ne pas modifier les concentrations pré-existantes : 0,21  $\mu\text{g}$  de glucose/l à CAP 7502, et 0,10  $\mu\text{g}$ /l à CAP 7506. Les durées d'incubation ont été respectivement de 9 h et 24 h aux deux campagnes. Comme pour l'urée, l'assimilation et la dégradation ont été mesurées avec les mêmes techniques de filtration, acidification, barbottage, stockage et comptage de la radioactivité.

— L'étude de l'utilisation des produits d'excrétion du phytoplancton a été conduite selon une technique voisine de celle décrite par HERBLAND (1975) et ITURRIGA et HOPPE (1977). Le principe de la méthode est le suivant : une culture de phytoplancton naturel est marquée au carbone 14 ; à la fin de la phase exponentielle de croissance, la culture est filtrée très délicatement ; le filtrat est acidifié, « bullé » jusqu'à disparition complète du carbonate marqué. La radioactivité résiduelle correspond aux produits d'excrétion organique de la culture. Après réajustement du pH, le filtrat est injecté comme substrat dans des échantillons d'eau de mer (20 ml pour 40 ml d'échantillon).

L'incubation, la filtration et le reste des opérations ont été menés dans les mêmes conditions que celles de l'utilisation du glucose.

## RÉSULTATS

### Situations hydrologiques

D'après les données historiques, la zone équatoriale présente deux situations différentes suivant les saisons. En hiver boréal (janvier-mars) l'eau de surface reste chaude tandis qu'en été (juillet-août) une divergence est active. En 1975, ces deux situations ont été très contrastées (tabl. I). VOITURIEZ et HERBLAND (1977) ont montré que pendant la saison chaude, il existe une couche homogène continue, épuisée en nitrate. La couche épuisée en nitrate et qui est saturée en oxygène, est d'ailleurs bien plus

TABLEAU I

Comparaison de la valeur des paramètres de surface à l'équateur pendant la saison chaude (CAP 7502) et la saison d'upwelling (CAP 7506) en 1975.

Comparison between the surface values at the equator during the warm season (CAP 7502) and the upwelling season (CAP 7506) in 1975.

	CAP 7502	CAP 7506
Température (°C).....	28°3	20°5
Oxygène (% Sat.).....	106	89
Nitrate (µatg/l).....	0,0	5,0
Phosphate (µatg/l).....	0,12	0,65
Chlorophylle (µg/l).....	0,11	0,17

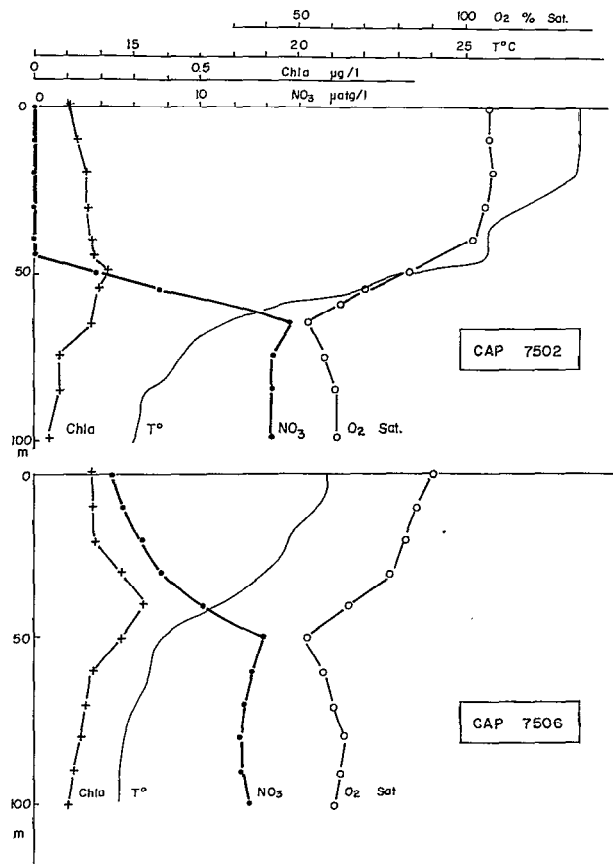


Fig. 2. — Distribution verticale de la température, du pourcentage de saturation en oxygène, des nitrates et de la chlorophylle *a* aux deux saisons dans l'Atlantique équatorial : CAP 7502 : saison chaude ; CAP 7506 : saison d'upwelling.  
Vertical distribution of temperature, oxygen saturation, nitrates and chlorophyll *a* at two opposite seasons in the equatorial Atlantic: CAP 7502 warm situation; CAP 7506 upwelling situation.

épaisse que la couche homogène (fig. 2). Le maximum de chlorophylle anormalement peu accusé dans ce cas se trouve dans la nitracline. En bref, il s'agit d'une situation tropicale typique (HERBLAND et VOITURIEZ, 1977) où l'intensité de la production primaire est très liée à la profondeur de la nitracline, qui elle-même dépend beaucoup de la profondeur et de l'intensité du gradient thermique (HERBLAND et VOITURIEZ, sous presse). Au contraire, pendant la saison froide, il y a un upwelling actif entre 0°30 N et 1°30 S qui refroidit la couche superficielle (20,5-21 °C en surface) et amène des nitrates en abondance (4-5 µatg/l) et une sous-saturation en oxygène (90 %) en surface (fig. 2). La chlorophylle est plus abondante dans la couche superficielle qu'en saison tropicale typique.

En comparant les valeurs intégrées sur une profondeur de 100 m, la situation de saison froide apparaît comme étant en moyenne 1,5 à 1,6 fois plus riche que celle de saison chaude (tabl. II). Par contre la productivité (Production/chl *a*) n'est pas significativement différente d'une saison à l'autre. « L'écosystème tropical » apparaît donc aussi efficace que « l'écosystème upwelling », à sa source. LE BORGNE (1977 a) trouve également un rapport de 1.5 pour

TABLEAU II

Valeurs intégrées sur 0-100 m des sels nutritifs (matg/m<sup>2</sup>), des éléments particuliers (matg/m<sup>2</sup>), de la chlorophylle (mg/m<sup>2</sup>) et de la production primaire (mgC/m<sup>2</sup>/h) aux deux saisons à l'équateur en 1975.

