

THÈSE DE DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ PARIS VI

Spécialité : **Océanographie Biologique**

Présentée par **Claudie NAVARETTE**

pour obtenir le grade de **Docteur de L'Université PARIS VI**

Sujet de la thèse :

***DYNAMIQUE DU PHYTOPLANKTON EN OCÉAN ÉQUATORIAL:
MESURES CYTOMÉTRIQUES ET MESURES ISOTOPIQUES DURANT LA CAMPAGNE FLUPAC,
EN OCTOBRE 1994 DANS LA PARTIE OUEST DU PACIFIQUE***

Soutenue le **27 novembre 1998** devant le jury constitué de :

Alain SALIOT (Professeur de l'Université Paris VI)
Yves DANDONNEAU (ORSTOM)
Alain HERBLAND (IFREMER)
Jacques NEVEUX (CNRS)
Jean-Michel ANDRÉ (ORSTOM)
Frédéric PARTENSKY (CNRS)

Président
Directeur de thèse
Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur

Remerciements

C'est tout d'abord à Jean-Michel André que va toute ma gratitude pour son intervention capitale dans le pilotage de cette thèse. Merci aussi pour ton soutien moral, ta disponibilité et tes critiques incessantes. Toute mon amitié.

J'exprime toute ma reconnaissance à Yves Dandonneau pour l'intérêt qu'il a toujours manifesté à mes travaux mais aussi pour ses conseils et ses encouragements dans les moments difficiles. Je le remercie d'autant plus qu'il a accepté le rôle de directeur de thèse à quelques semaines de la soutenance.

Je remercie Alain Saliot qui m'a permis de faire ma thèse à Nouméa et qui a bien voulu en présider la soutenance, Alain Herbland et Jacques Neveux, rapporteurs, et Frédéric Partensky, examinateur, pour l'intérêt qu'ils ont porté à mes travaux.

Ce travail est le fruit de nombreuses collaborations. Jean Blanchot, Aubert Le Bouteiller et Jacques Neveux n'ont pas hésité pendant la campagne FLUPAC à alourdir leur charge de travail déjà élevée en acceptant de faire des mesures sur mes échantillons. Ils m'ont également généreusement permis d'utiliser leurs propres données dans ce travail. Pour cela et pour leurs conseils dispensés, je les remercie vivement. Merci à Gerd Slawyk et Stéphane L'helguen qui ont bien voulu m'initier à la méthodologie à l'azote-15, à Patrick Raimbault pour ses données et sa disponibilité. Merci à Patrice Polidori qui fait preuve de patience et de disponibilité lors du développement du modèle.

Merci à tous mes collègues pour leur soutien et leur amitié, Jean Blanchot, Thierry Delcroix, Pascal Douillet, René Grandperrin, Claire Garrigue, Marie-Hélène Radenac, Bertrand Richer de Forges et Jacques Verron. Merci également à mon compagnon de la pause café, Jean-Marie Auzende, dont la bonne humeur me permettait de bien démarrer la journée.

Je tiens à associer à ces remerciements toutes les personnes qui m'ont aidé tout au long de ce travail, Christine Dandonneau et Pierre Soler à Paris, François Jarrige et Christian Colin à Nouméa ainsi que les divers services de L'ORSTOM Nouméa (ateliers, reprographie, informatique).

Je garde une pensée toute particulière pour Hans Joachim Minas qui m'a fait découvrir l'océanographie.

Je tire mon chapeau à Caro et à Pat qui ont su endurer avec patience mes humeurs et celle de ma thèse ! Merci à Paule, Stéphane, Sandrine, Julie et tous les autres pour les nombreux coups de main (petits plats mitonnés, déménagements, photocopies...à toutes heures du jour et de la nuit) qu'ils m'ont donnés pour finir ma thèse. Une pensée amicale pour Pierre Harris avec lequel j'ai partagé pendant quelques mois la pression qu'une fin de thèse exerce.

Je réserve le mot de la fin pour ma mère à qui je dédie cette thèse.

Résumé

Dans le Pacifique équatorial, les régimes de production primaire diffèrent en réponse aux régimes dynamiques. A l'Ouest, dans la "Warm pool", les eaux de surface sont isolées des eaux profondes riches en sels nutritifs, le système est oligotrophe. Au Centre, elles sont enrichies en nutritifs par "l'upwelling" lié à la divergence équatoriale, le système est mésotrophe. Le phytoplancton présent est principalement constitué de cellules de petite taille (*Prochlorococcus*, picoeucaryotes) dont la composition fluctue avec la disponibilité en nitrate. Pendant la campagne FLUPAC, deux stations équatoriales longue durée, à 167° E et à 150° W, nous ont permis d'étudier les deux systèmes. Pour cela, la cytométrie en flux (comptages, paramètres optiques), la spectrofluorimétrie (pigments) et les méthodes isotopiques (^{14}C , ^{15}N , production primaire) sont utilisées.

De 167° E à 150° W, la biomasse en pigments augmente d'un facteur 1.3 avec un enrichissement en cellules supérieures à 0.8 μm , la production primaire d'un facteur 2. Dans les deux systèmes, la production de régénération domine, la production nouvelle ne représentant qu'une faible fraction de la production totale.

A 0°-150° W, les variations journalières des abondances des trois groupes du picophytoplancton (< 3 μm) sont suivies par cytométrie en flux. Un rythme journalier marqué du à une division cellulaire bien synchronisée et à une mortalité continue par broutage est observé. Un modèle est développé pour effectuer une interpolation des données selon ces deux processus. Les résultats de cette méthode sont cohérents avec ceux obtenus par les méthodes généralement utilisées. Nos résultats indiquent que le broutage répondrait à des variations des taux de division à l'échelle de la journée, la production primaire journalière est consommée sur 24 h. D'autre part, le modèle permet une estimation de la production primaire pour chaque groupe d'algue. Malgré des incertitudes qui pourraient être levées dans un futur proche, les estimations sont raisonnables au regard des mesures obtenues par les méthodes isotopiques classiques. Cette approche de la production primaire pourrait être, dans certains cas, une alternative aux méthodes isotopiques.

Mots Clés: picophytoplancton - structure en taille - division/broutage - production primaire/nouvelle - oligotrophie/mésotrophie - Pacifique équatorial.

Abstract

In the equatorial Pacific, primary production varies in response to the different dynamic structures. In the West, within the Warm pool, the surface layer is isolated from the nutrient-rich deep water, i.e. the system is oligotroph. In the central equatorial Pacific, the upwelling supplies the surface water with nutrients, i.e. the system is called mesotroph. The phytoplankton consists mainly of small cells (*Prochlorococcus* and picoeucaryotes) whose composition fluctuates with the amount of nitrate available. During the FLUPAC cruise, two equatorial long time stations, one at 167° E, the other at 150° W, allowed us to study these two structures. Flow-cytometry (counts, optic parameters), spectrofluorometry (pigments) and isotopic methods (primary productivity) were used.

From 167° E to 150° W, biomass pigment increases by a factor of 1.3 with an enrichment of cells greater than 0.8 μm . Primary productivity increases by a factor of 2. In both structures, the ratio of new/total production remains low: most of the primary productivity is based in regenerated nutrients.

At Eq-150° W, diel variations in cell abundance of the three picophytoplanktonic groups (< 3 μm) are followed by flow-cytometry. Within each cell group, the abundance exhibited a marked diel rhythm due to a well synchronised cellular division and to continuous grazing. A simple model is developed for computing an interpolation of data according to both processes. The results obtained with this model are consistent with those obtained with the commonly used methods. Our results indicate that grazing could be related to cellular divisions over diel time intervals. Thus, the daily primary productivity is consumed over a period of 24h. On the other hand, this model allows an estimation of the primary productivity for each algal group. These estimations are consistent with those obtained by the classical isotopic methods. This primary productivity approach could be, for some given conditions, an alternative to isotopic methods.

Key words: picophytoplankton - Size structure - division/grazing - primary production/new - oligotrophy/mesotrophy - equatorial Pacific.

Liste des abréviations couramment utilisées

SPO	Station Pacifique Ouest (6 jours, 0° 167° E)
SPC	Station Pacifique Central (7 jours, 0° 150° W)
HL	heure locale

paramètres relatifs aux pigments

$\Sigma\text{Chl-a}$, $\Sigma\text{Chl-b}$	chlorophylle a et b totale ($\text{Div-a} + \text{Chl-a}$ et $\text{Div-b} + \text{Chl-b}$, respectivement) ($\mu\text{g l}^{-1}$)
$\Sigma\text{Chl}^*\text{-a}$	chlorophylle a du picophytoplancton ($\text{Div-a} + \text{Chl}^*\text{-a}$) ($\mu\text{g l}^{-1}$)
Chl	chlorophylle (<i>Synechococcus</i> + picoeucaryotes + nanophytoplancton) ($\mu\text{g l}^{-1}$)
Chl^*	chlorophylle associée aux picoeucaryotes ($\mu\text{g l}^{-1}$)
Div	divinyl chlorophylle associée aux <i>Prochlorococcus</i> ($\mu\text{g l}^{-1}$)
Cp_{Peu} , Cp_{Pro}	contenu cellulaire en pigments (fg cell^{-1}), pour les picoeucaryotes et les <i>Prochlorococcus</i>

paramètres relatifs au cytomètre en flux

RF	fluorescence rouge (unité arbitraire cellules^{-1} , ua cell^{-1})
FS	diffusion aux petits angles (indice de taille) (ua cell^{-1})
Pro	<i>Prochlorococcus</i>
Peu	picoeucaryotes
Syn	<i>Synechococcus</i>
N	abondance cellulaire (cell ml^{-1})
η	valeur de l'exposant de la relation FS-taille (~ 5)
d	diamètre moyen cellulaire (μm)

paramètres relatifs au carbone et à l'azote

ρC	Taux d'absorption en carbone ou production totale ($\text{mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$)
ρNO_3	Taux d'absorption en nitrate ou production nouvelle ($\text{mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$)
ρNO_2	Taux d'absorption en nitrite ($\text{mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$)
ρNH_4	Taux d'absorption en ammonium ($\text{mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$)
$\Sigma\rho\text{N}$	Taux d'absorption totale en azote ($\Sigma\rho\text{N} = \rho\text{NH}_4 + \rho\text{NO}_3 + \rho\text{NO}_2$) ($\text{mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$)
f	Rapport f ($\rho\text{NO}_3 / \Sigma\rho\text{N}$)
IP	Indice de productivité ($\text{g C (g } \Sigma\text{Chl-a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$)
IA	Indice d'assimilation ($\text{g N (g } \Sigma\text{Chl-a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$)
Cc	Contenu cellulaire en carbone (fg C cell^{-1})
θ^{-1} , $\theta^{-1}_{\text{pico}}$, θ^{-1}_{Pro} , θ^{-1}_{Peu}	Rapport carbone/chlorophylle du phytoplancton, du picophytoplancton, des <i>Prochlorococcus</i> et des picoeucaryotes

paramètres relatifs à la dynamique

μ	taux de division (j^{-1})
g	taux de broutage (j^{-1})
g_{matin}	taux de broutage du matin (j^{-1})
$t_{\text{di}} / t_{\text{df}}$	heure de début et de fin de la division cellulaire (h)
Δ	distance quadratique relative (%)

SOMMAIRE

Introduction générale	13
------------------------------	----

Chapitre 1:

I Matériels et Méthodes de Mesures	21
I. A. Échantillonnage pendant la campagne FLUPAC	23
I. B. Concentrations et Abondances	25
I. B.1. Paramètres hydrologiques et mesures d'optique	25
I. B.2. Dosage des sels nutritifs	25
I. B.3. Composition élémentaire du matériel particulaire	27
I. B.4. Pigments Chlorophylliens	27
I. B.4.1. Spectrofluorimétrie	27
I. B.4.2. Fractionnements en taille de la chlorophylle	28
I. B.4.3. Calcul des contenus cellulaires en pigments des picoeucaryotes (CP _{Peu})	29
I. B.5. Dénombrement des populations picophytoplanctoniques	30
I. C. Mesure de la Production Primaire à l'aide des Traceurs Isotopiques ¹⁵ N, ¹⁴ C	35
I. C.1. Technique au Carbone-14 (¹⁴ C)	35
I. C.1.1. Protocole de mesure	35
I. C.1.2. Fractionnements en taille de la production primaire	37
I. C.1.3. Interprétation des mesures	38
I. C.2. Technique à l'Azote-15 (¹⁵ N)	41
I. C.2.1. Protocole de mesure	41
I. C.2.2. Fractionnements en taille de la production azotée	41
I. C.2.3. Interprétation des mesures	42
I. C.3. L'effet du confinement	47

Chapitre 2:

Distribution du phytoplancton et Productions Primaires dans la Partie Ouest du Pacifique Équatorial (octobre 1994)	51
Introduction	53
II. A. Pigments et Abondances	57
II. A.1. Le Pacifique Ouest ("Warm pool")	57
II. A.1.1. Distributions verticales des paramètres physico-chimiques	57
II. A.1.2. Distributions verticales des paramètres biologiques	58
II. A.1.3. Analyse et synthèse des observations pour le régime oligotrophe	64
II. A.2. Le Pacifique Central (upwelling équatorial)	68
II. A.2.1. Distributions verticales des paramètres physico-chimiques	68
II. A.2.2. Distributions verticales des paramètres biologiques	69
II. A.2.3. Analyse et synthèse des observations dans le régime mésotrophe	75
II. A.3. Comparaison entre les deux régimes	77

II.B. Biomasses en Carbone	85
II.B.1. Tailles moyennes du picophytoplancton	85
II.B.1.1. Principe et Résultats	86
II.B.1.2. Comparaison des tailles moyennes estimées avec les valeurs publiées	88
II.B.2. Contenu cellulaire moyen en carbone du picophytoplancton	92
II.B.3. Rapports Carbone/Chlorophylle : θ^{-1}	96
II.B.3.1. Rapports moyens du picophytoplancton ($\theta^{-1}_{\text{pico}}$)	97
II.B.3.2. Rapports θ^{-1} par groupe d'algue	100
II.B.4. Biomasse en carbone du picophytoplancton	103
II.B.4.1. Valeurs intégrées de la biomasse en carbone du picophytoplancton	103
II.B.4.2. Contributions des 3 groupes à la biomasse en carbone du picophytoplancton	104
II.B.4.3. Influence de la taille sur les contributions des 3 groupes cellulaires	106
II.B.4.4. Comparaison avec les valeurs issues de la littérature	106
II.C. Productions primaires totale, nouvelle, régénérée	109
II.C.1. Le Pacifique Ouest ("Warm pool")	110
II.C.1.1. Productions primaires des communautés globales	110
II.C.1.2. Productions primaires du picophytoplancton	122
II.C.1.3. Analyses des mesures de production en régime oligotrophe	125
II.C.2. Le Pacifique Central (upwelling équatorial)	128
II.C.2.1. Productions primaires des communautés globales	128
II.C.2.2. Production primaire du picophytoplancton	137
II.C.2.3. Analyse des mesures de production en régime mésotrophe	138
II.C.3. Comparaison des productions entre les deux régimes	141
II.C.3.1. Production totale en carbone et en azote	141
II.C.3.2. Productions picophytoplanctoniques	142
II.C.3.3. Indices de Productivité et d'assimilation	142
II.C.3.3. Production nouvelle et rapport f	143
II.D. Conclusion et Résumé du chapitre	145

Chapitre 3:

Dynamique du Picophytoplancton dans le Pacifique Central: Estimation des Taux de Croissance et de Broutage à l'aide des Mesures de Cytométrie en Flux	151
Introduction	153
III.A. Evolution au cours des 7 jours de la station du Pacifique Central (0° 150°W)	157
III.A.1. Densité	157
III.A.2. Abondances et propriétés optiques	159
III.A.2.1. Description de l'évolution des abondances et des propriétés optiques	160
III.A.2.2. Interprétations des variations journalières	165
III.B. Estimation des Taux de Croissance et de Broutage par un modèle simple	177
III.B.1. Méthode	177
III.B.2. Résultats	180
III.B.2.1. Un exemple du fonctionnement de la méthode	180
III.B.2.2. Résultats détaillés	182
III.B.2.3. Valeurs moyennes	189
III.B.2.4. Variabilité de μ et de g au cours de la station	192
III.B.2.5. Comparaison avec d'autres estimations	197
III.B.2.6. Interprétation des variations journalières des taux au cours de la station fixe	205

III.B.3. Sensibilité de la méthode	207
III.B.3.1. Application de la méthode à des données simulées	207
III.B.3.2. Sensibilité au broutage	208
III.B.3.3. Validation de la méthode	210
III.B.3.4. Hypothèse du synchronisme de la division cellulaire	212
III.B.3.5. Pas de l'échantillonnage	213
III. C. Résultats Annexes	215
III. C.1. Relation FS-taille	215
III. C.2. Estimation de la production primaire du picophytoplancton	217
III. C.2.1. Méthode	217
III. C.2.2. Production nette et production brute	219
III. C.2.3. Comparaison avec les mesures effectuées au ^{14}C	223
III. D. Résumé et Conclusion du chapitre	227
 Conclusion Générale	 231

Annexes

A. Mesure de la Production Primaire par la Technique Isotopique ^{15}N	239
A. 1. Protocole expérimental	242
A. 1.1. Prélèvements	242
A. 1.2. Inoculation du traceur	244
A. 1.3. Incubation	244
A. 1.4. Filtration	245
A. 1.5. Analyses isotopiques par spectrométrie d'émission	245
A. 1.6. Détermination des taux d'absorption	250
A. 2. Les prélèvements à l'aide des bouteilles 'Noex'	255
B Article 1	261
C Article 2	271

Références bibliographiques	299
------------------------------------	-----

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Depuis le début de l'ère industrielle, la déforestation mais surtout les combustions du carbone fossile (charbon, pétrole) se traduisent par une augmentation notable de dioxyde de carbone (CO_2) dans l'atmosphère. Le CO_2 , principal gaz à effet de serre, joue un rôle déterminant sur le climat de la planète. L'océan jouerait un rôle essentiel dans la mesure où il absorberait en partie le CO_2 anthropique rejeté dans l'atmosphère (Tans *et al.*, 1990 ; Siegenthaler & Sarmiento, 1993).

Les échanges de CO_2 entre l'océan et l'atmosphère sont cantonnés à l'interface océan-atmosphère et sont contrôlés par des processus biologiques et physiques. C'est lors de la photosynthèse, effectuée par le phytoplancton marin dans les deux cents premiers mètres de la colonne d'eau, que le CO_2 entre dans le cycle de la matière organique océanique. Une partie de cette matière organique est exportée par transport dans les eaux profondes où elle est décomposée et oxydée à nouveau sous forme de CO_2 . L'ensemble des processus biologiques qui permettent le transfert du CO_2 de l'atmosphère vers les couches profondes de l'océan est appelé "pompe biologique" (Longhurst & Harrison, 1989).

Dans les milieux océaniques du large, si le carbone est généralement en quantité suffisante (CO_2 dissous) pour assurer la demande du phytoplancton, l'azote est souvent absent ou à l'état de traces (Eppley *et al.*, 1973). Sa disponibilité conditionne la production primaire (assimilation de carbone). En conséquence dans ces milieux, l'augmentation en CO_2 anthropique n'a pas d'effet direct sur la production primaire dans la mesure où le régime est stationnaire (Peng & Broecker, 1984). Cependant un changement du climat pourrait induire des modifications de la circulation océanique et par là même, l'importance des processus tels que la production primaire et l'exportation (Longhurst, 1991 ; Rapport US JGOFS, 1997) et donc avoir une rétroaction sur le climat. Avant de pouvoir prédire ces modifications, il est nécessaire d'avoir une bonne connaissance des processus et des échelles de temps intervenant dans le cycle du carbone et des éléments associés.

Le programme international de recherche JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study), lancé en 1987, met l'accent sur les processus qui contrôlent la répartition du carbone dans les réservoirs océan et atmosphère dans le but de prévoir, grâce à la modélisation, comment les changements de l'environnement pourraient affecter cette répartition. Les différences qui peuvent exister d'un système océanique à l'autre sont à la base de la stratégie JGOFS, qui s'appuie sur des études régionales.