0-100 m integrated values of nutrients (mgat/m<sup>2</sup>), particulate matter (mgat/m<sup>2</sup>), chlorophyll (mg/m<sup>2</sup>) and primary production (mgC/m<sup>2</sup>/h) during the two opposite situations in the equatorial area in 1975.

	CAP 7502 (1)	CAP 7506 (2)	(2)/(1)
Sels nutritifs			
NO <sub>3</sub> .....	711	1080	1.52
PO <sub>4</sub> .....	75	115	1.53
NO <sub>3</sub> /PO <sub>4</sub> .....	9,5	9,4	1.01
Particules			
C <sub>p</sub> .....	—	589	—
N <sub>p</sub> .....	61,8	96	1,55
P <sub>p</sub> .....	3,3	5,3	1,61
N <sub>p</sub> /P <sub>p</sub> .....	18,7	18,1	0,97
Phytoplancton			
Chla.....	12,2	19,3	1,58
<sup>14</sup> C prod.....	35,0	59,2	1,69
<sup>14</sup> C prod/Chla.	2,92	3,06	

les biomasses et les productions du mésozooplancton (200-7 000  $\mu$ ) entre les deux saisons.

### Distribution verticale des éléments particuliers (fig. 3)

La distribution de l'ATP reflète la distribution des organismes vivants, chlorophylliens ou non. En multipliant la valeur de l'ATP par 250, on a une estimation du « carbone vivant » (HOLM-HANSEN, 1970).

Dans la couche superficielle, l'ATP est nettement plus abondant en situation d'upwelling qu'en situation tropicale typique : 26,2  $\mu\text{g/l}$  contre 15,4  $\mu\text{g/l}$  en moyenne dans la couche 0-50 m, soit un rapport de 1,70.



Fig. 3. — Distribution verticale de la chlorophylle *a* du « carbone vivant » (ATP  $\times$  250), de l'azote et du phosphore particulaire aux deux saisons. Chaque point représente la valeur moyenne de 4 mesures. CAP 7502 saison chaude ; CAP 7506 saison d'upwelling.

Vertical distribution of chlorophyll *a*, "living carbon" (ATP  $\times$  250), particulate nitrogen and phosphorus at two opposite seasons in the equatorial Atlantic. Each point is the mean of 4 measurements. CAP 7502: warm situation; CAP 7506: upwelling situation.

TABLEAU III

Valeurs moyennes des rapports CAP/NP (exprimés en atomes) et des rapports CAP/Chla (exprimés au poids) aux deux saisons, à l'équateur dans l'Atlantique. Valeur douteuse entre parenthèses.

Mean values of CAP/NP (at/at) and CAP/Chla (w/w) ratios at the two opposite seasons in the equatorial area.

Profondeur	CATP/NP	CATP/Chla	
CAP 7502	0	1.58	130
	20	1.32	80
	30	1.51	91
	40	1.63	85
	50	1.97	88
	65	1.56	97
	75	1.16	77
100	(0.68)	118	
CAP 7506	0	1.92	175
	20	2.17	159
	30	2.08	102
	40	1.80	93
	50	2.17	75
	60	1.42	65
	80	2.24	96
100	1.95	182	

En comparant la distribution de l'ATP à celle de l'azote ou du phosphore particulaire et à celle de la chlorophylle on aura une idée de l'abondance relative des particules mortes par rapport aux particules vivantes, et de la quantité des organismes chlorophylliens par rapport à la totalité des organismes vivants. Les distributions de l'azote et du phosphore particulaire sont cohérentes (fig. 3). Elles montrent comme pour la chlorophylle et l'ATP, un maximum dans la couche superficielle particulièrement prononcé à 7506.

Dans cette couche (0-40 m) le taux de matière vivante, exprimé par le rapport CAP/N<sub>p</sub> (en atomes) est significativement plus élevé en situation d'upwelling qu'en situation tropicale typique : 2,03 ( $\sigma = 0.16$ ) contre 1,60 ( $\sigma = 0.24$ ) (tabl. III) ; et la valeur du rapport CAP/Chla (en poids) montre que cette matière vivante a tendance à être relativement plus riche en chlorophylle dans les 20 premiers mètres en situation tropicale qu'en situation d'upwelling (tabl. III), tandis que sur le reste de la colonne d'eau il n'y a pas de différence.

Un pourcentage plus important de matière vivante en saison d'upwelling indique que les eaux qui viennent de remonter contiennent des populations jeunes, qui n'ont pas encore produit de détrit. C'est un résultat en accord avec les idées classiques sur le fonctionnement de l'upwelling. En revanche, il

semble paradoxal que la teneur en chlorophylle soit moindre dans les eaux de surface. On peut avancer deux explications qui ne s'excluent pas (1) sur la verticale, la teneur en chlorophylle des cellules du phytoplancton n'est pas constante, et le maximum de chlorophylle observé ne correspond pas à un maximum équivalent exprimé en nombre de cellules (ANDERSON, 1969). Par exemple, aux deux saisons le rapport CATP/Chla passe par un minimum au centre de la colonne d'eau, au voisinage du maximum de chlorophylle (tabl. III). Il se pourrait donc que pour une quantité de phytoplancton déterminée, la quantité de chlorophylle varie d'une saison à l'autre. (2) La part des organismes non chlorophylliens serait effectivement plus grande, mais alors on voit mal quelle source d'énergie ils peuvent utiliser pour leur subsistance et leur croissance. Un autre résultat, également en contradiction avec les idées admises, est apparu. Le taux de phaeophytine, est significativement plus élevé dans la couche superficielle (0-40 m) en période d'upwelling qu'en situation tropicale; dans les deux cas, le taux augmente régulièrement avec la profondeur, passant de 25-30 % en

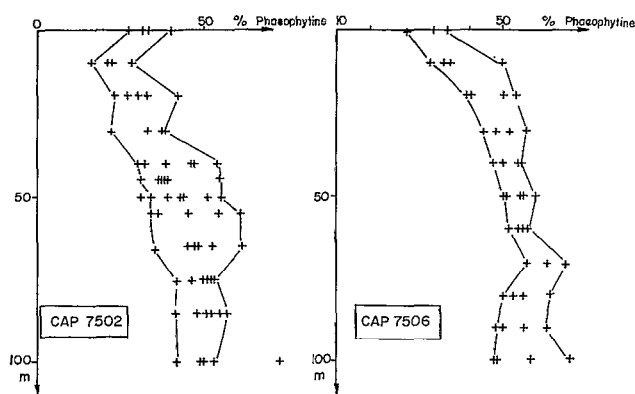


Fig. 4. — Distribution verticale du taux de phaeophytine (Phaeophytine/Phaeophytine + Chlorophylle *a*) aux deux saisons.

Vertical distribution of phaeophytin ratio. (Phaeophytin + chlorophyll *a*) at the two opposite seasons. CAP 7502: warm situation; CAP 7506 upwelling situation.

surface à près de 60 % à 100 m (fig. 4); la phaeophytine mesurée est une somme de produits de dégradation divers de la chlorophylle (YENTSH et MENZEL, 1963), et on la trouve en très faible quantité dans des cultures en phases de croissance; on devrait donc logiquement en trouver moins à la source de l'upwelling qu'en situation tropicale typique.

Les mesures ont été faites par rapport à de la chlorophylle pure, dont le facteur d'acidification est de 2 avec notre matériel. Mais ce facteur est très

variable en fonction des espèces (HOLM-HANSEN *et al.*, 1965) et il se peut que les différences observées entre les deux saisons soient dues là aussi à des variations spécifiques.

### Activité uréolytique

Étant données les concentrations extrêmement faibles d'urée marquée ajoutée on suppose qu'elle se dilue dans celle qui préexistait dans l'échantillon sans en augmenter la concentration. La cinétique d'utilisation ne sera donc pas modifiée, et l'on pourra par conséquent exprimer les résultats en pourcentage d'utilisation par jour dans le milieu.

Il apparaît nettement (fig. 5) que l'activité uréolytique est plus importante en saison chaude (CAP 7502) qu'en saison froide (CAP 7506) dans la couche 0-40 m : 80 à 150 % de l'urée est consommé par jour à CAP 7502 et 30 à 40 % à CAP 7506. Entre 40 et

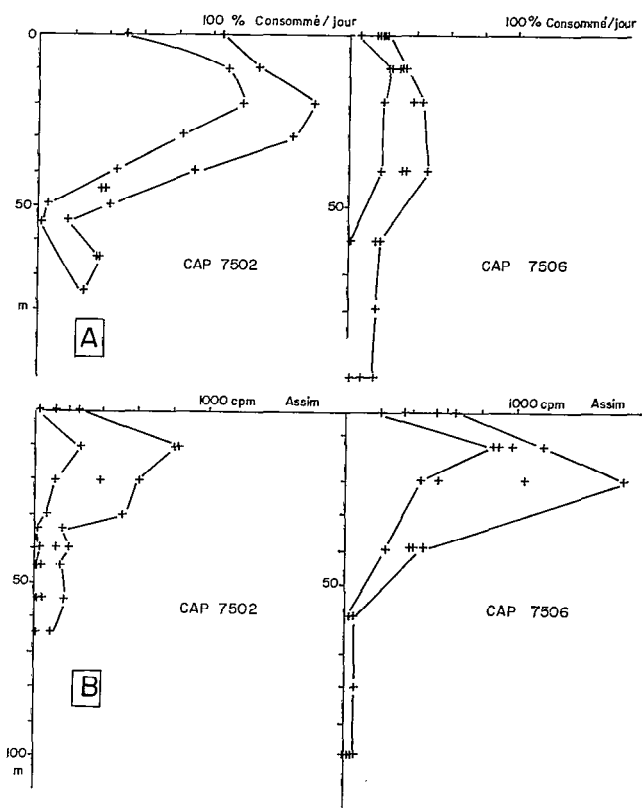


Fig. 5. — Distribution verticale de l'activité uréolytique totale (A) et de l'urée assimilée (B) aux deux saisons à l'équateur.

Vertical distribution of the total ureolytic activity (A) and the urea assimilation (B) at the two opposite seasons. CAP 7502 warm situation; CAP 7506 upwelling situation.

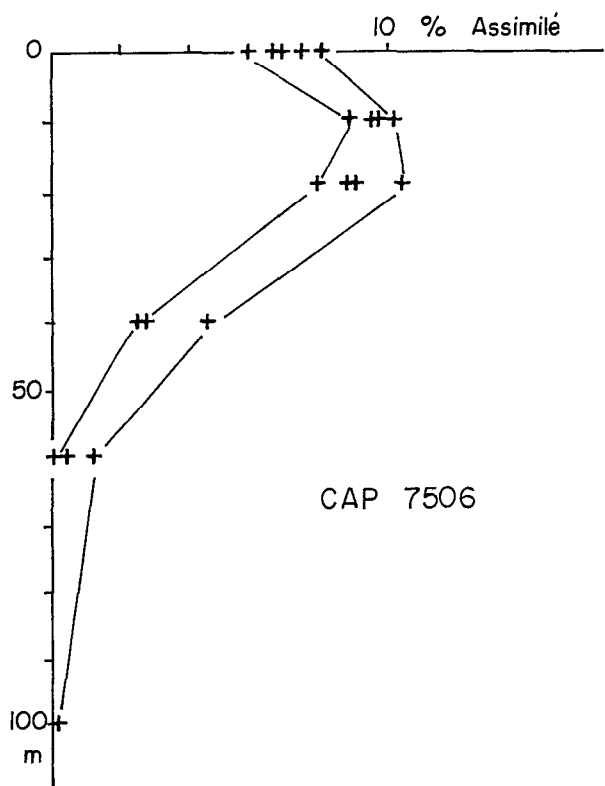


Fig. 6. — Distribution verticale du pourcentage assimilé par rapport à l'utilisation totale de l'urée, pendant la campagne CAP 7506.

Vertical distribution of the percent assimilated urea (assimilation/assimilation+respiration) during the cruise CAP 7506 of RV Capricorne (upwelling situation).