Dans le cadre de ce programme, l'opération ÉPOPE (Étude des Processus dans l'Océan Pacifique Équatorial) représente la contribution française dans le Pacifique. Deux campagnes, FLUPAC et OLIPAC, ont été menées dans la zone équatoriale et tropicale sud ouest. L'intérêt de cette étude se comprend: l'upwelling équatorial en fait l'une des régions les plus productives (Chavez & Barber, 1987) et en même temps la principale source océanique de carbone pour l'atmosphère (1 gigatonne de carbone sous forme de CO₂, Tans *et al.*, 1990). Enfin, les échanges de CO₂ océan-atmosphère sont soumis à une forte variabilité interannuelle liée au phénomène ENSO (Feely *et al.*, 1995).

Outre l'extrême bord Est (upwelling du Pérou), le Pacifique équatorial se caractérise par deux systèmes contrastés: la "Warm Pool" oligotrophe dans le Pacifique Ouest et la zone de l'upwelling à caractère HNLC (High Nutrient Low Chlorophyll, Minas *et al.*, 1986). Ces deux zones se déplacent le long de l'équateur au rythme de ENSO (El Niño Southern Oscillation) (Picaut *et al.*, 1996). Ces deux "régimes" hydrologiques sont dominés par une communauté phytoplanctonique constituée principalement de cellules de très petite taille (*Prochlorococcus* et petits eucaryotes) dont la composition semble étroitement liée à la présence de nitrate. Selon le modèle traditionnel de Eppley et Peterson (1979), la consommation de nitrate ou production nouvelle (Dugdale & Goering, 1967) est en équilibre avec le flux d'azote particulaire issu de la production primaire qui sédimente vers les couches profondes (production "exportée") participant par là même au mécanisme régulateur de CO₂ atmosphérique ("puits" océanique). Classiquement, la consommation de nitrate est attribuée aux cellules de grande taille tandis que les cellules de petite taille utiliseraient des formes régénérées de l'azote (e.g. Malone, 1980 ; Le Bouteiller, 1986), issues de la matière organique photosynthétisée et rapidement recyclée dans la couche superficielle par le zooplancton et les bactéries (e.g. Kirchman *et al.*, 1989 ; Caron & Goldman, 1990 ; Legendre & Rassoulzadegan, 1995). La structure de taille des

organismes de l'écosystème joue donc un rôle primordial dans le cycle du carbone puisqu'elle contrôle le flux de matière exportée (e.g. Karl *et al.*, 1996).

Mesurer la production primaire et plus particulièrement quantifier les parts respectives des productions nouvelle et de régénération dans les deux régimes est capital pour comprendre le fonctionnement des deux écosystèmes. C'est un des buts de ce travail. La technique de référence reste l'utilisation de traceurs isotopiques, le carbone-14 (^{14}C) et l'azote-15 (^{15}N) en incubation *in situ* ou sur le pont. Les mesures au ^{14}C ont pendant longtemps suscité de nombreuses controverses notamment en régime oligotrophe (e.g. Peterson, 1980). Malgré les divers progrès comme la "clean technique" (Fitzwater *et al.*, 1982), les mesures, parce qu'elles conjuguent un ensemble de processus (photosynthèse, exudation, respiration, broutage) auxquels s'ajoutent les biais relatifs aux incubations (développement bactérien, confinement de l'échantillon, modification des conditions d'éclairement), restent délicates et difficiles à interpréter. Pour les mesures d'azote, se rajoutent les difficultés d'application de la méthode à l'azote-15 dans les milieux pauvres en azote. Depuis quelques années se sont donc développées de nouvelles approches d'estimation de la production primaire de façon à éviter ces artefacts. Ces approches sont basées sur des variations temporelles à courte échelle, variations des propriétés optiques (Stramska & Dickey, 1992 ; Gardner *et al.*, 1993 ; Claustre *et al.*, soumis) et évolution des cellules, identifiées au cytomètre en flux, dans chacune des phases du cycle de l'ADN (Vaulot *et al.*, 1995 ; Liu *et al.*, 1997).

Dans le Pacifique équatorial, tandis que les taux de croissance du phytoplancton sont relativement élevés ($\sim 0.69 \text{ j}^{-1}$, Cullen *et al.*, 1992a ; Landry *et al.*, 1997 ; Liu *et al.*, 1997) sa biomasse varie peu d'un jour à l'autre, ce qui traduit un étroit couplage entre la production primaire et le broutage. Ce couplage production primaire-broutage est étudié depuis quelques années avec notamment des méthodes faisant intervenir des incubations longues (24 h), sources d'artefacts. Récemment, le couplage croissance-broutage est étudié par le biais des mesures d'ADN (Vaulot *et al.*, 1995 ; Liu *et al.*, 1997). Cette méthode a été, jusqu'à présent et pour des raisons techniques, restreinte à un seul groupe d'algue, les *Prochlorococcus*, mais peut désormais s'appliquer également aux *Synechococcus* (Jacquet *et al.*, soumis).

Inscrite dans la problématique JGOFS, cette thèse va s'appliquer à étudier la structure, le fonctionnement et la dynamique du phytoplancton dans les deux écosystèmes qui caractérisent le Pacifique équatorial: la partie ouest, oligotrophe et la partie centrale, mésotrophe, à l'occasion de la campagne FLUPAC (octobre 1994). C'est à partir du grand lot de données récoltées par les différents participants de cette campagne que cette étude est réalisée. Le travail de recherche s'organise en deux grandes parties.

La première partie (chapitre 2) va s'attacher à décrire le phytoplancton présent, et en particulier le picophytoplancton ($< 2 \mu\text{m}$, Sieburth, 1978) constitué de *Prochlorococcus*, de *Synechococcus* et de picoeucaryotes, dans chacun des deux systèmes océaniques du Pacifique équatorial. A l'aide de la cytométrie en flux (comptages et paramètres optiques) et de la spectrofluorimétrie (pigments) nous essaierons de dégager les caractéristiques dans chacun des deux régimes typiques. La comparaison entre ces deux régimes nous permettra alors d'examiner comment fluctuent les propriétés du phytoplancton avec l'environnement en azote. Pour comprendre l'importance du picophytoplancton dans le cycle biogéochimique du carbone et de l'azote, il est indispensable de connaître son importance au sein de la biomasse phytoplanctonique en carbone ou de la production primaire. Une estimation de la taille moyenne pour les 3 groupes du picophytoplancton est réalisée à l'aide de l'analyse de la diffusion aux petits angles (FS), paramètre mesuré au cytomètre en flux. Sur la base de ces tailles moyennes estimées, nous tenterons d'estimer la biomasse en carbone et les rapports carbone/chlorophylle pour l'ensemble de la communauté picophytoplanctonique et par classe d'algue. Après l'étude de la biomasse en carbone, nous aborderons les flux de cet élément à l'aide de la production primaire mesurée avec le traceur isotopique ^{14}C . La distinction production nouvelle-production de régénération, à l'aide du traceur ^{15}N , nous permettra de comprendre le fonctionnement de chacun des deux "régimes". La méthodologie de la technique à l'azote-15 est traitée à part ainsi que l'analyse des données utilisées dans ce travail (annexe A). La comparaison des deux régimes de production nous permettra d'examiner comment varient les productions et les capacités productives des cellules avec l'environnement en nitrate. Nous confirmerons l'importance du picophytoplancton et plus particulièrement des *Prochlorococcus* au sein de la production primaire dans le Pacifique équatorial.

Dans la deuxième partie (chapitre 3), notre attention se portera sur les variations nycthémérales des abondances et des diffusions aux petits angles pour les principales populations du picophytoplancton. Les processus qui sont à l'origine de cette variabilité sont identifiés et paramétrés (division cellulaire et broutage). Un modèle simple, développé dans ce travail, permet alors d'estimer les taux de division et de broutage pour les trois groupes du picophytoplancton. Ce modèle permet également de proposer une nouvelle approche d'estimation de la production primaire. Ce type d'approche est au coeur des préoccupations actuelles qui cherchent à estimer la production primaire en éliminant les incubations, sources d'artefacts. Les résultats de ce chapitre ont fait l'objet de deux publications scientifiques qui sont reportés en annexe (annexe B et C).

CHAPITRE 1:

I. MATÉRIELS ET MÉTHODES DE MESURES

I.A. ÉCHANTILLONNAGE PENDANT LA CAMPAGNE FLUPAC

La campagne FLUPAC s'est déroulée du 23 septembre au 29 octobre 1994 à bord du navire océanographique " l'Atalante ". Cette campagne effectuée dans le Pacifique fait partie de l'opération ÉPOPE (Étude des Processus dans l'Océan Pacifique Équatorial) et se rattache au programme France - JGOFS (Joint Global Ocean Flux Studies). L'objectif principal est d'étudier les processus contrôlant le cycle du carbone dans le Pacifique Ouest et le Pacifique Central. Cette campagne a consisté en une radiale méridienne (15° S à 6° N le long de 165° E, stations 1 à 22), une radiale équatoriale (de 167° E à 150° W, stations 62 à 81) et deux stations longue durée, 6 jours à 0° 167° E (appelée SPO pour Station Pacifique Ouest, stations 23 à 61) et 7 jours à 0° 150° W (appelée SPC pour Station Pacifique Central, stations 82 à 126) (Figure I.1).

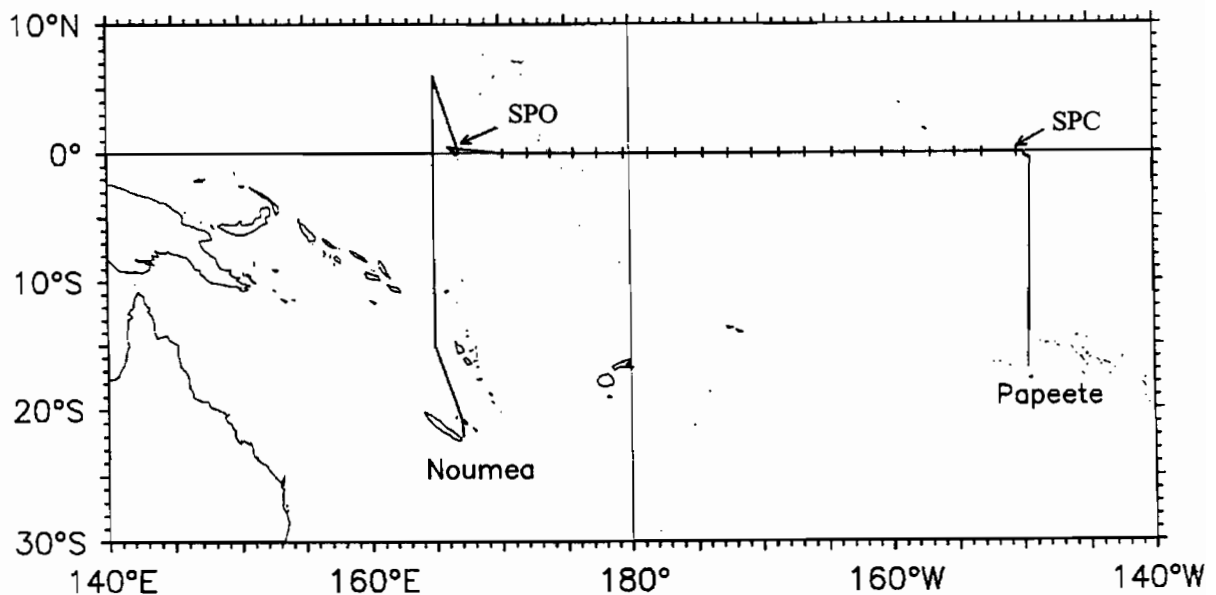


Figure I-1: Trajet de la campagne FLUPAC à bord du N.O. " L'Atalante " (23/9 - 29/10/1994). Les flèches indiquent les deux stations équatoriales longue durée, la station SPO (6 jours, 0° 167° E) et la station SPC (7 jours, 0° 150° W).

Les deux stations longue durée se sont effectuées en dérive, par suivi du mouillage des pièges à sédiments ou de la ligne de production primaire. Nous supposons qu'au cours de ces stations longue durée nous avons suivi la même masse d'eau. Comme il sera discuté dans le chapitre 3, nous verrons que cette hypothèse n'est pas rigoureusement exacte.

Ce travail est basé sur l'ensemble des mesures effectuées au cours des stations longue durée. Nous ne parlerons pas ici de l'échantillonnage réalisé au cours des radiales. A noter que quelques résultats issus d'expériences réalisées au cours de ces radiales seront utilisés. Nous les identifierons alors.

Au cours de cette campagne, les prélèvements sont effectués à l'aide d'une rosette de 24 bouteilles de prélèvement, de types "Niskin" (General Oceanic) et "Noex" (technicap) respectivement de 12.0 et 10.7 litres, couplée à la sonde. Les bouteilles sont fermées à la remontée aux profondeurs définies après avoir pris connaissance du profil de densité et de fluorescence.

Les bouteilles "Noex", neuves et expérimentales présentent un système de prélèvement différent des bouteilles classiques ("Niskin"). Ce système, créé afin d'éliminer tout contact avec l'eau de surface, n'est pas encore au point comme nous le montrons en annexe (annexe A, § A.2). Parmi les paramètres utilisés et décrits dans ce document, seuls les prélèvements relatifs à la méthode à l'azote-15 sont issus des bouteilles "Noex".

Au cours des stations longue durée, la fréquence de l'échantillonnage est de 6 fois par jour (toutes les 4 heures) et de 8 fois les derniers jours. Cet échantillonnage sera qualifié de "Basse Fréquence" par la suite (BF). Un échantillonnage horaire sur 24 heures ("Haute Fréquence") a été réalisé à la station SPC par pompage continu en surface (3-4 m). Cette expérience a débuté le jour 5 à 17 h et s'est achevée le jour 6 à 17 h, avec des comptages de cellules par cytométrie en flux et des mesures de pigments par spectrofluorimétrie toutes les heures.

Dans ce document, lorsque nous parlerons des mesures faites en station, il s'agira toujours de l'échantillonnage "Basse Fréquence". Nous spécifierons lorsque nous parlerons de l'expérimentation "Haute Fréquence".

I.B. CONCENTRATIONS ET ABONDANCES

I.B.1. PARAMÈTRES HYDROLOGIQUES ET MESURES D'OPTIQUE

Les profils verticaux de température, salinité et densité sont obtenus en continu à l'aide de capteurs associés à la bathysonde SBE-911 *Plus* de Seabird. Les mesures optiques sont réalisées à l'aide d'un capteur sphérique de PAR ("Photosynthetic Available Radiation", 400-700 nm) associé à la sonde. Un autre capteur placé sur le pont supérieur du navire fournit une référence de l'éclairement incident. Ces mesures d'optique permettent de déterminer la profondeur de la zone euphotique, définie par le 1 ou le 0.1 % de la lumière incidente de surface (I_0).

L'énergie radiative photosynthétique (400-700 nm) a également été enregistrée pendant les expériences d'incubation à l'azote-15, au carbone-14 et au silicium-32 à l'aide d'un photomètre connecté à un «intégrateur» Licor.

I.B.2. DOSAGE DES SELS NUTRITIFS

Les mesures ont été effectuées par S. Bonnet, P. Gérard, H. Lemonnier et M. Rodier. Les composés analysés sont les nitrates, les nitrites, les phosphates, les silicates et l'ammonium. Les échantillons sont prélevés dans des flacons de polyéthylène de 25 ml, préalablement lavés à l'acide puis rincés à l'eau distillée et enfin rincés 2 fois avec l'eau de mer à doser. Les échantillons sont dosés immédiatement à bord à l'aide d'un Autoanalyseur II Technicon selon les méthodes décrites par Strickland et Parsons (1972) et par Grasshoff *et al.* (1983) dans le cas de l'ammonium.

La ligne de base pour le nitrate ($> 1.5 \mu\text{M}$) est obtenue sur de l'eau de mer synthétique (eau déminéralisée + NaCl haute pureté à 35 g l^{-1}). Dans le cas du nitrate et du nitrite (méthode "haute sensibilité"), l'eau de mer prélevée à 15 m à 15° S , 165° E s'est révélée plus pauvre que l'eau synthétique. Elle a donc été utilisée comme référence. Enfin, pour l'ammonium, l'eau de mer prélevée à 1000 m a été utilisée comme référence.

Les nitrates (notés NO_3) et les nitrites (notés NO_2) sont mesurés à toutes les stations sur 12 niveaux répartis le plus souvent entre la surface et 300 m. Les ions nitrates sont réduits en ions nitrites selon la procédure de Wood *et al.* (1967). Les nitrites nouvellement réduits et initialement présents dans l'échantillon sont alors dosés. La limite de détection du dosage est de 50 nM. Dans les eaux de surface des océans oligotrophes, la teneur de ces éléments est très faible, de l'ordre de la nanomole (Garside, 1985). Les méthodes analytiques classiques ne permettent donc pas de détecter et de doser ces sels nutritifs azotés. Lorsque les teneurs en NO_3 et NO_2 sont inférieures à 1.5 μM , la procédure "haute sensibilité" développée par Oudot et Montel (1988) est appliquée. Cette méthode analytique consiste à diminuer la dilution de l'échantillon par les réactifs et à augmenter le signal de sortie du colorimètre. Ce dosage présente un seuil de détection de 5 nM avec une précision de ± 2 nM et permet donc de détecter de très faibles concentrations de NO_3 et de NO_2 en milieu naturel.

Les teneurs en ammonium (notés NH_4) sont mesurées une seule fois par jour à la première station du matin (3-4 h, heure locale HL) sur 12 niveaux répartis entre la surface et 150 m. La concentration en ammonium de l'eau de mer est déterminée automatiquement avec un seuil de détection de 200 nM et une précision de ± 50 nM. Dans les milieux oligotrophes, les concentrations en ammonium sont inférieures à 100 nM et présentent un léger maximum dans le maximum profond de chlorophylle (Brzezinski, 1988 ; Raimbault *et al.*, 1999). Ceci montre la nécessité d'utiliser une méthode capable de mesurer des concentrations nanomolaires dans les eaux oligotrophes. Cependant, aucune méthode analytique performante pour le dosage des faibles concentrations en ammonium n'était disponible. Aussi, n'a-t-il pas été possible de détecter les faibles concentrations rencontrées en milieu oligotrophe (< 100 nM) et d'obtenir des profils satisfaisants dans la zone mésotrophe (NH_4 variant de 0 à 0.5 μM) (Raimbault *et al.*, 1999).

Les ions orthophosphates (notés PO_4) sont analysés avec un seuil de détection de 10 nM et une précision de ± 5 nM. Les ions silicates (notés $\text{Si}(\text{OH})_4$) sont analysés avec un seuil de détection de 100 nM et une précision de ± 50 nM.

Des mesures de sels nutritifs sont également effectuées dans les flacons marqués à l'azote-15. Les principales formes minérales azotées (NO_3 , NH_4 et NO_2) sont dosées pour des incubations inférieures à 6 heures. Dans le cas du nitrate et du nitrite, l'analyse a lieu immédiatement après

récupération de la ligne de production, tandis que dans le cas de l'ammonium, l'analyse a lieu plusieurs heures après. Ces échantillons sont, dans ce laps de temps, mis au réfrigérateur afin de limiter l'évolution de l'échantillon.

I.B.3. COMPOSITION ÉLÉMENTAIRE DU MATÉRIEL PARTICULAIRE

La matière organique particulaire totale (autotrophes + hétérotrophes + détritique) a été mesurée en carbone (C), en azote (N). Les prélèvements sont effectués une fois par jour (7 h, HL) à partir des mêmes bouteilles que celles où sont prélevés les sels nutritifs (12 profondeurs réparties dans la couche de surface 0-200 m). Les échantillons (C, N) sont récoltés sur des filtres Whatman GF/F ($\varnothing = 25$ mm) calcinés à haute température (4 h à 450°C) avant leur utilisation afin d'éliminer toute trace résiduelle de matière organique. Le volume filtré est de 1290 ml. Le filtre, placé dans un microtube en plastique, est congelé immédiatement (-20°C) et conservé jusqu'à l'analyse au laboratoire. Les analyses du carbone et de l'azote particulaire sont réalisées avec un analyseur élémentaire Perkin Elmer CHN 2400 (température de combustion 925°C, température de réduction 640°C) par P. Gérard. L'étalonnage de l'appareil est réalisé quotidiennement avec de l'acétanilide. Un "blanc de filtre" stable et le plus faible possible est nécessaire pour la précision et la fiabilité des mesures.