100 m, les activités sont du même ordre de grandeur. Or, pendant la saison chaude, la couche 0-40 m correspond justement à la couche épuisée en nitrate (fig. 3). Dans ce cas, c'est l'azote qui limite la production photosynthétique, et on peut supposer que l'urée pallie cette déficience là où le nitrate fait défaut. On ne peut l'affirmer avec certitude, car c'est le carbone qui est marqué, et il renseigne mal sur le devenir de l'azote. Par exemple, la fraction qui reste sur le filtre après l'incubation (= fraction assimilée) présente un profil caractéristique qui suit la distribution de la chlorophylle ou des éléments particuliers (fig. 5), mais le pourcentage assimilé reste très faible (<10 %, fig. 6). Il est probable que l'azote doit être assimilé dans une plus forte proportion, donc que l'uréase agit immédiatement après la pénétration de l'urée dans la cellule; le CO<sub>2</sub> serait rejeté, tandis que les fonctions amines seraient incorporées (STEPHENS et NORTH, 1971). La faiblesse des taux d'assimilation du carbone a été retrouvée dans d'autres régimes de l'Atlantique tropical sur de

nombreux échantillons : dans le dôme d'Angola (HERBLAND, 1976) et dans le dôme de Guinée (résultats non publiés). Ces faibles taux d'incorporation du carbone avaient été déjà trouvés par HATTORI (1960) à l'obscurité, et CARPENTER *et al.* (1972) à 14 000 lux d'intensité lumineuse.

En revanche MITAMURA et SAIJO (1975) trouvent des taux beaucoup plus élevés (entre 38 et 84 %) dans une baie côtière du Japon et PAGES (communication personnelle) a trouvé également des taux élevés dans les eaux d'estuaire à Beaufort (Caroline du Nord, États-Unis). Pourquoi cette différence entre les eaux du large et les eaux côtières ? et la différence existe-t-elle réellement ?

MITAMURO et SAIJO (1975) récupèrent le <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> libéré par la dégradation de l'urée tandis que nous

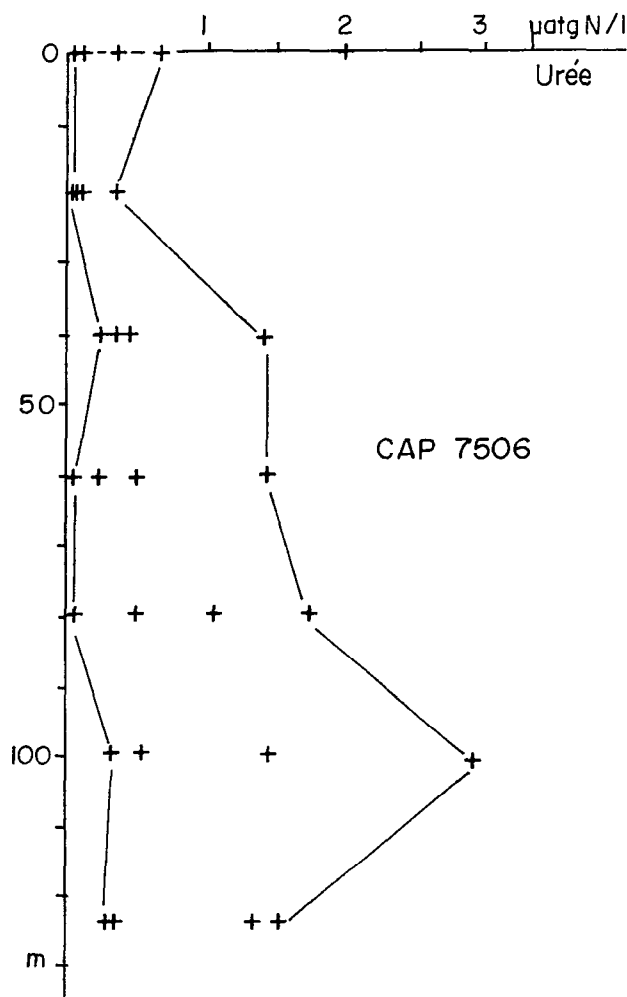


Fig. 7. — Distribution verticale de l'urée pendant la campagne CAP 7506, en saison d'upwelling.

Vertical distribution of urea during the cruise CAP 7506 of RV Capricorne (upwelling situation).

TABLEAU IV

Influence de la lumière sur l'assimilation de l'urée : cpm recueillis sur les filtres après incubation *in situ* dans les flacons clairs et dans les flacons sombres. Les valeurs significativement différentes des témoins sont marquées d'un astérisque. Expérience réalisée pendant CAP 7506.

*Light influence on urea assimilation: cpm on filters after in situ incubation in clear and dark bottles. The values with an asterisk are significantly different from the blank.*

Profondeur (mètres)	Flacons clairs	Flacons sombres
0.....	397*	267
10.....	1074*	153
40.....	620*	176
80.....	261	197
100.....	231	189
Témoin.....	227	175

mesurons l'urée qui reste après incubation, acidification et barbottage. Sont-ils certains de récupérer tous le  $\text{CO}_2$  par simple évaporation pendant 4 jours? Souvent on utilise une agitation magnétique pendant une durée bien plus courte (30 mn, WILLIAMS et YENTSCH, 1976; 4 h, HERBLAND et BOIS 1974).

Malgré la variation du dosage de l'urée, la réalisation de triplicata à CAP 7506, a permis d'avoir une idée de la distribution verticale (fig. 7). En moyenne, la teneur est très faible dans la couche 0-40 m (0.20  $\mu\text{m}/\text{l}$ ) et augmente légèrement en profondeur (0.5  $\mu\text{m}/\text{l}$  au-delà de 80 m). Cette distribution tendrait à confirmer l'intérêt de l'urée pour le phytoplancton dans la couche superficielle, plutôt que pour les bactéries. D'autres mesures sont nécessaires pour préciser la distribution de l'urée. Un argument direct en faveur de l'utilisation par le phytoplancton de l'urée est la différence observée entre l'incubation dans des flacons clairs et l'incubation à l'obscurité. Dans les flacons sombres, l'assimilation n'est pas significativement différente de celle du témoin (tabl. IV).

Ces résultats confirment ceux de CARPENTER *et al.* (1972) et MITAMURA et SAJO (1975) qui avaient déjà mis en évidence le rôle du phytoplancton dans l'activité uréolytique, respectivement par des filtrations différentielles sur 20  $\mu$  et par l'influence de la lumière pendant l'incubation. Ceci a une conséquence importante : nous avons calculé le pourcentage d'urée utilisé par jour en supposant que l'activité uréolytique était indépendante de la lumière, ce qui manifestement est erroné (autres résultats personnels non publiés et BARBER, communication personnelle). Les valeurs calculées sont donc des valeurs par excès, et le turn over de l'urée dans l'eau est par conséquent plus lent que ne le donnent nos résultats.