I.B.4. PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS

I.B.4.1. Spectrofluorimétrie

Les mesures ont été réalisées par J. Neveux. Les prélèvements sont effectués 2 à 3 fois par jour généralement répartis entre le lever et le coucher du soleil (3-4, 11 et 19 h, HL). Une mesure a été réalisée à 23 h (HL) à la dernière bathysonde (n° 126) de la station SPC. Les prélèvements ont lieu sur 12 ou 13 niveaux répartis dans la couche de surface (0-180 m). Des mesures en surface ont également été réalisées lors de l'expérimentation "Haute Fréquence" le 5ème jour de la station SPC.

L'analyse utilise une technique d'approximation aux moindres carrés (Neveux & Lantoiné, 1993) qui repose sur la résolution d'un système de 24 équations linéaires à 11 inconnues. Les mesures de spectrofluorimétrie utilisées pour toute notre étude sont les chlorophylles *a* et *b* (Chl) et les divinyl chlorophylles *a* et *b* (Div). L'analyse fine des pigments chlorophylliens au spectrofluorimètre permet d'obtenir à la fois des informations sur la biomasse et sur la composition du phytoplancton. Elle permet notamment de discriminer la chlorophylle associée aux *Prochlorococcus* (divinyl chlorophylle) des autres chlorophylles (Gieskes & Kraay, 1983 ; Chisholm *et al.*, 1988 ; Neveux *et al.*, 1989). Comme nous le verrons plus loin, cette discrimination nous a permis d'estimer le contenu cellulaire en pigments par groupe d'algue et d'étudier ainsi l'adaptation des cellules aux conditions environnementales (§ I.B.4.3).

Des mesures de pigments ont également été effectuées sur les échantillons marqués à l'azote-15 et incubés 12 heures *in situ*.

I.B.4.2. Fractionnements en taille de la chlorophylle

Les expériences de fractionnement en taille de la chlorophylle ont été effectuées par A. Le Bouteiller. Ces fractionnements ont été réalisés pour connaître la distribution du phytoplancton par classe de taille. Les prélèvements sont effectués sur 6 profondeurs, réparties entre la surface et 120 m aux premières stations du matin (3-4 h, HL). Les échantillons sont préfiltrés sur des filtres Nucléopore (Tableau I.1). La fraction inférieure est alors refiltrée sur des filtres GF/F. Après extraction (méthanol 95 %), les analyses sont effectuées à l'aide d'un fluorimètre Turner modèle 112 selon le protocole décrit par Le Bouteiller *et al.* (1992). Les fractionnements réalisés aux deux stations longue durée, SPO et SPC, sont présentés dans le Tableau I.1.

Tableau I-1: Numéros de stations ayant fait l'objet de fractionnements en taille de la chlorophylle réalisés aux stations SPO (0° 167° E) et SPC (0° 150° W).

	POROSITÉ (µm)				
	0.8	1	3	8	10
SPO : stations (0° 167°E)	41	29, 47, 53	35		
SPC : stations (0° 150° W)	94	88, 112	82, 118	100	106

Nous utiliserons également des résultats de fractionnement en taille effectués par A. Le Bouteiller lors des campagnes ZONAL FLUX (15/04 au 14/05/1996, radiale équatoriale 165° E à 150° W), EBENE (3° S 180° et 8° N 180°, novembre 96) et de campagnes plus anciennes (données non publiées).

I.B.4.3. Calcul des contenus cellulaires en pigments des picoeucaryotes (CP_{peu})

La cytométrie en flux et la spectrofluorimétrie identifient parfaitement, moins bien en surface, les *Prochlorococcus*. Par contre la chlorophylle mesurée par spectrofluorimétrie ne se prête pas à une séparation des autres groupes du picophytoplancton (*Synechococcus* et picoeucaryotes). Les mesures de spectrofluorimétrie parce qu'elles sont effectuées sur un volume de 500 ml prennent en compte la totalité des algues, y compris celles dont la taille est supérieure à 3 µm tandis que ces dernières échappent le plus souvent au cytomètre en flux en raison du faible volume d'analyse (100 µl). Nous avons donc retranché la chlorophylle relative à ces algues supérieures à 3 µm. La classe de taille 0.8-3 µm contient typiquement les picoeucaryotes et les *Synechococcus* (§ II.B.2). Etant donné que les *Synechococcus* ne représentent qu'une fraction mineure de la biomasse en carbone du picophytoplancton (< 10 %, § II.B.4.2), nous associerons, en première approximation, la chlorophylle de la classe de taille 0.8-3 µm à celle des picoeucaryotes.

Le principe de l'estimation de la chlorophylle associée aux picoeucaryotes est le suivant: nous estimons la chlorophylle *a* des picoeucaryotes (Chl*-a) à partir de la chlorophylle *a* (Chl-a) (*Synechococcus*, picoeucaryotes et eucaryotes > 3 µm) mesurée au spectrofluorimètre et de la contribution moyenne des eucaryotes supérieurs à 3 µm à la Chl-a (d'après A. Le Bouteiller). Compte tenu de la précision des mesures de chlorophylle analysées par fluorimétrie (± 10 %, Le Bouteiller, comm. pers.), la contribution des eucaryotes supérieurs à 3 µm à Chl-a est en moyenne sur la colonne d'eau de 35 ± 6 % à la station SPO et de 42 ± 7 % à la station SPC. Nous supposons que ces contributions estimées pour la chlorophylle *a* sont semblables lorsque nous considérerons la somme des chlorophylles *a* et *b*.

$$\text{Chl}^*-a = \text{Chl}-a - (\text{Chl}-a \times \text{Fr}_{\text{Mic}}) \quad (\text{I.1})$$

avec Fr_{Mic} = contribution des algues supérieures à 3µm à la chlorophylle *a*, déterminée à partir des mesures faites en fluorimétrie après fractionnements de taille (données de A. Le Bouteiller).

$$Fr_{Mic} = \frac{Fr_3}{(Fr_3 + Fr_2)} \times 100 \quad (1.2)$$

avec

$$Fr_i = \frac{Chl_i}{\sum_{i=1}^3 Chl_i} \times 100 \quad (1.3)$$

(i = 1: < 0.8 µm ; i = 2: 0.8-3 µm ; i = 3: > 3 µm)

Pour estimer l'erreur faite en associant toute la chlorophylle de la classe 0.8-3 µm à celle des picoeucaryotes, nous supposons que les rapports carbone/chlorophylle (θ^{-1}) des procaryotes sont voisins. Etant donné que la biomasse en carbone des procaryotes est estimée selon le même facteur de conversion (0.47 pg C µm⁻³, Verity *et al.*, 1992), cela revient à dire que les procaryotes ont les mêmes rapports chlorophylle/volume. Connaissant le volume moyen des *Prochlorococcus* et leur contenu cellulaire en divinyl chlorophylle *a* et le volume moyen des *Synechococcus*, nous pouvons calculer un contenu cellulaire en chlorophylle *a* pour les *Synechococcus*. En multipliant par l'abondance cellulaire, nous estimons la quantité de chlorophylle *a* associée aux *Synechococcus*.

Dans les deux régimes, la contribution des *Synechococcus* est faible, moins de 20% de Chl*-a (*Synechococcus* + picoeucaryotes) et seulement quelques pour cent de la chlorophylle associée au picophytoplancton (Chl*-a + Div-a). La dispersion de Chl*-a est en moyenne de 32 ± 10 % à la station SPO et de 15 ± 5 % à la station SPC. L'erreur commise en associant la chlorophylle de la classe 0.8-3 µm à celle des picoeucaryotes est donc du même ordre de grandeur que la dispersion de Chl*-a. Nous pouvons donc raisonnablement négliger les *Synechococcus*.

I.B.5. DÉNOMBREMENT DES POPULATIONS PICOPHYTOPLANCTONIQUES

Les mesures ont été effectuées par J. Blanchot et H. Liu. L'analyse des données a été réalisée à Nouméa par J. Blanchot, J.-M. André, M.-H. Radenac et moi-même du point de vue des distributions typiques dans un régime donné et du point de vue des variations journalières (article 1 et article 2).

Les prélèvements sont effectués 3 fois par jour à la station SPO (4, 11 et 19 h, HL) et 4 fois par jour à la station SPC (3, 11, 19 et 23 h, HL). Pour chacune de ces stations, les prélèvements ont

lieu sur 12 niveaux répartis dans la couche de surface (0-180 m). Des mesures en surface ont également été réalisées lors de l'expérimentation "Haute Fréquence" le 5ème jour de la station SPC.

Les échantillons sont analysés immédiatement (*in vivo*) par cytométrie en flux FACScan en suivant la méthode décrite par Blanchot et Rodier (1996). Le cytomètre en flux Becton-Dickinson est installé dans une chambre obscure, à la température de $23 \pm 2^\circ \text{C}$. Le volume analysé est de $0.1 \pm 0.016 \text{ ml}$. Tous les paramètres sont calibrés à l'aide de billes étalons (1.98 μm Polysciences Fluoresbrite Beads, cat. 18604). Vingt microlitres (μl) d'eau contenant une concentration connue de billes sont systématiquement ajoutés dans chaque échantillon comme standard interne. De l'eau profonde (1000 m) filtrée sur GF/F est utilisée comme liquide d'entraînement. Tous les paramètres sont convertis en unité arbitraire en les divisant par les paramètres correspondants des billes étalon. Par exemple la fluorescence moyenne cellulaire *in vivo* est exprimée par rapport à la fluorescence moyenne des billes (ua cell^{-1}). Avant et après l'acquisition des données de chaque lot d'échantillons le flux de l'appareil était vérifié ($49 \pm 0.08 \mu\text{l.mn}^{-1}$, en moyenne).

Les groupes de cellules du picophytoplancton (*Prochlorococcus*, *Synechococcus* et picoeucaryotes) sont identifiés en combinant les différents signaux optiques (fluorescences rouge et orange, RF et OF, diffusions aux petits angles, FS et aux grands angles, SS). Les *Prochlorococcus* sont facilement différenciés des picoeucaryotes par leur fluorescence rouge et leurs diffusions beaucoup plus faibles. Les *Synechococcus* ont des fluorescences rouges et des diffusions intermédiaires entre celles des *Prochlorococcus* et des picoeucaryotes. L'ambiguïté est levée par l'importante fluorescence orange, liée à la phycoérythrine qui singularise les *Synechococcus*.

A la station SPC, après une analyse préliminaire, le critère pour les picoeucaryotes est redéfini et permet de distinguer un groupe dominant homogène et une sous-population mal définie et plus hétérogène avec des cellules un peu plus grosses (figure 1 de l'article 1). Ces dernières comptent pour moins de 10 % en abondance mais introduisent un bruit dans les signaux optiques. Ces deux groupes ont été identifiés sous les termes de "large" et "small" picoeucaryotes dans l'article 1. Dans ce travail la discrimination des "large" et des "small" picoeucaryotes sera seulement prise en compte lors du traitement des variations nycthémérales des abondances et de la FS dans le chapitre 3. Les abondances sont fournies avec une précision de quelques pour cent ($< 5 \%$).

Afin d'étudier le comportement du phytoplancton en cours d'incubation (^{15}N), un comptage des trois groupes du picophytoplancton est réalisé sur les échantillons incubés 12 heures *in situ*.

Les abondances cellulaires ont été largement utilisées pour décrire les distributions typiques dans les deux régimes et étudier les variations nycthémerales. Les mesures de FS ont également fait l'objet d'un traitement particulier.

Pour des particules sphériques de diamètre (d) voisin de la longueur d'onde d'excitation ($\lambda = 488 \text{ nm}$) et un indice de réfraction proche de 1, la lumière diffusée dans la direction du faisceau incident (diffusion avant, FS) varie en d^η avec η compris entre 4 et 6 (Morel, 1991 par application de la théorie de Mie). Cette relation est probablement plus complexe dans le cas de cellules phytoplanctoniques compte tenu de leurs inhomogénéités (forme) et de leurs propriétés variables (contenu cellulaire en pigments, CP) (Morel, 1991, Stramski *et al.*, 1995). Il est cependant tentant de chercher la valeur de l'exposant η pour avoir une estimation de taille. Par exemple dans le Pacifique équatorial, Binder *et al.* (1996) associent les variations de la FS des *Prochlorococcus* entre le soir et le matin à une variation de volume d'un facteur 2, résultant de la division cellulaire. Nous avons fait un raisonnement similaire en utilisant à la fois les mesures "Basse Fréquence" et "Haute Fréquence" à la station SPC (§ III.C.1 et article 1). Nous avons obtenu une valeur voisine de 5 pour l'exposant η . Cette analyse est décrite en détail dans le paragraphe III.C.1. Dans le but d'estimer des diamètres moyens pour chacun des groupes cellulaires, nous faisons l'hypothèse supplémentaire que la relation qui lie les variations de la FS et les variations de taille des cellules est la même que celle qui lie la FS des cellules et la taille des billes étalon et que cette relation est la même dans les deux situations échantillonnées. Dans la suite du texte, on parlera indifféremment de taille et de diamètre des cellules.

Les informations sur la taille des cellules du picophytoplancton et les informations cytométriques elles-mêmes sur ces tailles aident à interpréter les résultats obtenus après fractionnements en taille de la chlorophylle et/ou de la production primaire (chapitre 2). En effet, dans nos écosystèmes dominés par du phytoplancton de petite taille, il est difficile de séparer les différents organismes par passage au travers de filtres (par exemple, *Synechococcus* et picoeucaryotes). Par ailleurs la garantie de passage ou de rétention de particules à travers un filtre n'est pas toujours assurée.

Dans la mesure où l'on connaît la taille moyenne, on peut estimer le contenu cellulaire des cellules (en carbone ou en azote, Verity *et al.*, 1992) et les comptages donnent donc accès à des biomasses pour les trois groupes du picophytoplancton (§ II.B.4).

La fluorescence rouge *in vivo* est un trait caractéristique de tous les organismes photosynthétiques. L'intensité de l'émission de fluorescence *in vivo* est proportionnelle au nombre de photons absorbés et est donc fonction du contenu pigmentaire (CP). Cette fluorescence devrait donc être un bon indicateur de la biomasse algale (Lorenzen, 1966). Les espèces phytoplanctoniques outre la chlorophylle *a*, principal pigment photosynthétique, peuvent également contenir des pigments annexes tels que les chlorophylles *b* et *c*, les caroténoïdes et les phycobilines. La variabilité de la fluorescence par unité de chlorophylle s'explique en partie par le contenu en pigments annexes des espèces (Sosik *et al.*, 1989). Les pigments annexes transfèrent immédiatement à la chlorophylle *a* l'énergie initialement absorbée (Furuya & Li, 1992). Le temps d'analyse au cytomètre (2 ms) est supérieur au temps de transfert de l'énergie des pigments annexes vers la chlorophylle *a* (10^{-12} s). Dans la mesure où l'on veut étudier les variations de la RF sur la verticale (§ II.A.1.2 et II.A.2.2) ainsi que celles des contenus cellulaires en pigments, nous prendrons en compte la somme des chlorophylles *a* et *b*. Dans le chapitre 2, nous noterons le contenu cellulaire en pigments CP_{Pro} pour les *Prochlorococcus* et CP_{Peu} pour les picoeucaryotes.

I.C. MESURE DE LA PRODUCTION PRIMAIRE À L'AIDE DES TRACEURS

ISOTOPIQUES ^{15}N ET ^{14}C

I.C.1. TECHNIQUE AU CARBONE-14 (^{14}C)

I.C.1.1. Protocole de mesure

Le protocole suivi pour mesurer la production primaire en milieu marin par la technique au ^{14}C a été proposé, pour la première fois, par Steemann Nielsen (1952). La qualité des résultats s'est, depuis lors, grandement améliorée, notamment avec le recours à des méthodes excluant toute pollution (Fitzwater *et al.*, 1982).

Les mesures de la campagne FLUPAC ont été effectuées par Y. Dandonneau et A. Le Bouteiller, respectivement avec le système de Let Go (Dandonneau & Le Bouteiller, 1992) et avec la procédure classique. Les protocoles suivis pour la mesure de la production primaire *in situ* diffèrent uniquement par le mode de prélèvement et d'inoculation. L'analyse des résultats a été effectuée en collaboration avec Y. Dandonneau et A. Le Bouteiller.

Méthode Classique

Les échantillons sont prélevés sur les bouteilles "Niskin" de la rosette, tous les jours avant le lever du soleil (station de 3-4 h du matin). La connaissance «en direct» des profils verticaux des principales variables (température, fluorimétrie...) nous a permis de choisir les 12 profondeurs à échantillonner pour chaque station (couche de mélange, profondeur de la thermocline, maximum de fluorescence...).

L'inoculation est réalisée à l'aide de 0.5 ou 1 ml de solution de bicarbonate de sodium marqué ($\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$) de chez Amersham, soit 150 ou 300 kBq. La quantité de radioactivité introduite (Q) est contrôlée systématiquement soit en début, soit en fin d'incubation. Les valeurs moyennes obtenues

sont $Q = 950\ 500$ DPM en début d'incubation (50 μ l de la source, $cv = 2.2\%$, $n = 46$) et $Q = 6\ 332$ DPM en fin d'incubation (100 μ l de l'échantillon, $cv = 7.5\%$, $n = 18$). Chaque jour, un ou deux échantillons sont filtrés immédiatement après inoculation et subissent le même traitement que les échantillons incubés, de manière à mesurer l'adsorption (rétention de ^{14}C à la surface des cellules).

Tous les jours, deux lignes couplées sont mises à l'eau vers 6 h, puis relevées l'une vers midi et l'autre en fin de journée. Les flacons utilisés sont du type D.B.O. en verre Pyrex de 300 ml. Six réplicats (un niveau sur deux) sont également placés, chaque jour, en incubation *in situ* pendant la journée puis à l'obscurité sur le pont la nuit suivante, permettant ainsi de mesurer la perte nocturne. Lors de la station du Pacifique Central (SPC, 0° 150° W), des flacons opaques ont également été incubés *in situ* de façon à mesurer la fixation à l'obscurité (en moyenne $0.008\text{ mg C m}^{-3}\text{ h}^{-1}$).

Let Go

Le système Let Go est un appareillage semi-automatique réalisant le prélèvement et l'inoculation directement *in situ* (Dandonneau & Le Bouteiller, 1992). Une fois déployé, le système se présente comme une ligne de mouillage classique. La ligne porte 15 chambres (200 ml en polyméthacrylate de méthyle) transparentes ou opaques. Ces chambres sont positionnées à des niveaux prédéfinis. Sur chaque chambre se greffe une seringue contenant la solution radioactive. Les têtes des seringues sont reliées à la ligne de mouillage qui sous l'effet de la gravité se tend et provoque simultanément la fermeture des chambres et l'inoculation. Un prélèvement de 0.2 ml est effectué sur chaque échantillon en fin d'incubation de façon à mesurer la quantité de traceur introduite.

En fin d'incubation (classique et Let Go), chaque échantillon subit le même traitement: Les échantillons sont rapidement filtrés sous faible dépression (50 à 100 hPa) sur des filtres GF/F (25 mm). Les filtres sont immédiatement rincés avec de l'eau de mer filtrée afin de chasser l'excédent de carbone minéral marqué puis séchés à l'étuve pendant 24 heures (50°C). Les filtres sont alors placés dans des fioles à scintillation en verre de 7 ml contenant 5 ml de liquide scintillant de type Aquasol ou Ultima Gold. Dans ces fioles sont également ajoutés 100 μ l d'HCl 0.1 N pour éliminer toute trace de ^{14}C inorganique résiduel. Les comptages sont effectués 6 h plus tard dans un compteur à scintillation Packard de modèle TRI-CARB 1600-TR.