Bien que le phytoplancton soit responsable de l'activité uréolytique, il n'y a pas comme dans les cultures, une relation simple entre le taux de production primaire et l'activité uréolytique dans le milieu naturel. On a représenté (fig. 8) l'un en fonction de l'autre, aux deux saisons. Pendant CAP 7502 (situation tropicale typique), la production primaire sur la verticale ne dépasse pas 0,60  $\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$  tandis que la dégradation de l'urée peut atteindre 150 % par jour. En revanche à CAP 7506 (situation d'upwelling) quelle que soit la valeur de la production photosynthétique qui ici peut dépasser 2  $\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$ , la dégradation de l'urée ne dépasse pas 50 % par jour.

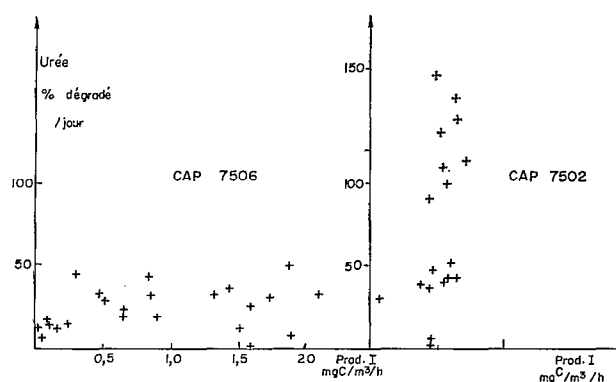


Fig. 8. — Expression de l'utilisation de l'urée (axe des y) en fonction de la production primaire (axe des x) aux deux saisons.

*Urea utilization (y axis) versus the primary productivity (x axis) during the two opposite seasons. CAP 7502: warm situation; CAP 7506 upwelling situation.*

La teneur en nitrate apparaît donc comme un facteur très important dans la régulation de l'activité uréolytique du phytoplancton. En présence de nitrate l'urée est faiblement utilisée, tandis qu'en son absence, elle devient un élément azoté particulièrement demandé.

#### Utilisation du glucose

Comme pour l'urée, les résultats seront exprimés en pourcentage d'utilisation par jour. Devant la faiblesse des valeurs il a paru préférable de comparer les quantités assimilées (les cpm recueillis sur le filtre) qui sont déterminées avec une meilleure précision que les quantités totales utilisées (Assimilation + respiration) : l'assimilation est mesurée sur la totalité de l'échantillon (60 ml) alors que la quantité totale utilisée est mesurée par différence sur une fraction aliquote (5 ml). Le rendement d'utilisation (Assimi-

lation/Assimilation + Respiration) a été déterminé sur les échantillons qui présentaient une activité suffisante pour le mesurer avec précision.

A CAP 7506, sur 27 échantillons significatif, le rendement d'utilisation moyen vaut 40,7 % ( $\sigma = 10.3$ ); donc près de 60 % du glucose prélevé est minéralisé sous forme de  $\text{CO}_2$ . C'est un résultat assez faible, comparé à celui de WILLIAMS et YENTCH (1976) qui trouvent au contraire 58 % d'assimilation et 42 % de respiration dans des eaux côtières subtropicales. A CAP 7502, il n'a pas été possible de déterminer ce rapport, à cause des trop faibles activités rencontrées dans la zone équatoriale.

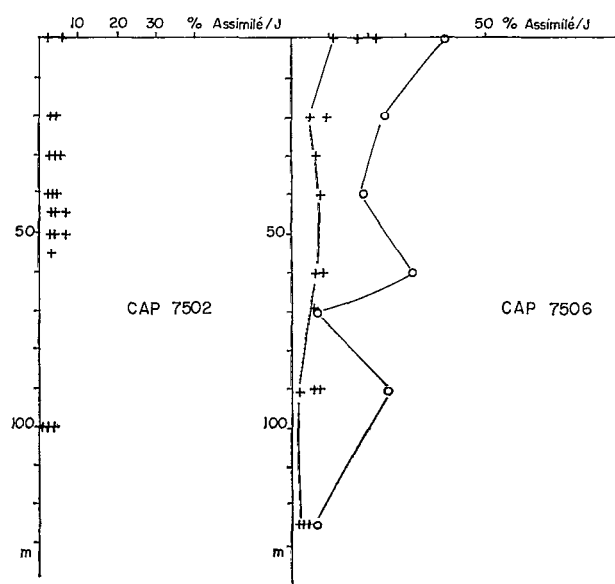


Fig. 9. — Distribution verticale de l'assimilation du glucose aux deux saisons. La station 57 a été figurée par des ronds (voir texte).

*Vertical distribution of glucose assimilation at the two opposite seasons. Station 57 (surprisingly high) was represented by open circles (see text).*

La distribution verticale de l'assimilation du glucose montre qu'à CAP 7502, sur toute la colonne d'eau (0-100 m), les valeurs ne dépassent pas 4-5 % par jour (fig. 9). En revanche, à CAP 7506, la fraction journalière assimilée est toujours supérieure à 5 %, sauf au-dessous de 90 m, où les valeurs deviennent plus faibles. En particulier, à la station 57 (dernier jour du point fixe) l'assimilation du glucose est extrêmement forte (30,2 % en moyenne dans les 90 premiers mètres); cette station correspond aussi à une production primaire en valeur intégrée anormalement faible (VOITURIEZ et HERBLAND, 1977) et du mésozooplancton capturé à la bouteille plus

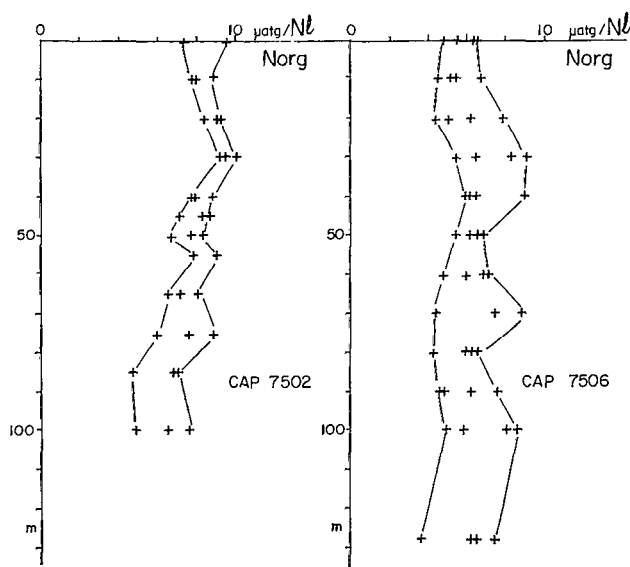


Fig. 10. — Distribution verticale de l'azote organique dissous aux deux saisons.