La précision des mesures est estimée à $\pm 10 \%$ ($n = 24$). Les quantités de carbone fixé par unité de temps P ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) sont calculées à partir des DPM:

pour la méthode classique:
$$P = (DPM_f - B_f) A Q^{-1} t^{-1} \quad (I.4)$$

avec DPM_f comptage de la radioactivité de l'échantillon sur filtre (DPM) ; B_f comptage de la radioactivité résultant de l'adsorption (DPM) ; Q radioactivité de l'échantillon d'eau (DPM) ; t durée de l'incubation (h) ; A valeur moyenne de la concentration en carbone inorganique totale (mg C m^{-3}) mesurée à bord par A. Poisson, C. Brunet et B. Schauer.

pour le Let Go:
$$P = (DPM_f - B_f) v A / (DPM_a - B_a) V t^{-1} \quad (I.5)$$

avec DPM_f et DPM_a comptages de la radioactivité des filtres et des prélèvements d'eau des chambres d'incubation (DPM) ; B_f et B_a blancs de comptages pour les deux termes précédents (DPM) ; v volume du prélèvement ($200 \mu\text{l}$) ; V volume filtré ; t durée de l'incubation (h) ; A concentration en carbone inorganique totale (mg C m^{-3}) mesurée à bord par A. Poisson, C. Brunet et B. Schauer.

La production primaire sera ramenée à un taux journalier en ôtant la perte nocturne ($\sim 25 \%$ en moyenne sur l'ensemble de la campagne).

I.C.1.2. Fractionnements en taille de la production primaire

Les fractionnements en taille de la production primaire sont toujours réalisés en fin d'incubation. Les échantillons suivent le protocole de la méthode classique, à ceci près que quelques expériences ont été réalisées sur le pont. Pour les incubations sur le pont, la lumière incidente est atténuée par des écrans en nickel et/ou des plaques de Plexiglas bleus (Light blue Acrylite 625-5) qui permettent d'exposer l'échantillon à un éclairage proche de celui mesuré à la profondeur de prélèvement. La température de l'incubateur est maintenue constante grâce à un écoulement continu d'eau de mer pompée en surface. Pour chaque expérience de fractionnement, la production primaire des fractions supérieure (retenue sur le filtre Nucléopore) et inférieure (filtrat refiltré sur filtre GF/F) est mesurée, ainsi que celle de la production totale. Aucune différence significative n'a été mise en évidence entre la production totale mesurée et la somme des productions des fractions supérieure et inférieure.

Les expériences de fractionnements en taille réalisées par A. Le Bouteiller sont regroupées dans le Tableau I.2 pour les incubations *in situ* et dans le Tableau I.3 pour les incubations sur le pont (*in situ* simulé).

Tableau I-2: Expériences de fractionnements en taille de la production primaire utilisées dans ce document. Les échantillons sont incubés pendant 12 heures dans le milieu naturel (*in situ*).

STATION	POROSITÉ (μm)	PROFONDEURS (m)
35	3	120
41	0.8	5, 40, 80, 120
82	3	5, 40
94	0.8	5, 40, 120
100	8	5, 40, 120
118	3	5, 40, 120

Tableau I-3: Expériences de fractionnements en taille de la production primaire utilisées dans ce document. Les échantillons sont incubés pendant 12 heures sur le pont (*in situ* simulé).

STATION	POROSITÉ (μm)	PROFONDEUR (m)	CONDITIONS D'INCUBATION (% I_0)
62	3	60 m	6 %
66	0.8	60	6 %
68	3	50	6 %
70	3	50	6 %
76	3, 0.8	40	6 % + filtres bleus
78	3, 0.8	30	6 % + filtres bleus

I.C.1.3. Interprétation des mesures

Il s'agit maintenant d'analyser ce que représentent en termes de production primaire proprement dite les mesures par la technique au ^{14}C .

On définit trois grandeurs relatives à la production primaire:

- **La production primaire brute (Pb)** peut se définir comme la conversion photosynthétique du CO_2 inorganique dissous en matière organique en supposant qu'aucune réaction inverse (respiration et excrétion) ne s'effectue.

- Une partie de cette matière organique nouvellement synthétisée est relarguée par respiration sous forme de CO₂ ou par exudation sous forme de molécules organiques dissoutes. La **production primaire nette (Pn)** est définie par la production primaire brute moins ce qui a été relargué.

- Dans le milieu naturel, le zooplancton coexiste avec le phytoplancton. La prise en compte de l'action des herbivores (respiration, excrétion et prédation) conduit à définir la **production communautaire nette (Pcn)**.

La représentativité des valeurs obtenues par la méthode au ¹⁴C a pendant longtemps suscité de nombreuses controverses (e.g. Peterson, 1980). Si la communauté scientifique s'accorde maintenant à penser que la technique au ¹⁴C mesure effectivement la production primaire (e.g. Williams *et al.*, 1983 ; Bender *et al.*, 1987 ; Bender *et al.*, 1992 ; Langdon *et al.*, 1995), des problèmes importants subsistent. En effet, une partie du carbone marqué, après avoir été absorbé, est métabolisé et éventuellement dégradé pendant l'incubation. Il en résulte une perte d'élément marqué par respiration et exudation. La production primaire mesurée par la méthode au ¹⁴C évalue-t-elle une production brute, nette ou une valeur intermédiaire? La réponse à cette question fluctue et dépend principalement de la durée de l'incubation (Platt *et al.*, 1984 ; Grande *et al.*, 1989b) et du site échantillonné (Bender *et al.*, 1987). La perte de carbone marqué serait d'autant plus importante a priori que l'incubation elle-même est plus longue. L'extrapolation des résultats de Bender *et al.* (1987) obtenus à partir d'expérimentation sur 24 heures d'incubation suggère que les mesures au ¹⁴C évalueraient une production nette en régime riche et une production brute en régime oligotrophe. La difficulté d'interprétation réside dans l'impossibilité de faire la distinction dans le ¹⁴C dissous entre celui qui a été libéré et celui initialement présent dans le milieu. Différents auteurs (Williams *et al.*, 1983 ; Grande *et al.*, 1989b) ont alors comparé des mesures complémentaires (libération d'O₂ ou prise de CO₂). Mais le résultat obtenu est toujours soumis à des incertitudes. Il en résulte que la plupart des mesures au ¹⁴C ne correspondent ni à la production brute (prise totale de substrat) ni à la production nette (prise effective de substrat) mais à quelque chose d'intermédiaire sans que l'on puisse les situer entre les deux extrêmes (e.g., Peterson, 1980 ; Williams *et al.*, 1983 ; Grande *et al.*, 1989b ; Maestrini *et al.*, 1993).

Dans nos écosystèmes, le phytoplancton est dominé par des espèces de très petite taille (chapitre 2). Leurs prédateurs, les protozoaires, du fait de leur gamme de taille (2-20µm, Sherr & Sherr, 1983 ; Morel & Ahn, 1991 ; Hansen *et al.*, 1994) coexistent avec le phytoplancton dans l'échantillon. Dans la mesure où la durée de l'incubation est suffisamment longue pour que le zooplancton exerce sa prédation sur les algues (e.g. Platt, 1985), les mesures au ^{14}C évalueraient une production communautaire nette dans le cas où ces organismes ne sont pas perturbés par le confinement. Examinons maintenant ce point en comparant les abondances mesurées en fin d'incubation (~ 18 h, HL) et les abondances *in situ* de la station de 19 h (HL). Nous garderons à l'esprit que les comptages dans les incubateurs et ceux de fin de journée sont décalés de 1 à 2 heures dans le temps. Pour les *Prochlorococcus*, les abondances mesurées en fin d'incubation sont 13 à 25% plus faibles que celles mesurées à la station de 19h. Pour les deux autres groupes cellulaires, les différences entre le milieu naturel et l'incubateur sont plus faibles, de l'ordre de 10%. Les différences observées entre les *Prochlorococcus* et les autres groupes peuvent s'expliquer par le fait que le cycle cellulaire des *Prochlorococcus* pourrait être perturbé par le confinement (Partensky *et al.*, 1996). Comme nous le verrons dans le chapitre 3, la division cellulaire débiterait aux environs de midi, 16 heures et 18 heures et se terminerait aux environs de 22 h, et minuit respectivement pour les *Synechococcus*, les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes. Un décalage de 1 à 2 h en fin d'après midi entre deux mesures d'abondance pourrait expliquer les différences d'abondances que nous observons entre le milieu naturel et les incubateurs. C'est ce que nous avons testé à l'aide du modèle et des résultats présentés dans le chapitre 3. Par exemple, pour les *Prochlorococcus* dans la couche 0-40 m le taux de division moyen est de 0.53 j^{-1} , le taux de broutage moyen de 0.58 j^{-1} et les heures de début et de fin de division 16 et 24 h. La simulation (voir chapitre 3) avec ces paramètres et une abondance moyenne de $1.3 \cdot 10^5 \text{ Prochlorococcus ml}^{-1}$ nous permet de prédire à chaque pas de temps les abondances. Les abondances prédites aux environs de 18 h sont 11 à 23 % plus faibles que celles prédites entre 19 et 20 h. Ces simulations nous ont permis de conclure que les différences d'abondance entre les incubateurs et le milieu naturel résulte de l'heure de la mesure. En d'autres termes, pour les trois groupes cellulaires, les abondances mesurées dans les incubateurs et dans le milieu naturel sont semblables en fin de journée. Ce résultat suggère que l'activité des brouteurs ne serait pas modifiée au cours de l'incubation. Comme nous le verrons dans le chapitre 3, l'action des

brouteurs au cours de la journée est significative, les mesures au ^{14}C évalueraient donc plutôt une production communautaire nette. Cependant lors de la filtration sur GF/F, le microzooplancton présent dans l'échantillon est retenu. La radioactivité associée à ces organismes va donc être prise en compte. Dans nos eaux où le zooplancton est présent dans les échantillons, nous nous attendons donc à ce que les mesures au ^{14}C soient comprises entre la production brute et la production communautaire nette.

I.C.2. TECHNIQUE À L'AZOTE-15 (^{15}N)

I.C.2.1. Protocole de mesure

L'utilisation de l'azote-15 pour l'étude de l'absorption phytoplanctonique des éléments azotés a été introduite par Ness *et al.* (1962) et appliquée aux systèmes marins par Dugdale et Goering (1967). Cette méthode, apprise chez S. L'helguen et G. Slawyk, a été développée par moi-même au centre ORSTOM de Nouméa au cours de l'année 1994 pour la mettre en oeuvre au cours de la campagne FLUPAC. Ce développement a fait l'objet d'un effort important, les analyses des résultats et des tests sont décrites en détail en annexe (annexe A).

Le protocole élémentaire suivi est semblable à celui présenté pour la méthode classique au ^{14}C . Les échantillons sont prélevés sur les bouteilles "Noex" à la première station du matin (3 ou 4 h). Les flacons utilisés sont en polycarbonate de 4.6 ou 2.3 l. Les échantillons sont inoculés ($^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$ ou K^{15}NO_3 ou $\text{Na}^{15}\text{NO}_2$) et incubés *in situ* aux 12 profondeurs d'échantillonnage répartis entre la surface et 150 m. A la fin de l'incubation, le matériel organique particulaire est récolté par filtration sur filtres GF/F calcinés ($\varnothing = 47$ ou 25 mm). Les analyses sont effectuées au laboratoire à l'aide d'un spectromètre d'émission (marque SOPRA, modèle GS1).

I.C.2.2. Fractionnements en taille de la production azotée

En raison de la lourdeur du protocole et des problèmes d'échantillonnage (annexe A), une seule expérience de fractionnement a été utilisée dans ce document. Cette expérience a été réalisée à la station 17 ($1^\circ \text{ N } 165^\circ \text{ E}$, 40 m) dans les eaux oligotrophes du Pacifique Ouest. Comme dans le cas

du carbone-14, le fractionnement est effectué en fin d'incubation. Les échantillons suivent à peu près le même traitement que précédemment mais sont incubés sur le pont. La lumière incidente est atténuée par des écrans en nickel et des plaques de Plexiglas bleus (Light blue Acrylite 625-5). La température de l'incubateur est maintenue constante grâce à un écoulement continu d'eau de mer pompée en surface. Six flacons de 4.6 l sont incubés entre le lever et le coucher du soleil. En fin d'incubation, pour chaque composé azoté (NH_4 , NO_3 , NO_2) l'échantillon est préfiltré sur 1 μm puis refiltré sur GF/F de façon à obtenir l'absorption du sel dans la fraction inférieure à 1 μm . Parallèlement, un deuxième échantillon filtré sur GF/F permet d'obtenir l'absorption de ce même sel pour l'ensemble de la communauté phytoplanctonique.

I.C.2.3. Interprétation des mesures

Il convient avant tout de savoir ce que représentent les valeurs obtenues par la méthode à l'azote-15 si l'on veut analyser les différences éventuelles sur la verticale et d'un régime à l'autre.

L'absorption des composés azotés par les populations naturelles du phytoplancton a été étudiée en premier par Mac Isaac et Dugdale (1969). Ces auteurs montrent que la vitesse d'absorption (= absorption spécifique V , h^{-1}) est fonction de la teneur ambiante en azote. La relation entre ces deux paramètres est de forme hyperbolique et peut être représentée par une loi de type Michaelis-Menten (activité d'une enzyme en fonction de la concentration de son substrat). V_{max} correspond au taux d'absorption spécifique maximum et K_N à la concentration d'azote nécessaire pour atteindre la demi-saturation.

L'équation de type Michaelis-Menten s'écrit :

$$V_N = \frac{V_{\text{max}} \times N}{K_N + N} \quad (1.6)$$

avec V_N : absorption spécifique en azote (h^{-1}) ; V_{max} : absorption spécifique maximum (h^{-1}) ; N : concentration du substrat azoté (μM) ; K_N : concentration d'azote pour atteindre la demi-saturation ($\frac{1}{2} V_{\text{max}}$).

Examinons maintenant comment varie V_N en fonction de la concentration ambiante en sels nutritifs (Figure I.2).

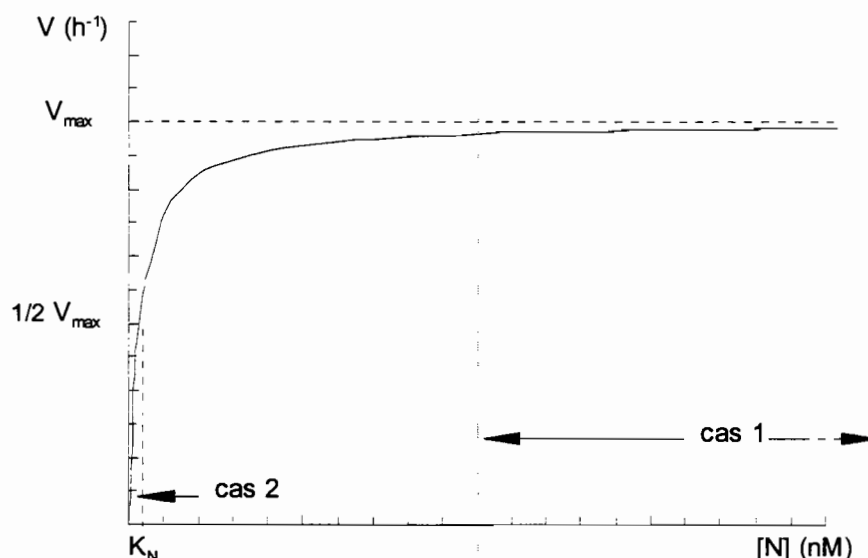


Figure I-2: Absorption spécifique V_N (h^{-1}) de l'azote minéral dissous en fonction de la teneur ambiante en azote dissous N (μM): Courbe théorique selon la loi de Michaelis-Menten.

- 1er cas: En se référant à la Figure I.2 lorsque la concentration en azote inorganique est très supérieure à la valeur de K_N ($K_N \ll N$), alors le rapport $N/(K_N + N)$ est voisin de 1 et V_N est voisin de V_{max} . Dans ce cas, c'est la vitesse maximale d'absorption que l'on mesure.
- 2ème cas: si la valeur de la constante de demi-saturation K_N est très supérieure à la teneur ambiante en sels nutritifs ($K_N > N$) ; alors $V_N < V_{max}$. Dans ce cas, la vitesse mesurée traduit une activité réelle, telle qu'elle se produit dans le milieu naturel.

Etant donné que nous ne disposons pas de valeurs de K_N pour les trois composés azotés étudiés pendant la campagne FLUPAC, nous avons fait appel aux valeurs publiées dans la littérature (Tableau I.4). Cependant il faut noter que des différences notables apparaissent entre les valeurs des K_N récemment mesurées et les valeurs anciennes (Tableau I.4). Cet écart s'explique par le développement de techniques analytiques qui ont permis d'améliorer la précision et la limite de détection des sels nutritifs, notamment en régime oligotrophe (Garside, 1982 ; Oudot & Montel, 1988 ; Raimbault *et al.*, 1990). Par exemple, les estimations moyennes des K_N faites par Mac Isaac et Dugdale (1969) pour les eaux océaniques sont proches de la limite de détection de cette époque (~ 100 nM) tandis que Harrison *et al.* (1996), avec une limite de détection de 2 à 50 nM selon le composé et les conditions environnementales, présentent des valeurs de K_N 3 à 5 fois plus faibles (20

à 30 nM). Nous utiliserons donc les valeurs de K_N les plus récentes pour pouvoir interpréter nos mesures des taux d'absorption (Sahlsten, 1987 ; Price *et al.*, 1994 ; Harrison *et al.*, 1996 ; McCarthy *et al.*, 1996). Il faut noter que les valeurs des K_N de ces auteurs sont du même ordre de grandeur indépendamment des sites (Tableau 1.4). Nous pouvons donc supposer que les valeurs des K_N utilisées sont représentatives des régimes que nous avons échantillonnés pendant la campagne FLUPAC.

Dans le Pacifique Central (0° 140° W), la figure 9 de Price *et al.* (1994) indique que, pour des teneurs ambiantes en nitrate supérieures à 1 μ M, l'absorption spécifique du phytoplancton est maximum. Pendant la campagne FLUPAC, les teneurs ambiantes en nitrate dans la couche de mélange de la station SPC sont en moyenne de 3 μ M. Les taux d'absorption spécifiques en nitrate mesurés seraient donc maximums. D'après la figure 7 de ces mêmes auteurs, la constante de $\frac{1}{2}$ saturation relative à l'absorption de l'ammonium est d'environ 100 nM. Notons que cette valeur de K_N (NH_4) est semblable à celles de Kanda *et al.* (1985) ($(K_N + N)$ 90 à 130 nM) et est dans la gamme des valeurs moyennes proposées par Harrison *et al.* (1996) en milieux néritiques (52 - 198 nM, campagnes CJGOFS-92 93 néritiques). A 0° 150° W (campagne OLIPAC, 3 semaines après FLUPAC), les teneurs en ammonium varient pour la couche euphotique entre 200 et 500 nM (Raimbault *et al.*, 1999). McCarthy *et al.* (1996) montrent que pendant un événement El Niño, le phytoplancton de 12° N à 12° S le long de 140° W assimilerait l'ammonium avec une efficacité maximum pour des teneurs en ammonium supérieures à 0.15 μ M. Ces différents points nous permettent de conclure que le phytoplancton présent dans le Pacifique équatorial Central assimilerait le nitrate et l'ammonium avec une efficacité maximale.

A la station SPO, les teneurs en chlorophylle et en nitrate mesurées (§ II.A.1) sont comparables aux valeurs données par Harrison *et al.* (1996) pour les campagnes océaniques CJGOFS 92 et 93 et WOCE 93 dans l'Atlantique. Pour le nitrate, les valeurs moyennes des K_N varient entre 17 et 29 nM (gamme de 1 à 69). Pour l'ammonium, les valeurs moyennes des $K_N + N$ varient entre 25 et 40 nM (gamme de 11 à 83). Dans le vortex du Pacifique Central Nord, Sahlsten (1987) mesure des K_N d'environ 30 nM pour l'ammonium et le nitrate. Dans le Pacifique Central (12° N 12° S le long de 140° W), d'après les figures 5a et 5b de McCarthy *et al.* (1996), la valeur de K_N pour

Tableau I-4: Valeurs des constantes de demi-saturation K_N (NH_4) et K_N (NO_3) (nM) publiées dans la littérature. Les références soulignées correspondent aux valeurs utilisées pour construire notre raisonnement. * Lorsque les teneurs en sels sont inférieures à la limite de détection, seules les mesures de ($K_N + N$) sont possibles. C'est le cas de toutes les valeurs de K_N (NH_4) de Harrison *et al.* (1996), de K_N (NO_3) campagne WOCE 91 de Harrison *et al.* (1996) et des résultats donnés par Kanda *et al.* (1985). Les valeurs de ($K_N + N$) représentent donc une limite supérieure pour le K_N .

RÉGIONS OCÉANIQUES	$K_N \text{ NO}_3$ (nM)	$K_N \text{ NH}_4$ (nM)	RÉFÉRENCES
Pacifique tropical NE (oligotrophe)	10 - 210	100 - 620	Mac Isaac & Dugdale (1969)
Pacifique tropical NE (eutrophe)	980		Mac Isaac & Dugdale (1969)
espèces océaniques	100 - 700	100 - 500	Eppeley <i>et al.</i> (1969)
Pacifique Tropical E	730	1580	Thomas (1970)
Pacifique central		150	Eppeley <i>et al.</i> (1973)
Atlantique NO Afrique (upwelling)		1000	Mac Isaac <i>et al.</i> (1974)
Atlantique NE (Mauritanie)	1030 - 2010		Harrison & Davis (1977)
Pacifique tropical N	0 - 910	-140 - 130	Eppeley <i>et al.</i> (1977)
Pacifique tropical E (Dôme du Costa Rica)	480 ± 430	630 ± 220	Slawyk (1980)
Méditerranée NO	110 ± 40	200 ± 80	Slawyk (1980)
Atlantique NE (Mauritanie)	1320 ± 350		Slawyk (1980)
Pacifique Central (bande équatoriale)	90 - 120	90 - 130	Kanda <i>et al.</i> (1985)*
Pacifique Nord Central	30	30	Sahlsten (1987)
Pacifique Central		~ 100	Price <i>et al.</i> (1994)
Pacifique Central		20 - 40	McCarthy <i>et al.</i> (1996)
Atlantique équatorial E (Golfe de Guinée)	600 ± 170		"
Atlantique N W (WOCE 91)	9 - 1319		Harrison <i>et al.</i> (1996)*
Atlantique N (GOM 91)	57 - 157		"
Atlantique N(JGOFS 92)			
océanique	1 - 69	11 - 83	"
néritique	139 - 942	47 - 412	
Atlantique (WOCE 93)	10 - 39	18 - 71	"
Atlantique N (CJGOFS 93)			"
océanique	10 - 59	13 - 41	
néritique	20 - 25	28 - 92	
Modélisation			
valeurs utilisées	500	1500	Fasham <i>et al.</i> (1990)
valeurs suggérées	2 - 10	2 - 10	Hurt & Armstrong (1996)

l'ammonium serait comprise entre 20 et 40 nM. Dans les eaux pauvres en azote, l'enrichissement effectué (500 nM, le plus souvent) déplace la teneur ambiante en sel azoté vers de fortes concentrations (N 17 à 20 fois $> K_N$).

D'après l'équation 1.6, les taux d'absorption mesurés représenteraient environ 95 % du taux d'absorption maximum dans la mesure où un fort enrichissement dans l'incubateur ne modifie pas le K_N et donc la réponse du phytoplancton. Examinons maintenant ce point. L'effet de l'enrichissement, effectué lors de l'incubation, ne concerne que les mesures effectuées à la station SPO puisque les enrichissements à la station SPC sont faibles (10 à 20 %). Comme nous le verrons dans le paragraphe II.C.1, l'essentiel de la production primaire à la station SPO est réalisé par le picophytoplancton. Les organismes constituant le picophytoplancton ont un temps de génération de l'ordre de 1 jour (Liu, 1995 ; Liu *et al.*, 1997) et de fait on peut penser que ceux-ci n'auraient pas le temps de s'adapter à une modification chimique importante de leur environnement pour des incubations d'une durée maximale de 12 heures, c'est-à-dire de modifier leurs paramètres K_N et V_{max} .

Nous pouvons maintenant nous demander dans quelle mesure les taux d'absorption mesurés, suite à un fort enrichissement, sont représentatifs de la réalité. Dans les régimes oligotrophes, Harrison *et al.* (1996) indiquent que le phytoplancton semble s'adapter à son environnement chimique, les espèces océaniques sont caractérisées par une grande affinité au substrat (K_N faible) et un taux d'absorption maximum faible par rapport au phytoplancton présent dans les eaux néritiques (campagnes JGOFS 92-93, WOCE 91, voir Tableau I.4). Nous montrerons par ailleurs dans le chapitre 2 (§ II.C.1) que le phytoplancton semble parfaitement adapté à son environnement. Dans la couche oligotrophe à 0° 167° E, les teneurs en nitrate sont inférieures ou égales à la limite de détection (5 nM, Bonnet, 1995), valeurs inférieures ou égales à celles de K_N proposées par Harrison *et al.* (1996). Pour l'ammonium, il en est de même si l'on suppose que les mesures d'ammonium effectuées pendant la campagne OLIPAC sont représentatives de notre site.

Par conséquent, si l'on en croit la cinétique de Michaelis-Menten, le phytoplancton, bien qu'adapté à son environnement, n'assimilerait pas l'azote avec une efficacité maximum dans les régimes oligotrophes. Ainsi dans les eaux pauvres en azote, les taux que nous mesurons sont très probablement supérieurs aux taux réels. Il faut cependant noter que dans sa revue, Harrison (1983) conclut que l'erreur engendrée par un enrichissement important serait négligeable en regard de la

régénération ou de l'épuisement du substrat au cours de l'incubation.

En résumé, les taux d'absorption mesurés quelles que soient les conditions environnementales représenteraient un taux d'absorption maximum. Nous pourrions donc comparer les taux mesurés entre les deux régimes et sur la verticale à la station SPO. Nous garderons cependant à l'esprit que si les taux mesurés sont représentatifs des taux réels en régime mésotrophe, les taux mesurés sont probablement supérieurs aux taux réels en régime oligotrophe.

Pour comparer avec la littérature, les taux d'absorption en azote sont exprimés en valeurs journalières. Les taux journaliers sont obtenus en multipliant les taux d'absorption horaire par 18 dans le cas de l'ammonium (Dugdale *et al.*, 1992 ; McCarthy *et al.*, 1996 ; Raimbault *et al.*, 1999) et par 12 dans le cas du nitrate et du nitrite (Murray *et al.*, 1989 ; Dugdale *et al.*, 1992 ; McCarthy *et al.*, 1996 ; Raimbault *et al.*, 1999).

I.C.3. L'EFFET DU CONFINEMENT

Outre les problèmes d'interprétation des mesures, demeure une incertitude commune aux deux méthodes: les artefacts résultant de l'incubation. Ces artefacts sont regroupés sous le terme de "bottle effect".

Dans la littérature, de très nombreux articles rapportent des effets inhibiteurs dont les causes sont diverses notamment celles liées au prélèvement (bouteilles, joints...Chavez & Barber, 1987, Williams & Robertson, 1989 ; chocs barométriques Venrick *et al.*, 1977 ; Maestrini *et al.*, 1993, source de ^{14}C contaminée Li, 1989 ; effet de confinement Gieskes & Kraay, 1986). En 1982, l'apparition de la "clean technique" (Fitzwater *et al.*, 1982), l'utilisation de bouteilles GO-FLO et de flacons en polycarbonate ont permis de réduire certains biais. Néanmoins les problèmes directement liés aux incubations persistent (lumière, mélange vertical).

A la station SPC, nous avons noté une augmentation significative de la chlorophylle en fin d'incubation (12 h) tandis que la variation était faible dans le milieu naturel. Par exemple, la figure I.3 présente les teneurs moyennes en chlorophylle *a* totale mesurées en début d'incubation (*to*) et en fin d'incubation (*ti*, 12 h) dans les échantillons marqués à l'azote-15.

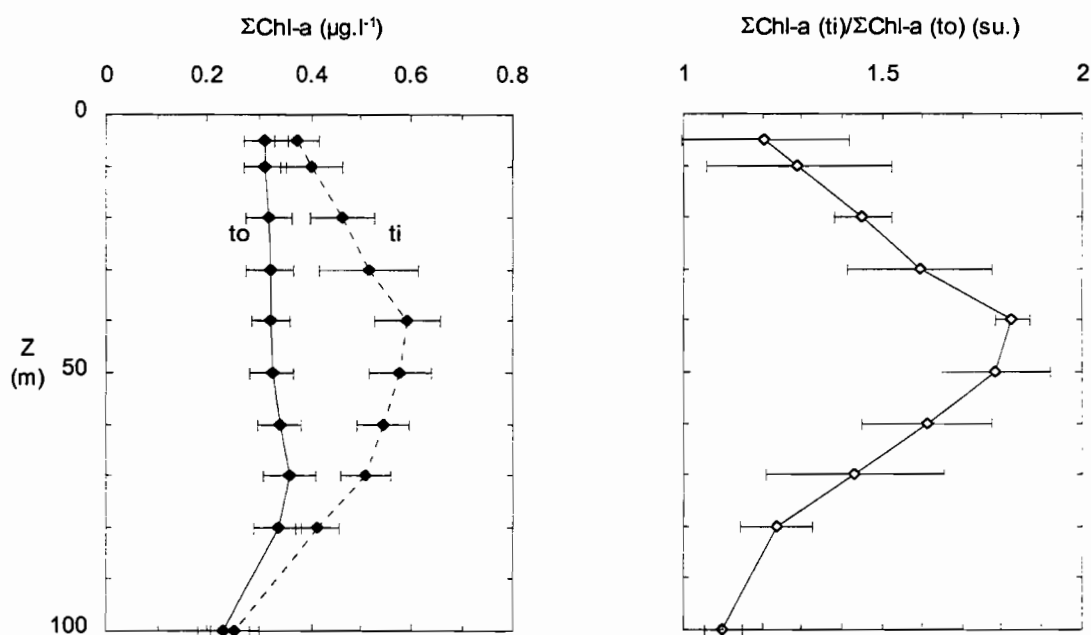


Figure I-3: A gauche, profils moyens de chlorophylle *a* totale ($\mu\text{g l}^{-1}$) mesurée en début (*to*) et en fin d'incubation (*ti*, 12 h) dans les flacons marqués à l'azote-15. A droite, rapports moyens des teneurs en $\Sigma\text{Chl-a}$ en fin d'incubation sur les teneurs en $\Sigma\text{Chl-a}$ en début d'incubation.

Des résultats semblables ont déjà été notés par différents auteurs (Le Bouteiller & Herbland, 1982 ; Cullen et al., 1992a). Cette augmentation de la chlorophylle pourrait être attribuée à une diminution de l'activité des brouteurs qui seraient perturbés par le confinement et le prélèvement (Venrick et al., 1977 ; Price et al., 1991 ; Cullen et al., 1992a). Cependant les abondances cellulaires mesurées en fin de journée dans les flacons marqués à l'azote-15 et dans le milieu naturel ne sont pas significativement différentes (§ I.C.1.3). Il est difficile de croire à une telle augmentation de chlorophylle tandis que l'abondance cellulaire (du picophytoplancton) ne varie pas. On peut alors penser que ce sont les organismes du microplancton (diatomées) qui ont poussé comme le suggèrent les mesures de chlorophylle en fin d'incubation. L'élimination des mouvements verticaux favorise la photoadaptation du phytoplancton qui pourrait conduire à une augmentation de la chlorophylle dans les flacons (Cullen et al., 1992a). Enfin la qualité spectrale de la lumière pourrait jouer un rôle important, notamment

l'élimination des UV par les matériaux des flacons, opaques à ces derniers (Cullen *et al.*, 1992b). Si l'impact des UV sur le phytoplancton est reconnu expliquant par exemple le retard de la division cellulaire des *Prochlorococcus* en surface (voir chapitre 3), il est cependant difficile de croire que leur suppression serait encore responsable d'une augmentation de 50 % de la chlorophylle *a* totale à 60 m (~ 2 % *lo*). Ajoutons d'autre part que l'utilisation de flacons en quartz au cours de la campagne ZONAL FLUX ne montre pas de résultats significativement différents en terme de production primaire avec les autres flacons opaques aux UV (Le Bouteiller, comm. pers.).

A l'aide d'un calcul simple, nous cherchons la surestimation de la production primaire (P) engendrée par une augmentation de la chlorophylle au cours de l'incubation.

On suppose:

$$P(t) = P_b \cdot \text{Chl}(t) \quad (1.7)$$

Pour simplifier, P_b est supposé constant et la chlorophylle augmente linéairement avec le temps:

$$\text{Chl}(t) = \frac{(\text{Chl}_{t_2} - \text{Chl}_{t_1})}{t_2 - t_1} (t - t_1) + \text{Chl}_{t_1} \quad (1.8)$$

avec $t = t_1$ $\text{Chl}(t) = \text{Chl}_{t_1}$

$t = t_2$ $\text{Chl}(t) = \text{Chl}_{t_2}$

$$P = P_b \int_{t_1}^{t_2} \left(\frac{\text{Chl}_{t_2} - \text{Chl}_{t_1}}{t_2 - t_1} (t - t_1) + \text{Chl}_{t_1} \right) dt = P_b \left[\frac{\text{Chl}_{t_2} - \text{Chl}_{t_1}}{t_2 - t_1} \frac{(t - t_1)^2}{2} \right]_{t_1}^{t_2} + P_b [\text{Chl}_{t_1} t]_{t_1}^{t_2} \quad (1.9)$$

Si la chlorophylle est constante au cours de l'incubation:

$$\text{Chl}(t) = \text{cste} = \text{Chl}_{t_1}$$

$$\text{et} \quad P' = P_b [\text{Chl}_{t_1} t]_{t_1}^{t_2} \quad (1.10)$$

On peut donc écrire:

$$P(t) - P' = P_b \left[\frac{\text{Chl}_{t_2} - \text{Chl}_{t_1}}{t_2 - t_1} \frac{(t - t_1)^2}{2} \right]_{t_1}^{t_2} = P_b \left(\frac{\text{Chl}_{t_2} - \text{Chl}_{t_1}}{2} \right) (t_2 - t_1) \quad (1.11)$$

Ce calcul simple nous a permis d'estimer qu'une augmentation de la chlorophylle de 20 à 80 % dans les 60 premiers mètres pourrait conduire à une surestimation d'environ 20 % de la production primaire effectuée sur la journée. Pour effectuer une correction fine, il faudrait un suivi réel des populations du phytoplancton. En effet, les mesures de spectrofluorimétrie en fin d'incubation indiquent que c'est la chlorophylle *a* qui a le plus augmenté. Or les paramètres α et P_b spécifique au phytoplancton eucaryote pourraient être différents de ceux mesurés pour l'ensemble de la communauté phytoplanctonique.

CHAPITRE 2 :

II. DISTRIBUTION DU PHYTOPLANCTON ET PRODUCTIONS PRIMAIRES DANS LA PARTIE OUEST DU PACIFIQUE ÉQUATORIAL (OCTOBRE 1994)

INTRODUCTION

La richesse du Pacifique oriental contraste avec la pauvreté des eaux occidentales. C'est la conséquence de l'upwelling équatorial dont la fréquence d'apparition diminue puis disparaît à l'ouest de la ligne de changement de date (Picaut *et al.*, 1996). Ce système est variable dans le temps et l'espace au rythme du phénomène El Niño (Blanchot *et al.*, 1992 ; Dandonneau, 1992 ; Radenac & Rodier, 1996). Les deux régimes sont séparés par un front de salinité bien marqué, front dont les fluctuations interannuelles dans l'espace ont une importance capitale pour le climat mondial (Picaut *et al.*, 1996). A l'ouest de ce front, les eaux de surface du Pacifique équatorial sont chaudes ($> 28^{\circ}\text{C}$), dessalées (< 35 psu) et dépourvues de nitrate. Elles sont caractéristiques de la "Warm Pool". Une pycnocline marquée isole les eaux de surface des eaux plus profondes riches en sels nutritifs (Mackey *et al.*, 1995 ; Radenac & Rodier, 1996). Ces eaux sont caractérisées par une faible biomasse avec un maximum de chlorophylle en profondeur et sont dites oligotrophes. A l'est de ce front, les eaux de surface présentent des teneurs en nitrate élevées mais des biomasses en chlorophylle relativement faibles (High Nutrient Low Chlorophyll, Minas *et al.*, 1986) et sont dites mésotrophes. Plusieurs hypothèses sont invoquées pour expliquer la persistance de nitrate et les faibles biomasses dans ces eaux, une limitation par un élément nutritif, le fer (*e.g.* Martin *et al.*, 1994) ou un contrôle par le broutage (*e.g.* Walsh, 1976) ou les deux (Landry *et al.*, 1997). Ces deux régimes sont dominés par du phytoplancton de petite taille ($< 3\ \mu\text{m}$, *e.g.* Le Bouteiller *et al.*, 1992 ; Bidigare & Ondrusek, 1996). Pendant des conditions "La Niña" (nitrate présent en surface jusqu'à 169°E), la contribution de la chlorophylle *a* supérieure à $3\ \mu\text{m}$ à la chlorophylle totale est à peu près constante de 95°W à 169°E et est de l'ordre de 27 % (Le Bouteiller & Blanchot, 1991). De récents travaux montrent à l'aide de la cytométrie en flux que le phytoplancton présent dans le Pacifique équatorial est principalement constitué de *Prochlorococcus*, de *Synechococcus* et de picoeucaryotes (Blanchot & Rodier, 1996 ; DuRand & Olson, 1996 ; Landry *et al.*, 1996). Les *Prochlorococcus* sont de loin le groupe le plus abondant, 10 à 100 fois plus abondants que les deux autres. Ces organismes dominent la biomasse

en pigments (et en carbone) et la production primaire dans les régimes oligotrophes (e.g. Goericke & Welschmeyer, 1993 ; Campbell *et al.*, 1994a; Li, 1994a, 1995 ; Blanchot & Rodier, 1996 ; Liu *et al.*, 1997) tandis que la dominance des picoeucaryotes est généralement trouvée dans les régimes mésotrophes (Partensky *et al.*, 1996) en liaison avec un enrichissement en sels nutritifs.

Au moment de FLUPAC, les eaux de surface du Pacifique équatorial sont anormalement chaudes (+ 2° C dans le Pacifique Central) (Eldin *et al.*, 1997 ; Stoens *et al.*, 1999). Le front de salinité séparant les deux régimes est situé à 0° 172° W (Eldin *et al.*, 1997), plus à l'est qu'en situation normale (à l'ouest de la ligne de changement de date) (Picaut *et al.*, 1996). Ces conditions nous ont permis d'échantillonner à l'équateur deux situations contrastées. Les conditions rencontrées à 0° 167° E (station SPO) sont typiquement celles de la "Warm Pool". A 0° 150° W (station SPC), les eaux de surface présentent une anomalie en nitrate (- 2 à 3 µM par rapport aux conditions dites "normales") résultant de l'inhibition momentanée de l'upwelling équatorial par une onde de downwelling générée dans le Pacifique Ouest environ un mois avant la campagne FLUPAC (figure 9, Eldin *et al.*, 1997). Cette inhibition momentanée de l'upwelling équatorial a laissé au phytoplancton le temps de consommer une partie du nitrate présent en surface. La situation échantillonnée à 0° 150° W pendant la campagne FLUPAC présente donc des conditions tout à fait particulières, intermédiaires entre celles rencontrées pendant un événement El Niño et pendant une année dite "normale" (e.g. Landry *et al.*, 1995b ; Murray *et al.*, 1995 ; Le Borgne *et al.*, 1998).