*Vertical distribution of dissolved organic nitrogen at the two opposite seasons. CAP 7502 warm situation; CAP 7506 upwelling situation.*

abondant (LE BORGNE, 1977 a). Cette « anomalie » ne peut être expliquée, car tous les autres paramètres ne présentent pas de différences significatives. Il y a également une plus forte dispersion des résultats en période d'upwelling.

Le fait que le glucose « tourne » plus rapidement en situation d'upwelling qu'en situation tropicale peut sembler paradoxal. Logiquement, les processus de production plus importants dans l'upwelling utilisent peu de matière organique dissoute. Au contraire, l'écosystème équilibré de la situation tropicale devrait montrer une activité hétérotrophe supérieure donc une demande en glucose plus importante.

Mais, la distribution verticale de la matière organique dissoute, représentée par celle de l'azote organique (fig. 10) montre qu'à CAP 7506, l'eau qui vient de remonter, en dépit de sa richesse en chlorophylle et en matières particulaires (fig. 3) contient moins d'azote organique (5-7  $\mu\text{atg/l}$ ) que l'eau de la couche homogène (10  $\mu\text{atg/l}$ ) à CAP 7502. Au-dessous de 50 m, les teneurs sont les mêmes aux deux saisons (6-7  $\mu\text{atg/l}$ ). Bien qu'il n'y ait probablement pas identité entre l'azote organique et le glucose (une bonne part de l'azote organique doit être réfractaire à une dégradation rapide, sinon il n'apparaîtrait pas à des concentrations de l'ordre de 6  $\mu\text{atg/l}$  à 125 m), la concentration supérieure d'azote organique en situation tropicale montre que la

demande en substrats organiques ne doit pas être excessive, et cela confirmerait que l'écosystème tropical superficiel produit de la matière organique en quantité suffisante qui ne limiterait pas la faible activité hétérotrophe mesurée.

Pour expliquer ce paradoxe, une cause méthodologique pourrait être invoquée : la durée d'incubation était de 8 h à CAP 7502 et 24 h à CAP 7506, alors qu'on recommande habituellement de ne pas dépasser quelques heures (WRIGHT, 1973). Mais les faibles teneurs ajoutées rendent peu probable le développement d'un bloom bactérien sur les parois du flacon (ZOBELL et ANDERSON, 1936). C'est justement devant la faiblesse des activités recueillies lors de la première campagne qu'on a choisi d'augmenter la durée d'incubation plutôt que d'augmenter la concentration du glucose, ce qui ne permettrait plus de mesurer les temps de turn over (WILLIAMS et ASKEW, 1968).

Si l'on tient compte de la respiration (60 % de l'utilisation totale), on trouve des taux d'utilisation journaliers moyens pour la colonne d'eau (0-60 m) de 25 % à CAP 7506 et 9 % à CAP 7502. WILLIAMS et YENTSCH (1976) trouvent entre 8,3 et 41 % avec une valeur moyenne de 24,6 % pour les eaux côtières des îles Bahamas, ces eaux ne contenant pas de nitrate comme c'est le cas à CAP 7502. D'après leurs résultats et les nôtres, il semblerait que les temps de turn over du glucose dans l'eau soient beaucoup plus courts (1 à 2 jours) en région tempérée (comme dans la Manche) puis un plus long (2,5 à 10 jours) en méditerranée, dans les eaux côtières des Bahamas et dans l'upwelling équatorial, et plus long encore (>10 jours) dans les structures tropicales typiques. Comme le disent WILLIAMS et YENTSCH eux-mêmes, «il est pour l'instant impossible de trouver des explications satisfaisantes à ces différences ou à ces similitudes : cela dépend de la façon dont l'activité de la population hétérotrophe est contrôlée par la concentration des substrats organiques».

#### Utilisation des produits d'excrétion du phytoplancton

Cette technique présente l'avantage d'offrir aux populations hétérotrophes des substrats d'origine naturelle, et ainsi de mieux refléter l'activité réelle de ces populations. Elle n'a été réalisée qu'à CAP 7506 en complément aux mesures d'utilisation de glucose.

La distribution verticale du pourcentage consommé en 24 heures présente une homogénéité remarquable, et une forte valeur moyenne (66 %).

Étant donné la très bonne reproductibilité des résultats, en particulier à la station 57 ( $C_v = 4,7$  %), il est probable que tout le substrat facilement dégradé a été consommé pendant l'incubation de 24 heures, et la radioactivité restante est sous une

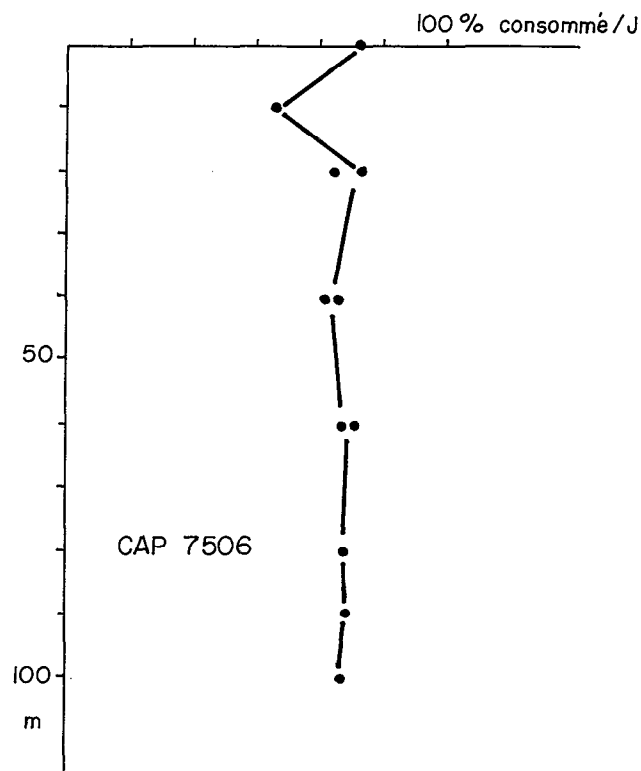


Fig. 11. — Pourcentage de produits d'excrétion du phytoplancton réutilisés par jour, par la flore hétérotrophe lors de la campagne 7506 à l'équateur.