Le but de ce chapitre est d'apporter de nouvelles informations sur les caractéristiques du phytoplancton présent en régime oligotrophe et en régime mésotrophe dans le Pacifique équatorial. Pour cela nous disposons de mesures de cytométrie en flux (abondance, diffusion aux petits angles et fluorescence) de spectrofluorimétrie (pigments) et de mesures de production, totale, nouvelle et régénérée, 6 jours en régime oligotrophe et 7 jours en régime mésotrophe. Ce chapitre se divise en trois parties. La première partie est descriptive et présente les caractéristiques moyennes de la communauté picophytoplanctonique pour chacun des deux régimes étudiés. Cette partie se termine par une comparaison entre les deux régimes. Dans la deuxième partie, nous traitons les mesures de diffusion aux petits angles (FS) en terme d'indice de taille. La relation FS-volume établie dans le

chapitre 3 nous permet d'estimer une taille moyenne et donc un contenu cellulaire en carbone pour l'ensemble des populations constituant le picophytoplancton. Une estimation des rapports carbone sur chlorophylle (θ^{-1}) et de la biomasse en carbone pour chacun des trois groupes cellulaires est alors rendue possible. Après l'étude des biomasses en carbone, nous abordons les flux de carbone et d'azote par le biais de mesures de la production primaire au carbone-14 et à l'azote-15 pour la totalité du phytoplancton présent et par classes de taille. Ce chapitre se terminera par une conclusion et un résumé des principaux résultats obtenus.

Dans ce chapitre, nous utilisons les données généreusement fournies par J. Blanchot pour la cytométrie en flux, J. Neveux pour la spectrofluorimétrie et A. Le Bouteiller pour la production primaire et les fractionnements en taille. Ils seront cités en tant que communication personnelle (comm. pers.). L'analyse des résultats a été effectuée par moi-même en collaboration avec eux ainsi qu'avec J.-M. André, Y. Dandonneau et M.-H. Radenac.

II.A. PIGMENTS ET ABONDANCES

II.A.1. LE PACIFIQUE OUEST (“WARM POOL”)

II.A.1.1. Distributions verticales des paramètres physico-chimiques

La colonne d'eau présente une structure stratifiée en température, caractérisée par une couche relativement homogène au-dessus d'une thermocline (zone de gradient maximum) centrée à 100 m (Figure II.1).

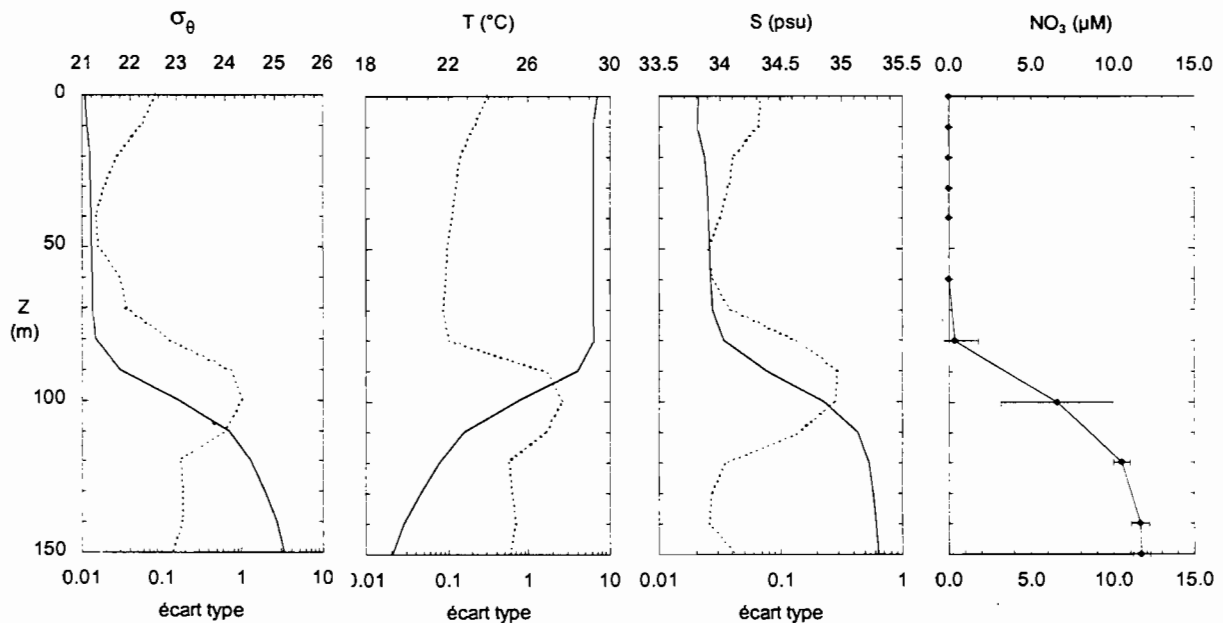


Figure II-1: Profils moyens de densité (σ_θ), de température (T , °C), de salinité (S , psu) et du nitrate (NO_3 , μM) obtenus sur l'ensemble des mesures effectuées à la station SPO (0° 167° E) (36 stations). Les courbes en pointillé ou les barres représentent l'écart type ($\pm 1\sigma$).

La couche homogène s'étale de la surface à 70-80 m. Elle est caractérisée par des eaux chaudes ($> 29^\circ \text{C}$) et dessalées (< 34 psu). Sous 80 m, une thermocline bien marquée, de l'isotherme 29°C à l'isotherme 20°C , et une augmentation de la salinité induisent une pycnocline qui joue le rôle d'une véritable barrière physique provoquant ainsi un isolement entre les 2 masses d'eaux et une

stratification marquée des nitrates sur la verticale. Malgré des techniques de haute sensibilité, les nitrates sont indécélables dans la couche de la surface à 70 m ($< 0.005 \mu\text{M}$). Ce type de structure, commun à beaucoup de régimes oligotrophes (e.g. Le Bouteiller *et al.*, 1992) a déjà été observé dans le Pacifique Ouest à 155°E (Mackey *et al.*, 1995) et à 165°E (Radenac & Rodier, 1996) et est associé aux eaux de la "Warm pool".

Pour les 4 derniers jours de la station du Pacifique Ouest (SPO), une stratification diurne apparaît en surface dès le lever du soleil. Le maximum de stratification concerne les 15 premiers mètres de la colonne d'eau et est observé en fin de journée. L'homogénéisation nocturne ne concerne que les 15 à 20 premiers mètres. Les deux premiers jours correspondent à des conditions météorologiques particulières. Le premier jour est caractérisé par un vent d'ouest avec une vitesse de 8ms^{-1} , le deuxième jour par de fortes précipitations et une couverture nuageuse importante qui se traduisent par une chute du rayonnement solaire incident et une petite diminution de la température sur les 30 premiers mètres de la colonne d'eau.

II.A.1.2. Distributions verticales des paramètres biologiques

Pigments chlorophylliens (spectrofluorimétrie)

Les distributions de la chlorophylle *a* totale ($\Sigma\text{Chl-a}$) sont communes à celles observées dans les zones stratifiées: une couche superficielle pauvre en $\Sigma\text{Chl-a}$ ($0.15 \pm 0.06 \mu\text{g l}^{-1}$) et un maximum profond généralement associé au gradient de nitrate (Figure II.2) (J. Neveux, comm. pers.).

Dans la couche dépourvue en nitrate, la teneur en chlorophylle *a* (Chl-a) est environ deux fois plus faible que la teneur en divinyl chlorophylle *a* (Div-a , associé aux *Prochlorococcus*, chapitre 1), respectivement $0.049 \pm 0.018 \mu\text{g l}^{-1}$ et $0.101 \pm 0.048 \mu\text{g l}^{-1}$, ce qui se traduit par une nette dominance de la Div-a , 66 % de la $\Sigma\text{Chl-a}$. Le maximum de Div-a est généralement associé au sommet de la nitracline ($\sim 70\text{-}80 \text{ m}$) et est en moyenne de $0.18 \pm 0.06 \mu\text{g l}^{-1}$. Entre 70 et 100 m, la Chl-a augmente trois fois plus que la Div-a et atteint son maximum à 100 m ($0.21 \mu\text{g l}^{-1}$). Le maximum profond de $\Sigma\text{Chl-a}$ se trouve en moyenne à 100 m avec une valeur moyenne de $0.38 \pm 0.08 \mu\text{g l}^{-1}$. A 100 m, la Div-a ne contribue plus que pour 45 % de la $\Sigma\text{Chl-a}$.

En valeur intégrée (0-150 m), la valeur moyenne de la $\Sigma\text{Chl-a}$ est de $28 \pm 9 \text{ mg m}^{-2}$ avec une contribution moyenne de 57 % pour la Div-a . Cette valeur est du même ordre de grandeur que celles

rapportées par Le Bouteiller *et al.* (1992) à 3° S 165° E (29 mg m⁻² sur 0-160 m), Furuya (1990) pour la même zone (0° 160° E, 23.4 et 34.6 mg m⁻² sur 0-200 m), Ishizaka *et al.* (1997) à 0° 175° E (23 à 31 mg m⁻²) et Partensky *et al.* (1996) dans l'océan Atlantique Nord Est (33 à 35 mg m⁻² sur 0-200 m pour les sites oligotrophes des campagnes EUMELI 3, 4 et 5).

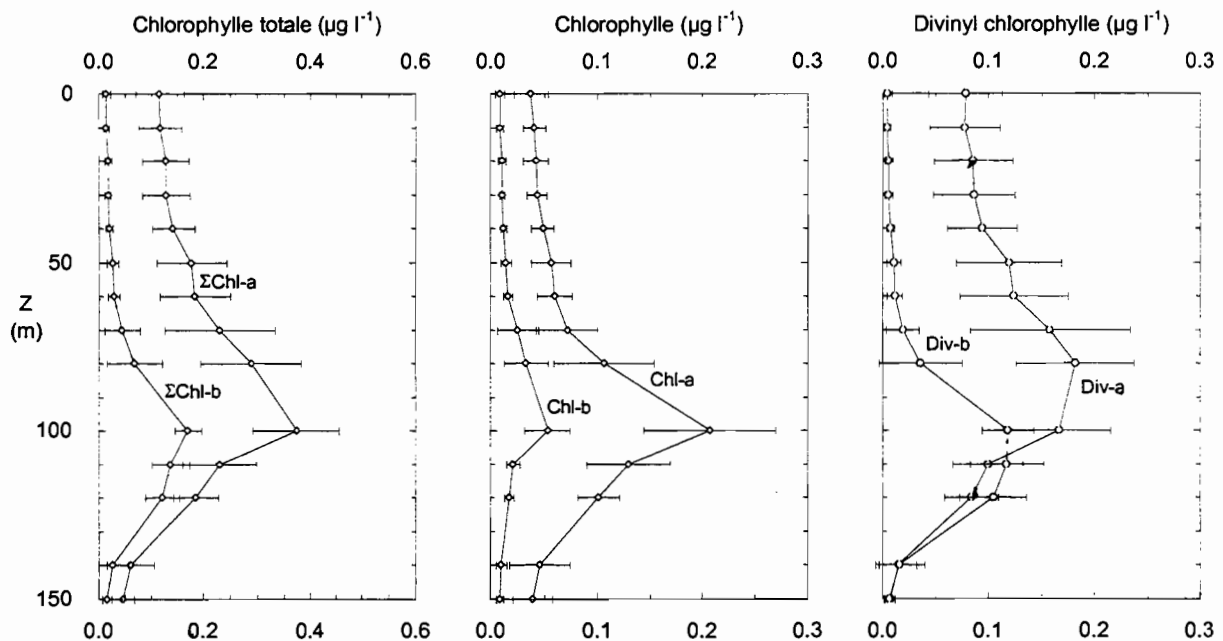


Figure II-2: Profils moyens de chlorophylle totale a et b (ΣChl , $\mu\text{g l}^{-1}$), de chlorophylle a et b (Chl , $\mu\text{g l}^{-1}$) et de divinyl chlorophylle a et b (Div , $\mu\text{g l}^{-1}$) obtenus par spectrofluorimétrie. La moyenne est effectuée sur les mesures de 3, 11 et 19h (heure locale, HL) de la station SPO (0° 167° E) (15 stations). Les barres représentent l'écart type ($\pm 1s$).

Les chlorophylles *b* (Chl-b et Div-b), indicatrices de la photoadaptation, présentent des profils assez semblables ; elles augmentent sur la verticale et atteignent une valeur maximum à 100 m, respectivement 0.05 et 0.12 $\mu\text{g l}^{-1}$. La teneur en Div-b varie d'un facteur 25 entre la surface et 100 m tandis que dans le même temps, la teneur en Chl-b varie seulement d'un facteur 6.

Fractionnements en taille de la chlorophylle (fluorimétrie)

Ce que nous savons de la répartition du phytoplancton par classes de taille repose sur 2 expériences de fractionnement en taille (1 sur 0.8 μm , 1 sur 3 μm) réalisées, respectivement aux stations 41 et 35 (4h, heures locales HL) (A. Le Bouteiller, comm. pers.). Nous verrons plus loin que les résultats issus des fractionnements sont représentatifs du site étudié.

Dans la couche homogène, la fraction inférieure à $0.8\ \mu\text{m}$, associée aux *Prochlorococcus* (§ II.B.1), représente 60 % de $\Sigma\text{Chl-a}$ (Figure II.3). Cette contribution diminue dans la couche riche en nitrate, respectivement $\sim 40\%$ dans le maximum profond de chlorophylle et $\sim 20\%$ à 120 m. Il est intéressant de noter que ces contributions sont semblables à celles que nous avons obtenues pour la Div-a à la station 41 et celles présentées dans le paragraphe précédent. Quelle que soit la couche étudiée, la contribution du phytoplancton supérieur à $3\ \mu\text{m}$ (le nanophytoplancton) est faible, 15 % en moyenne dans la couche dépourvue en nitrate et environ 22 % à 120 m, soit une moyenne de 18 % sur la colonne d'eau (0-120 m). La contribution de la chlorophylle *a* dans la classe de taille $0.8\text{-}3\ \mu\text{m}$ est obtenue par différence. Elle varie entre 25 % de la surface à 80 m à environ 60 % à 120 m.

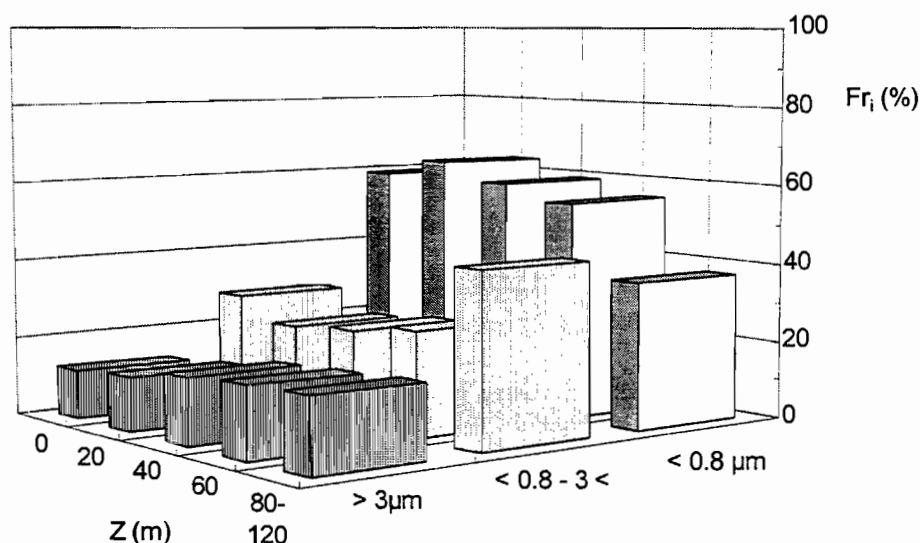


Figure II-3 : Contributions relatives de la chlorophylle *a* (F_r , %) à la chlorophylle *a* totale pour les fractions supérieure à $3\ \mu\text{m}$, inférieure $0.8\ \mu\text{m}$ et comprise entre 0.8 et $3\ \mu\text{m}$. Ces résultats sont issus d'analyses de la chlorophylle par fluorimétrie réalisées aux stations 35 et 41 de la station SPO (0° 167° E).

Populations picophytoplanctoniques

Les profils verticaux des abondances diffèrent selon le groupe considéré (Figure II.4) (J. Blanchot, comm. pers.). Les abondances maximales des *Prochlorococcus* sont observées dans la couche dépourvue en nitrate et varient de $10^5\ \text{cell ml}^{-1}$ en surface à $1.9 \cdot 10^5\ \text{cell ml}^{-1}$ à 70 m, profondeur du sommet du maximum profond de chlorophylle. Il est toutefois possible que les abondances soient sous-estimées près de la surface en milieu de journée en raison de la faible fluorescence de ces

organismes (Campbell & Vault, 1993 ; Duseberry & Frankel, 1994 ; Blanchot & Rodier, 1996 ; Vault & Marie, 1998). Cette sous-estimation est également suggérée par des contenus cellulaires en pigments légèrement plus élevés près de la surface (Figure II.5).

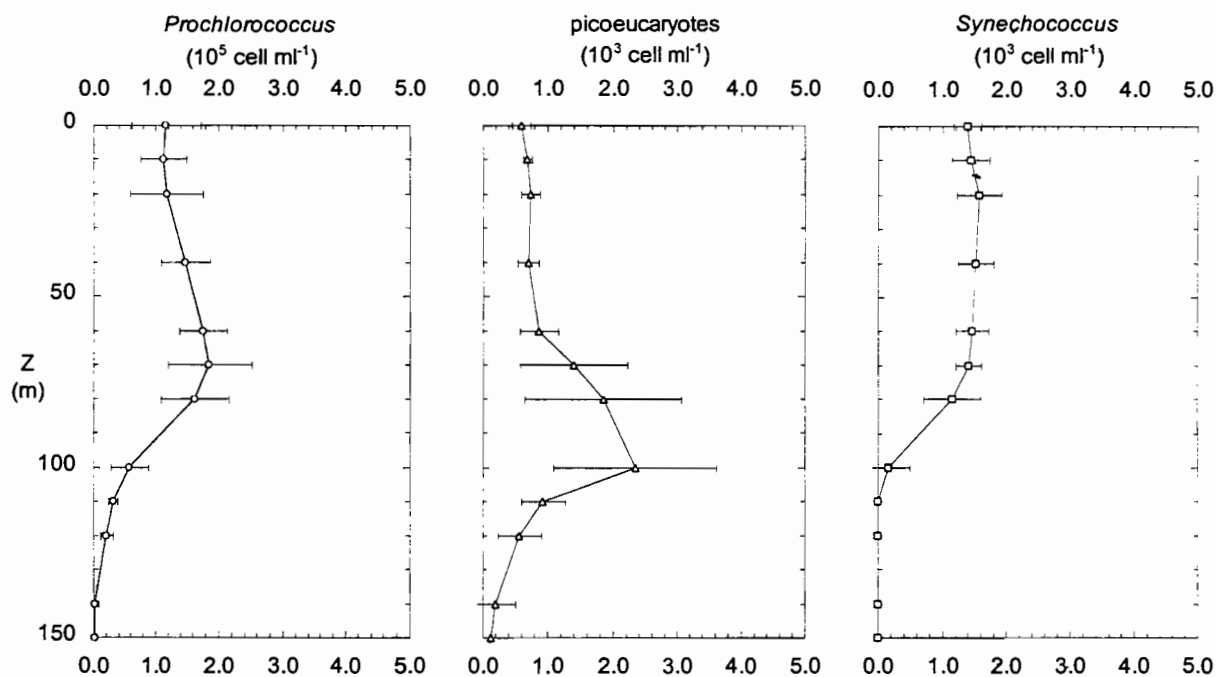


Figure II-4: Abondances moyennes des *Prochlorococcus* (10⁵ cell ml⁻¹), des picoeucaryotes (10³ cell ml⁻¹) et des *Synechococcus* (10³ cell ml⁻¹) obtenues par cytométrie en flux. La moyenne est effectuée sur l'ensemble des stations (3, 11 et 19h, HL) de la station SPO (0° 167° E) (16 stations). Les barres représentent l'écart type (± 1s).