*Excreted photoassimilated matter of phytoplankton used by the heterotrophic organisms during the upwelling situation. (Expressed as percent per day).*

forme plus ou moins réfractaire à une dégradation rapide.

L'effet de bloom bactérien, évoqué et peu probable pour le glucose, a dû se produire ici, car les substrats ajoutés ne peuvent l'être à l'état de trace étant donné leur faible activité spécifique ; les produits d'excrétion ne peuvent être fortement marqués, étant le résultat d'une activité biologique. On est par conséquent obligé d'en ajouter une quantité non négligeable pour obtenir une réponse détectable (HERBLAND, 1975).

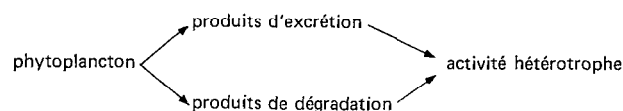
Mais cependant, la même technique utilisée hors de la divergence équatoriale fait apparaître des résultats différents. Par exemple, dans une convergence très pauvre, à 10° S (la nitracline est à 80 m) il n'y a que 18 % des substrats consommés après 24 heures d'incubation, soit un temps de turn over de 5,5 jours. Donc l'équateur en période de divergence, apparaît bien comme une zone où l'activité hétérotrophe est importante.

Les fortes activités observées ont permis de

déterminer avec précision la fraction respirée, c'est-à-dire oxydée sous forme de  $\text{CO}_2$ . Sur les 20 mesures le rendement de croissance ( $R = \text{Assimilation} / (\text{Assimilation} + \text{Respiration})$ ) vaut 49,5 %, avec une dispersion faible ( $\sigma = 8.7$ ). C'est un rendement élevé, puisqu'il signifie que la moitié de la matière organique dissoute rejetée par le phytoplancton se trouve incorporée dans les bactéries qui sont le point de départ d'un nouveau réseau trophique, différent de celui du phytoplancton.

Peu de résultats existent sur ce sujet. Il est désormais certain que les bactéries sont capables d'utiliser des produits d'excrétion du phytoplancton marin (DERENBACH et WILLIAMS, 1974; WRIGHT et SHAH, 1975), mais on connaît mal la cinétique et le pourcentage d'incorporation dans les cellules bactériennes lors de l'utilisation de ces substrats. WRIGHT et SHAH (1975) trouvent que l'acide glycolique, un des principaux composés excrétés par le phytoplancton (HELLEBUST, 1974) est utilisé à des taux comparables aux autres substrats bactériens communs (glucose, glycine, acétate), mais qu'il est minéralisé davantage (respiré) que les autres : 70 % de la consommation totale en moyenne.

D'autres recherches doivent être entreprises pour préciser l'importance et le rendement écologique de la chaîne trophique



mais il est fort probable qu'elle dépende plus de l'importance de l'excrétion du phytoplancton que de la capacité des bactéries à répondre à une augmentation des substrats : SMITH *et al.* (1977) ont trouvé, que dans l'upwelling de Mauritanie, l'activité hétérotrophe était la principale responsable de la régulation de la teneur des eaux en matière organique dissoute d'origine phytoplanctonique, bien que cette activité ne représente qu'une très faible part de la production photosynthétique.

## CONCLUSIONS

Les différentes mesures de l'activité hétérotrophe et des paramètres complémentaires réalisées dans les deux types de structures équatoriales posent en fait autant de problèmes qu'elles n'en résolvent, car

certains résultats sont en contradiction avec les idées admises sur le fonctionnement respectif des écosystèmes tropicaux et des upwellings.

1. L'urée apparaît nettement comme un élément qui peut potentiellement pallier la déficience en nitrate s'il était produit en quantité suffisante ; mais cela ne semble pas être le cas, tout au moins par le zooplancton : d'après les résultats de LE BORGNE, l'excrétion de l'urée par le mésozooplancton dans la couche homogène à CAP 7506 n'est que  $0.20 \mu\text{atg}/\text{m}^3/\text{h}$  (8 % de l'azote total excrété), soit un temps moyen de 1 000 heures pour produire ce qu'on trouve dans l'eau. L'ammoniaque, mais ce n'est plus une molécule organique, qui représente 60 % de l'azote total excrété (LE BORGNE, 1977 b), doit être un élément plus important, mais l'absence d'isotope radioactif ne nous a pas permis d'en suivre le cheminement.

2. Le taux de matière vivante significativement plus élevé en saison d'upwelling est un indicateur de la jeunesse des eaux, qui ont encore produit peu de détritus. Ce résultat est contredit par la distribution du taux de phaeophytine qui est plus élevé en saison d'upwelling. D'autres mesures et en particulier des comptages, seraient nécessaires pour préciser s'il s'agit réellement de différences dans la teneur en phaeophytine ou de différences taxonomiques (rapports d'acidification différents).

3. L'activité hétérotrophe *sensu stricto*, mesurée par l'utilisation du glucose et des produits d'excrétion du phytoplancton à l'obscurité est plus importante en saison d'upwelling qu'en saison chaude. Ce résultat demande aussi confirmation car la matière organique dissoute y est moins abondante et elle ne peut supporter un développement bactérien important.

En contrepartie, il se peut que la matière organique soit limitante et qu'un apport (même très faible), provoque un développement bactérien, comme cela a été le cas avec les produits d'excrétion du phytoplancton.