Les *Synechococcus* présentent un profil quasi monotone sur toute la couche homogène (1.5 10³ ± 0.1 10³ cellules ml⁻¹) puis diminuent rapidement, ce qui suggère une forte dépendance de ces cellules vis-à-vis de la lumière. Un tel résultat a déjà été noté par différents auteurs (e.g. Campbell & Vault, 1993 ; Moore *et al.*, 1995).

La distribution des picoeucaryotes présente un gradient marqué sur la verticale avec une nette augmentation à proximité de la nitracline. L'abondance moyenne des picoeucaryotes est de 8.4 ± 2.7 10² cell ml⁻¹ dans la couche homogène. Le maximum d'abondance est observé à 100 m (2.3 10³ cell ml⁻¹).

Sur toute la colonne d'eau, les *Prochlorococcus* sont de loin le groupe le plus abondant. Les rapports N_{Pro}/N_{Peu} et N_{Pro}/N_{Syn} sont respectivement d'environ 200 et 100 dans la couche dépourvue en nitrate tandis que le rapport N_{Pro}/N_{Peu} est d'environ 50 en profondeur.

Fluorescence rouge (RF) et contenus cellulaires en pigments (CP)

La RF des *Prochlorococcus* et des picoeucaryotes varie de façon similaire sur la verticale (Figure II.5) (J. Blanchot, comm. pers.). Ces RF sont relativement constantes et minimum dans la couche homogène, respectivement 0.015 ± 0.004 et 1.99 ± 0.15 u.a. cell⁻¹, puis augmentent au niveau de la nitracline pour atteindre un maximum sous le maximum profond de chlorophylle (150 m), respectivement 0.316 et 14.38 u.a. cell⁻¹. La distribution verticale de la RF des *Synechococcus* diffère des deux autres. Elle augmente dès 40 m pour atteindre un maximum au sommet de la nitracline (0.51 u.a. cell⁻¹). Sous ce maximum la RF des *Synechococcus* diminue tandis que l'écart type augmente fortement. Le rapport de RF entre la surface et le maximum est d'environ 27 pour les *Prochlorococcus*, de 5 pour les *Synechococcus* et d'environ 8 pour les picoeucaryotes.

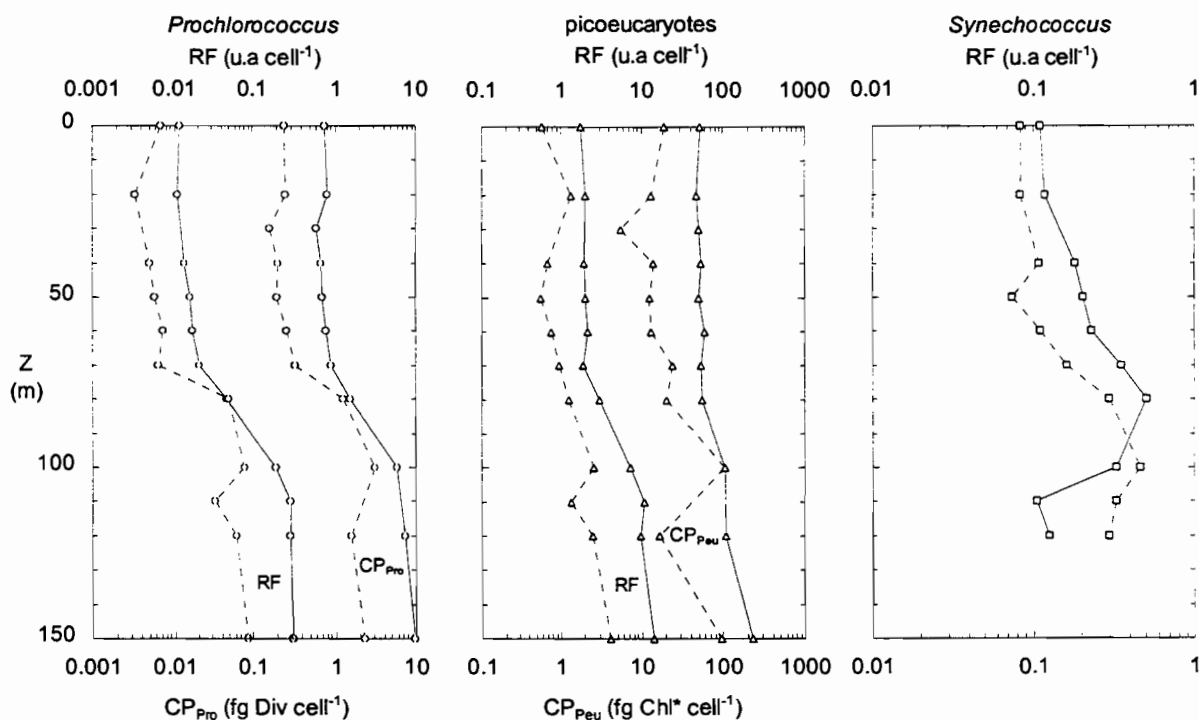


Figure II-5: Profils moyens de fluorescence rouge (RF, u.a. cell⁻¹) pour les *Prochlorococcus*, les picoeucaryotes et les *Synechococcus*. Profils moyens du contenu cellulaire en pigments pour les *Prochlorococcus* (CP_{Pro}, fg Div cell⁻¹) et les picoeucaryotes (CP_{Peu}, fg Chl* cell⁻¹). Les courbes en pointillé représentent l'écart type ($\pm 1e$). Les moyennes sont effectuées sur les stations de 3, 11 et 19h (HL) de la station SPO (0° 167° E) (16 stations pour RF et 15 stations pour CP). Le calcul des contenus cellulaires en pigments est détaillé dans le chapitre 1.

Les variations de fluorescence sont fonction du contenu cellulaire en pigments (Partensky *et al.*, 1996 ; chapitre 1). Le calcul des contenus cellulaires en pigments (appelés CP) est détaillé dans le

chapitre 1 (d'après les données de J. Blanchot, A. Le Bouteiller et J. Neveux). Les valeurs de CP, uniquement calculées pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes, sont minimum dans la couche dépourvue en nitrate, respectivement 0.74 ± 0.10 fg Div cell⁻¹ et 53 ± 3 fg Chl* cell⁻¹ et maximum à 150 m (~ 0.1 % lo), respectivement 9.67 ± 2.27 fg Div cell⁻¹ et 230 ± 95 fg Chl* cell⁻¹. Entre la surface et le maximum, CP varie d'un facteur 13 pour les *Prochlorococcus* et seulement d'un facteur 4 pour les picoeucaryotes.

Pour les deux groupes pour lesquels la comparaison CP-RF est possible, *Prochlorococcus* et picoeucaryotes, les profils moyens de RF et de CP sont parallèles suggérant une corrélation entre ces deux paramètres.

Diffusion aux petits angles (FS)

Les profils verticaux de FS diffèrent selon le groupe cellulaire considéré (Figure II.6) (J. Blanchot, comm. pers.).

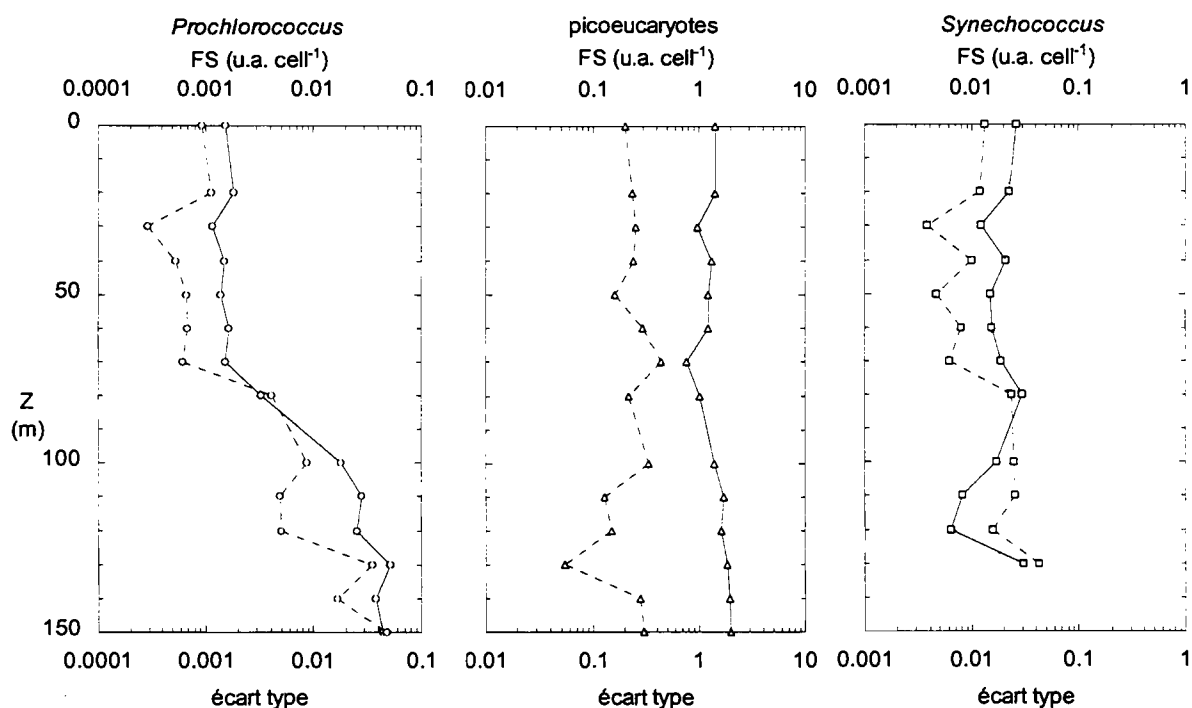


Figure II-6: Profils moyens de diffusion aux petits angles (FS, u.a. cell⁻¹) pour les *Prochlorococcus*, les picoeucaryotes et les *Synechococcus*. Les courbes en pointillé représentent l'écart type ($\pm 1s$). Les moyennes sont effectuées sur les stations 3, 11 et 19h (HL) de la station SPO (0° 167° E) (16 stations).

La FS des *Prochlorococcus* est relativement constante dans la couche dépourvue en nitrate [$(1.6 \pm 0.9)10^{-3}$ u.a. cell⁻¹] puis augmente au niveau de la nitracine pour atteindre un maximum ($45 \cdot 10^{-3}$ u.a. cell⁻¹) à 150 m. Les picoeucaryotes présentent une FS qui varie peu de la surface à 100 m (1.23 ± 0.34 u.a. cell⁻¹) puis qui augmente légèrement jusqu'à 150 m (2.00 u.a. cell⁻¹). Pour les *Synechococcus*, la distribution de la FS est relativement constante sur toute la couche dépourvue en nitrate (0.020 ± 0.010 u.a. cell⁻¹). Un léger maximum apparaît au sommet de la nitracine (~80 m, 0.030 u.a. cell⁻¹).

Dans la couche dépourvue en nitrate, les FS des *Synechococcus* et des picoeucaryotes sont respectivement 1 et 2 ordres de grandeurs plus élevées que celle des *Prochlorococcus*. Ce résultat correspond au fait que les picoeucaryotes et les *Synechococcus* sont plus gros que les *Prochlorococcus* (§ II.B.1). Notons par ailleurs, que le contenu cellulaire en pigments des picoeucaryotes est 20 à 70 fois plus grand que celui des *Prochlorococcus*.

Les rapports de FS entre la couche de surface et le maximum sont respectivement pour les *Prochlorococcus*, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes de 30, 1.5 et 2. Pour les *Prochlorococcus*, la plus forte variation de la FS apparaît, comme dans le cas de la RF et de CP entre 70 m, sommet de la nitracine et 100 m, centre de la pycnocline.

II.A.1.3. Analyse et synthèse des observations pour le régime oligotrophe

La forte stratification observée à la station Ouest (SPO, 0° 167° E) est commune à tous les régimes oligotrophes (e.g. Le Bouteiller *et al.*, 1992). Cette stratification se traduit par des caractéristiques biologiques propres pour chacune des deux couches. On a vu que la couche superficielle est pauvre en chlorophylle et dominée par du phytoplancton de très petite taille, les *Prochlorococcus*. Ces organismes contribuent pour plus de 60 % à la chlorophylle *a* totale (fraction < $0.8 \mu\text{m}$ = 60 % ; % Div-a = 66 %). En profondeur, là où les nitrates sont présents, les teneurs en chlorophylle *a* totale sont en moyenne 1.6 fois plus grandes que dans la couche superficielle. Dans cette couche la chlorophylle *a* supérieure à $0.8 \mu\text{m}$ prédomine (fraction > $0.8 \mu\text{m}$ $\cong$ 60 % ; % Div-a = 47 %). Comme le montre le Tableau II.1, cette inversion de dominance des contributions à $\Sigma\text{Chl-a}$ est tout à fait caractéristique des régimes oligotrophes. A la station SPO, cette inversion est liée à la forte augmentation de la classe $0.8-3 \mu\text{m}$ (25 % en surface à 60 % en profondeur) correspondant aux

picoeucaryotes dont l'abondance maximum est associée au maximum profond de chlorophylle. L'augmentation de la fraction supérieure à 3 μm est en accord avec l'augmentation d'un facteur 10 de l'abondance des diatomées entre le maximum profond de chlorophylle et la couche de surface (Blain *et al.*, 1997).

L'apparition de nitrate favorise le développement du phytoplancton dont la taille est supérieure à 0.8 μm , comme l'ont déjà noté par exemple Le Bouteiller *et al.* (1992) dans le Pacifique Ouest (Tableau II.1), et plus particulièrement la classe 0.8-3 μm , les picoeucaryotes. Indépendamment de la présence ou de l'absence de nitrate, la communauté phytoplanctonique est dominée par des organismes dont la taille est inférieure à 3 μm , le picophytoplancton ($\geq 78\%$).

Ces observations en terme de distribution par taille du phytoplancton, d'abondance et de structure verticale sont semblables à celles reportées dans la littérature dans divers sites oligotrophes (Tableau II.1) et de ce fait sont caractéristiques des régimes oligotrophes.

Tableau II-1: Contributions par classe de taille de la chlorophylle à la chlorophylle totale (%) et abondances maximum (cell ml^{-1}) des trois groupes du picophytoplancton relevées dans la littérature pour différents sites oligotrophes. Les profondeurs correspondant aux abondances maximales sont indiquées entre parenthèses.

LIEU	RÉFÉRENCES	CONTRIBUTION PAR CLASSE DE LA CHLOROPHYLLE (%)		
A = Atlantique P = Pacifique		< 1	% Div-a	> 3
0° 4° W 23° W (A)	Herbland <i>et al.</i> (1985)	~ 70 ($\text{NO}_3 < 0.1 \mu\text{M}$) ~ 35 ($\text{NO}_3 > 0.1 \mu\text{M}$)		18-34 ($\text{NO}_3 < 0.1 \mu\text{M}$) 35-40 ($\text{NO}_3 > 0.1 \mu\text{M}$)
6° N-20° S 165° E (P)	Le Bouteiller <i>et al.</i> (1992)	60 ($\text{NO}_3 < 0.1 \mu\text{M}$) 38 ($\text{NO}_3 > 0.1 \mu\text{M}$)		~ 30 ($\text{NO}_3 > 0.1 \mu\text{M}$)
0° 175° E (P)	Ishizaka <i>et al.</i> (1997)			~ 20
8° N 180° W (P)	Le Bouteiller (com. pers.)			~ 20
21° N 31° W (A)	Partensky <i>et al.</i> (1996)		48-56	
0° 167° E (P)	Ce travail	~ 60 ($\text{NO}_3 < 0.1 \mu\text{M}$) ~40 ($\text{NO}_3 > 0.1 \mu\text{M}$)	66 39	~ 15 ($\text{NO}_3 < 0.1 \mu\text{M}$) ~ 19 ($\text{NO}_3 > 0.1 \mu\text{M}$)
		ABONDANCES (cell ml^{-1})		
		<i>Prochlorococcus</i>	<i>Synechococcus</i>	picoeucaryotes
22° N 158° W (P)	Campbell & Vaultot (1993)	1.8- 2.7 10^5 (10-75 m)	1.5 - 4.4 10^3 (50-80 m)	1.3 - 2.2 10^3 (100-120 m)
0° 165° E (P)	Blanchot & Rodier (1996)	3 10^5 (60 m)	2 10^3 (70 m)	4 10^3 (70 m)
21° N 31° W (A)	Partensky <i>et al.</i> (1996)	2 10^5 (60-100 m)	2 - 3 10^3 (60-80 m)	2 - 4 10^3 (80-130 m)
22° N 158° W (P)	Liu <i>et al.</i> (1997)	1.7 - 2.1 10^5 (20-40 m)		
0° 167° E (P)	Ce travail	1.9 10^5 (70 m)	1.5 10^3 (0-70 m)	8.4 (100 m)

Intéressons-nous maintenant aux trois groupes du picophytoplancton, et plus particulièrement à leurs caractéristiques cellulaires (fluorescence rouge RF, contenu cellulaire en pigments CP et diffusion aux petits angles FS).

Les profils des différents paramètres cellulaires diffèrent d'un groupe à l'autre. Toutefois, indépendamment du paramètre cellulaire, les plus fortes variations sur la verticale sont toujours observées pour les *Prochlorococcus*.

Pour ces organismes, on a vu que les trois paramètres cellulaires variaient de façon semblable sur la verticale (Figures II.5 et II.6): ils sont relativement constants dans toute la couche de surface puis augmentent brusquement à partir du sommet de la nitracline (70 m) pour atteindre un maximum à 150 m. L'importante augmentation de la RF ainsi que celle des contenus cellulaires en Div-a et en Div-b sur la verticale ne peuvent s'expliquer par une grande capacité de photoadaptation (capacité photosynthétique des cellules à modifier leur contenu pigmentaire) comme l'ont noté différents auteurs (Morel *et al.*, 1993 ; Claustre & Marty, 1995 ; Moore *et al.*, 1995 ; Partensky *et al.*, 1996; Blanchot & Rodier, 1996). L'amplitude de ces variations suggère plutôt la présence de deux populations distinctes de *Prochlorococcus*. Chacune d'elles est adaptée aux conditions lumineuses environnementales ce qui permet d'observer des *Prochlorococcus* sur toute la colonne d'eau. Des observations faites en régime oligotrophe vont dans ce sens. En effet, Campbell et Vaultot (1993) ont observé une distribution bimodale des *Prochlorococcus* dans les eaux chaudes du Pacifique Nord Central (station ALOHA). Ils distinguent deux sous-populations, l'une adaptée à de faibles éclaircements et des conditions nutritives relativement riches ("larger brighter cell"), la seconde acclimatée à de forts éclaircements et des conditions environnementales pauvres en azote ("smaller dimmer cell"). Olson *et al.* (1990a) en mer des Sargasses, Partensky *et al.* (1996) dans l'Atlantique et Blanchot et Rodier (1996) dans le Pacifique Ouest ont également observé cette bimodalité au sein des *Prochlorococcus*.

Comme les *Prochlorococcus*, les picoeucaryotes sont présents sur toute la colonne d'eau. Les variations de la RF, des contenus cellulaires en Chl-a et en Chl-b (respectivement 8, 6 et 6) sont plus faibles que celles des *Prochlorococcus* mais encore trop importantes pour les attribuer uniquement à la photoadaptation. Là encore, il y a un changement de populations entre les eaux de surface dominées par les Prymnésiophycées et les eaux plus profondes dominées par les Pélagophycées (Partensky, comm. Pers.).

Contrairement aux *Prochlorococcus* et aux picoeucaryotes, les *Synechococcus* présentent de faibles variations des paramètres cellulaires sur la verticale et sont confinés dans la couche de surface bien éclairée, indiquant une forte dépendance de ces organismes vis à vis de la lumière. Ces observations s'expliquent par une population bien homogène, contrairement aux deux autres groupes du picophytoplancton, contenant de fortes teneurs en phycourobiline (PUB) (Partensky, comm. Pers.).