4. Les produits d'excrétion sont consommés avec une efficacité de 50 %, ce qui rend très efficace la relation trophique phytoplancton → produits excrétés → bactéries, dont l'importance est certainement plus fonction du taux d'excrétion du phytoplancton, que de la capacité des bactéries à utiliser les substrats excrétés.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M.,  
le 16 novembre 1977.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (G. C.), 1969. — Subsurface chlorophyll maximum in the north east Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 14 (2) : 386-391.
- ARMSTRONG (F. A. J.) et TIBITTS (S.), 1968. — Photochemical combustion of organic matter in sea water for nitrogen, phosphorus and carbon determination. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 48 : 143-152.
- AZAM (F.) et HOLM HANSEN (O.), 1973. — Use of Tritiated substrates in the study of heterotrophy in seawater. *Mar. Biol.* (23) : 191-196.
- CARPENTER (E. J.), REMSEN (C. C.) et WATSON (S. W.), 1972. — Utilization of urea by some marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* (17) : 265-269.
- DERENBACH (J. B.) et LE B. WILLIAMS (P. J.), 1974. — Autotrophic and bacterial production : fractionation of plankton population by differential filtration of samples from the English channel. *Mar. Biol.* (25) : 263-269.
- HATTORI (A.), 1960. — Studies on the metabolism of urea and other nitrogenous compounds in *Chlorella ellipsoidea*. III. Assimilation of urea. *Pl. Cell. Physiol.*, Tokyo 1 : 107-1055.
- HELLEBUST (J. A.), 1965. — Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* (10) : 192-206.
- HERBLAND (A.), et BOIS, 1974. — Assimilation et minéralisation de la matière organique dissoute dans la mer : méthode par comptage en scintillation liquide. *Mar. Biol.* (24) : 203-212.
- HERBLAND (A.), 1975. — Utilisation par la flore hétérotrophe de la matière organique naturelle dans l'eau de mer. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* (19) : 19-34.
- HERBLAND (A.) et PAGES (J.), 1975. — L'adénosine triphosphate (ATP) 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.), 1976. — *In situ* utilization of urea in the euphotic zone of the tropical Atlantic. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* (21) : 269-277.
- HERBLAND (A.) et VOITURIEZ (B.), 1977. — Relation chlorophylle *a* - fluorescence *in vivo* dans l'Atlantique tropical. Influence de la structure hydrologique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 1 : 67-77.
- HERBLAND (A.) et VOITURIEZ (B.), 1978. — The use of vertical distribution of temperature, oxygen and nutrients for estimating the chlorophyll and primary production in the tropical Atlantic Ocean. *Mar. Biol.* (sous presse).
- HISARD (Ph.), CITEAU (J.) et MORLIÈRE (A.), 1976. — Le système des contre-courants équatoriaux subsurface. Permanence et extension de la branche sud dans l'océan Atlantique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.* vol. XIV, n° 3 : 209-220.
- HOLM HANSEN (O.), LORENZEN (C. J.), HOLMES (R. W.) et STRICKLAND (J. D. H.), 1965. — Fluorometric determination of chlorophyll. *J. cons. perm. int. Expl. Mer* (30) : 3-15.
- HOLM HANSEN (O.) et BOOTH (C.), 1966. — The measurement of Adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.* (11) : 510-519.
- HOLM HANSEN (O.), 1970. — ATP levels in algal cells influenced by environmental conditions. *Pl. Cell. Physiol.* (11) : 689-700.
- ITURRIAGA (R.) et HOPPE (H. G.), 1977. — Observations of heterotrophic activity on photoassimilated organic matter. *Mar. Biol.* (40) : 101-108.
- KHANAICHENKO (N. K.), 1974. — Le système des contre-courants équatoriaux dans l'océan. Guidrometeoizdat, Leningrad. 157 p. — Trad. HISARD (Ph.) et ROTSCHI (H.), 1977, Abidjan.
- LE BORGNE (R.), 1977 a. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. II — Biomasses et peuplements du zooplancton. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 333-349.
- LE BORGNE (R.), 1977 b. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. III — Respiration et excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 349-362.
- LE BORGNE (R.), 1977 c. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. IV — Production et rôle du zooplancton dans le réseau trophique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 363-374.
- MENZEL (D. W.) et CORWIN (N.), 1965. — The measurement of total phosphorus in sea water based on the liberation of organically bound fraction by persulfate oxydation. *Limnol. Oceanogr.* (10) : 280-282.
- Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4, 1977 : 375-387.

- MITAMURA (O.) et SAJIO (Y.), 1975. — Decomposition of urea associated with photosynthesis of phytoplankton in coastal waters. *Mar. Biol.* (30) : 67-72.
- NEWELL (B. S.), MORGAN (B.) et CANDY (J.), 1967. — The determination of urea in sea water. *J. mar. Res.* (25) : 201-202.
- SMITH (W. O.), BARBER (R. T.) et HUNTSMAN (S. A.), 1977. — Primary production off the coast of northwest Africa : excretion of dissolved organic matter and its heterotrophic uptake. *Deep. Sea. Res.* (24) : 35-48.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), 1952. — The use of radioactive carbon (<sup>14</sup>C) for measuring organic production in the sea. *J. cons. perm. int. Expl. Mer* (18) : 117-140.
- STEPHENS (G. C.) et NORTH (B. B.), 1971. — Extrusion of carbon accompanying uptake of amino acids by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* (16) : 752-757.
- STRICKLAND (J. D. H.) et PARSONS (T. R.), 1972. — A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 167, 2<sup>e</sup> édition.
- VOITURIEZ (B.) et HERBLAND (A.), 1977. — Étude de la production pélagique de 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 : 313-331.
- WILLIAMS B. (P. J.) et ASKEW (C.), 1968. — A method of measuring the mineralization by microorganisms of organic compounds in sea water. *Deep Sea Res.* (15) : 365-375.
- WILLIAMS LE B. (P. J.) et YENTSCH (C. S.), 1976. — An examination of photosynthetic production, excretion of photosynthetic products, and heterotrophic utilization of dissolved organic compounds with reference to results from a coastal subtropical sea. *Mar. Biol.* (35) : 31-40.
- WRIGHT (R. T.), 1973. — Some difficulties in using <sup>14</sup>C organic solutes to measure heterotrophic bacterial activity. In. *Estuarine microbial Ecology*, édité par Stevensen et Colwell, University of South Carolina Press, 199-217.
- WRIGHT (R. T.) et SHAH (N. M.), 1975. — The trophic role of glycolic acid in coastal sea water. I. — Heterotrophic metabolism in sea water and bacterial cultures. *Mar. Biol.*
- YENTSCH (C. S.) et MENZEL (D. W.), 1963. — A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep. Sea Res.* (10) : 221-231.
- ZOBELL (C. E.) et ANDERSON (D. Q.), 1936. — Observations on the multiplication of bacteria in different volumes of stored sea water, and the influence of oxygen tension and solid surfaces. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole* (71) : 324-342.