Dans la mesure où les variations de la FS sur la verticale ne résultent pas d'un changement des propriétés optiques (absorption et indice de réfraction), nous pouvons interpréter les différences ou variations de FS comme des différences ou variations de taille comme l'ont déjà fait différents auteurs (e.g. Olson *et al.*, 1990b ; Binder *et al.*, 1996). L'augmentation relative de la FS des *Prochlorococcus* sur la profondeur (facteur 30) indiquerait une plus grande taille de ces cellules en profondeur. Cette différence sur la verticale correspond à celle qu'indique la littérature entre les milieux avec et sans nitrate. Les *Prochlorococcus* seraient plus petits dans la couche dépourvue en nitrate. Ce résultat a été noté par Campbell et Vaulot (1993) et Sieracki *et al.* (1995), il a aussi été noté pour *Synechococcus* par Morel *et al.* (1993). Pour les deux autres groupes cellulaires, les variations de la FS sur la verticale sont moindres, 5 pour les *Synechococcus* et 2 pour les picoeucaryotes. Ces variations suggèrent également une plus grande taille de ces organismes en profondeur.

Pouvons nous considérer comme significatives les variations de la FS en terme d'indice de taille pour chacun des groupes?

Pour les *Synechococcus* et les picoeucaryotes, la variation d'un facteur 2 de la FS sur la verticale correspondrait à une augmentation de la taille d'environ 15 % (§ II.B.1.1) par rapport à la taille de ces organismes dans la couche dépourvue en nitrate. Pour les *Prochlorococcus*, la variation d'un facteur 30 de la FS sur la verticale (0-150 m) correspondrait à une variation d'un facteur 2 en diamètre. Les variations de FS sur la verticale ne sont significatives en terme d'indice de taille que pour les *Prochlorococcus*. Les *Synechococcus* et les picoeucaryotes auraient une taille semblable sur toute la colonne d'eau. Ajoutons que cette différence entre les *Prochlorococcus* et les deux autres groupes cellulaires était suggérée par le fait que la variation de la FS des *Prochlorococcus* sur la verticale est environ 10 fois plus importante que celles des picoeucaryotes et des *Synechococcus*.

II.A.2. LE PACIFIQUE CENTRAL (UPWELLING ÉQUATORIAL)

II.A.2.1. Distributions verticales des paramètres physico-chimiques

La densité est homogène de la surface à 60-70 m (Figure II.7). La couche de mélange est caractérisée par une température moyenne élevée ($>27^{\circ}\text{C}$) et une salinité élevée (>35.1 psu).

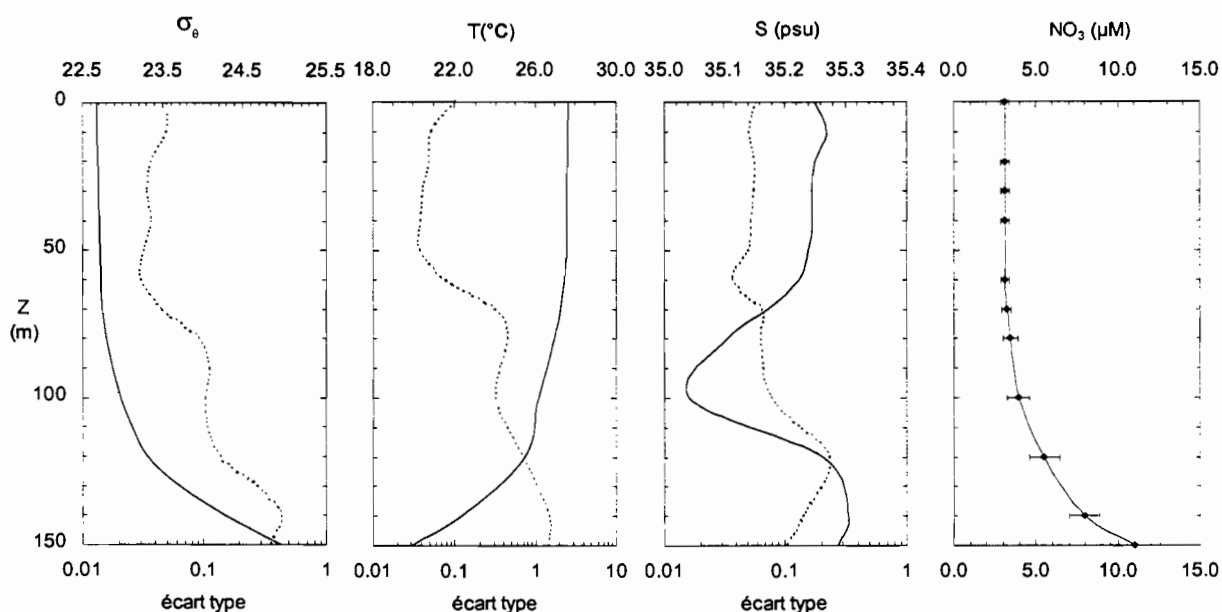


Figure II-7: Profils moyens de densité (σ_{θ}), de température (T , $^{\circ}\text{C}$), de salinité (S , psu) et du nitrate (NO_3 , μM) obtenus sur l'ensemble des stations effectuées à la station SPC (0° 150° W) (43 stations). Les courbes en pointillé ou les barres représentent l'écart type ($\pm 1\sigma$).

En surface, un réchauffement des 25 premiers mètres apparaît tous les jours après midi et induit une stratification qui est maximum dans l'après-midi. En fin de journée, le "forçage" convectif induit une destratification qui se traduit par une réhomogénéisation de la couche de mélange. Ces variations expliquent les plus forts écarts types observés en surface. Le sommet de la nitracline se situe aux environs de 60-70 m. Au-dessus de la nitracline, les teneurs en nitrate varient de 3 à 4 μM avec une diminution observée (2 à 3 μM) les 2 derniers jour de la station (chapitre 3, § III.A.1). Le site mésotrophe est caractérisé par une eau riche résultant de l'upwelling équatorial, upwelling momentanément interrompu par une onde de downwelling qui a précédé la campagne FLUPAC (Eldin *et al.*, 1997 ; Stoens *et al.*, 1999).

II.A.2.2. Distributions verticales des paramètres biologiques

Les moyennes des différents paramètres que nous présentons dans ce paragraphe sont calculées sur les 7 jours de la station. Cependant dans le but de comparer par la suite les valeurs des différents paramètres pour les deux sites échantillonnés, nous n'avons pas pris en compte les mesures à 23h (HL) seulement effectuées en régime mésotrophe. Comme nous le verrons dans le chapitre 3 (§ III.A.2.1), aux valeurs de 23h correspondent des valeurs extrêmes (maximum et minimum) en terme d'abondance et de FS pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes.

Pigments chlorophylliens (spectrofluorimétrie)

Les distributions de la chlorophylle *a* (Chl-*a*) et de la divinyl chlorophylle *a* (Div-*a*) sont parallèles sur la colonne d'eau (Figure II.8) (J. Neveux, comm. pers.).

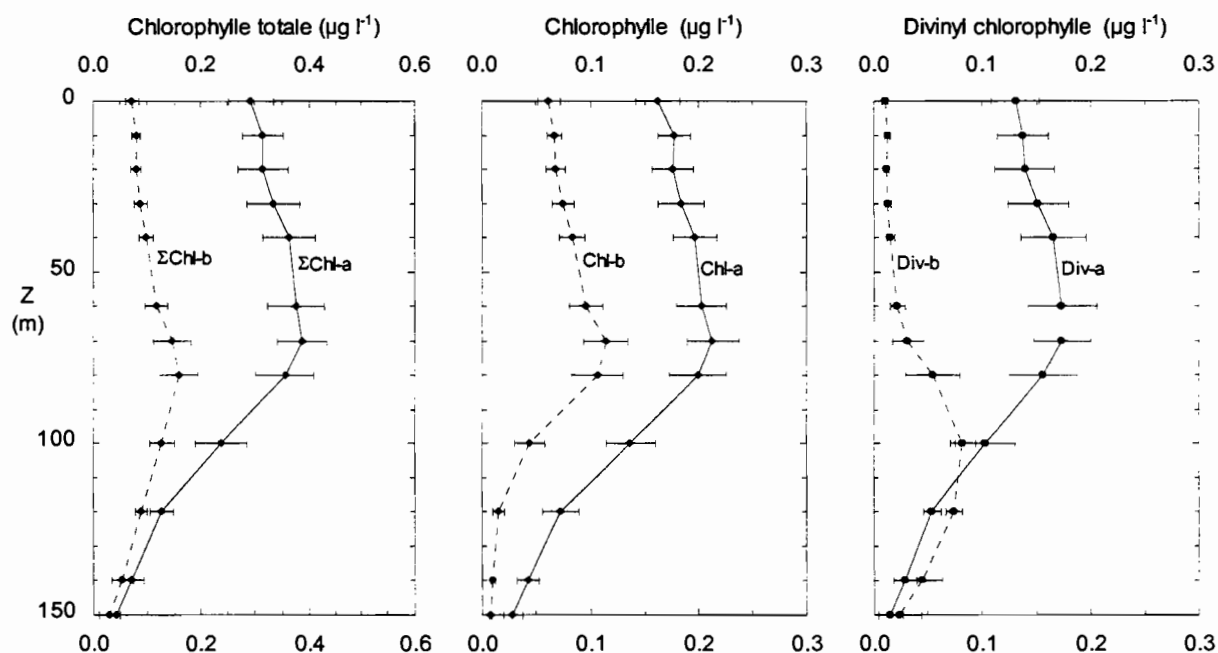


Figure II-8: Profils moyens de chlorophylle totale *a* et *b* (ΣChl , $\mu\text{g l}^{-1}$), de chlorophylle *a* et *b* (Chl , $\mu\text{g l}^{-1}$) et de divinyl chlorophylle *a* et *b* (Div , $\mu\text{g l}^{-1}$) obtenus par spectrofluorimétrie. Les moyennes sont calculées sur les stations de 3, 11 et 19h (HL) de la station SPC (0° 150° W) (16 stations). Les barres représentent l'écart type ($\pm 1s$).

Les teneurs en Chl-*a* et Div-*a* sont relativement homogènes de la surface à 60-70 m, respectivement 0.19 ± 0.03 et $0.15 \pm 0.03 \mu\text{g l}^{-1}$. Dans cette couche, la contribution moyenne des *Prochlorococcus* à la chlorophylle *a* totale ($\Sigma\text{Chl-a}$) est de $45 \pm 3 \%$. Un léger maximum en $\Sigma\text{Chl-a}$

apparaît sous la couche de mélange (~ 70 m), 0.17 et 0.21 $\mu\text{g l}^{-1}$ respectivement pour la Div-a et la Chl-a. Sous ce maximum, les teneurs en $\Sigma\text{Chl-a}$ diminuent rapidement. La contribution de la Div-a à la $\Sigma\text{Chl-a}$ varie peu de la surface à 120 m (44 ± 1 % en moyenne).

Dans la couche de mélange, la $\Sigma\text{Chl-a}$ varie, en moyenne sur les 7 jours, de $0.29 \pm 0.04 \mu\text{g l}^{-1}$ en surface à $0.38 \pm 0.05 \mu\text{g l}^{-1}$ à la base de la couche de mélange. Notons cependant que les deux derniers jours de cette station, les teneurs en $\Sigma\text{Chl-a}$ sont plus faibles, elles varient de $0.25 \pm 0.03 \mu\text{g l}^{-1}$ en surface à $0.31 \pm 0.03 \mu\text{g l}^{-1}$ à 60 m.

La chlorophylle *b* (Chl-b) et la divinyl chlorophylle *b* (Div-b) augmentent tout d'abord légèrement puis de façon plus importante à la base de la couche de mélange et culminent respectivement à 70 m ($0.11 \mu\text{g l}^{-1}$) et 100 m ($0.08 \mu\text{g l}^{-1}$). Les teneurs en Chl-b et Div-b sont 2 et 8 fois plus élevées que les valeurs de surface. Dans la couche de mélange (0-60 m), la Div-b contribue pour environ 16 % à la chlorophylle *b* totale ($\Sigma\text{Chl-b}$). Sous la couche de mélange, la contribution de la Div-b à la $\Sigma\text{Chl-b}$ est nettement plus importante (~ 70 % en moyenne).

Fractionnements en taille (fluorimétrie)

La répartition du phytoplancton par classes de taille repose sur 4 fractionnements (1 sur 0.8 μm , 2 sur 3 μm et 1 sur 8 μm) réalisés, respectivement aux stations 94, 82 et 118 et 100 (3h, HL) (A. Le Bouteiller, comm. pers.). Les résultats sont présentés sur la Figure II.9.

Les différentes classes de taille considérées, à savoir < 0.8, [0.8-3] et > 3 μm ont des profils assez voisins de ceux de la chlorophylle *a* totale ($\Sigma\text{Chl-a}$). Dans la couche de mélange, la fraction inférieure à 0.8 μm , celle des *Prochlorococcus* (§ II.B.1), représente en moyenne 38 ± 2 % de $\Sigma\text{Chl-a}$ (Figure II.9). Cette valeur est voisine de celle de la contribution de la Div-a à $\Sigma\text{Chl-a}$ présentée dans le paragraphe précédent (44 %). Sous cette couche de mélange, la contribution de cette fraction diminue et elle est d'environ 30 %. La contribution de la fraction supérieure à 3 μm varie peu sur la verticale, de 30 % en surface à 22 % à 120 m soit une contribution moyenne d'environ 27 ± 3 % à $\Sigma\text{Chl-a}$ sur toute la colonne d'eau (0-120 m). La contribution de la fraction [0.8 - 3 μm], obtenue par différence, est de l'ordre de 35 % dans la couche de mélange et augmente sous cette couche pour atteindre ~ 60 % à 120 m. En moyenne sur l'ensemble de la colonne d'eau, 73 % de la $\Sigma\text{Chl-a}$ passe à travers un filtre de 3 μm et 86 % à travers 8 μm .

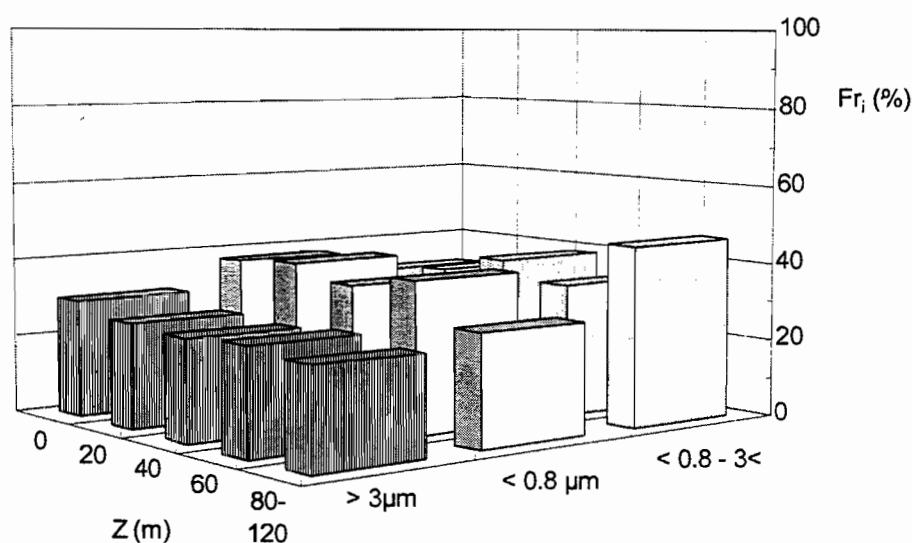


Figure II-9: Contributions relatives de la chlorophylle a (Fr_i , %) à la chlorophylle a totale pour les fractions supérieure à $3\ \mu\text{m}$, inférieure à $0.8\ \mu\text{m}$ et comprise entre 0.8 et $3\ \mu\text{m}$. les résultats sont issus d'analyses de la chlorophylle par fluorimétrie réalisées respectivement aux stations 82, 118 et 94 de la station SPC (0° 150° W).

Populations picophytoplanctoniques

Au sein des picoeucaryotes, deux sous-groupes ont été différenciés (Chapitre 1, article 1). Cependant, dans ce chapitre, nous ne tenons pas compte de la discrimination et considérons l'ensemble des picoeucaryotes.

Quel que soit le groupe cellulaire considéré, *Prochlorococcus*, *Synechococcus* ou picoeucaryotes, les profils verticaux présentent des allures similaires (Figure II.10) (J. Blanchot, comm. pers.).

En dépit de teneurs relativement importantes en nitrate en surface ($\sim 3\ \mu\text{M}$), les *Prochlorococcus* sont de loin le groupe le plus abondant avec en moyenne sur la couche 0-40 m $(1.4 \pm 0.2) \cdot 10^5$ cellules ml^{-1} . Dans la couche de mélange, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes sont respectivement 16 et 23 fois moins abondants que les *Prochlorococcus* [respectivement $(8.9 \pm 1.5) \cdot 10^3$ et $(6.2 \pm 0.7) \cdot 10^3$ cellules ml^{-1}]. Contrairement aux *Prochlorococcus* et aux picoeucaryotes, l'abondance des *Synechococcus* diminue rapidement avec la profondeur. Sous 100 m ($< 0.3\ \% \text{ Io}$), l'abondance des *Synechococcus* est inférieure à 100 cellules ml^{-1} .

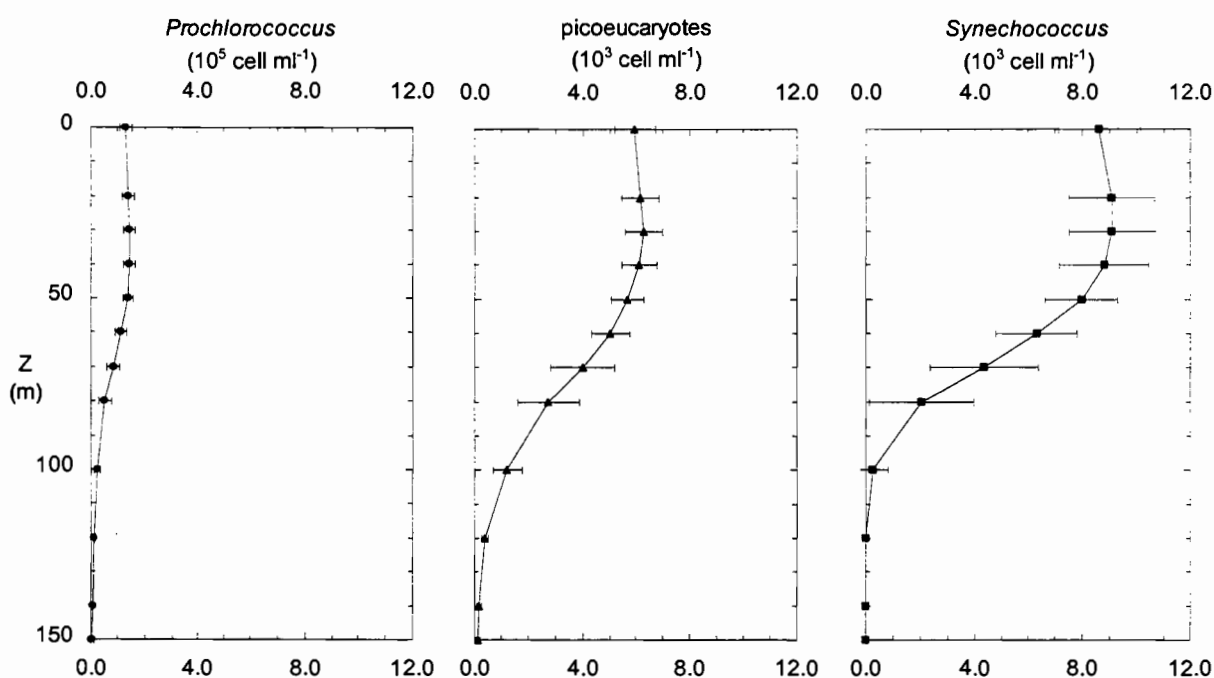


Figure II-10: Abondances moyennes des *Prochlorococcus* ($10^5 \text{ cell ml}^{-1}$), des picoeucaryotes ($10^3 \text{ cell ml}^{-1}$) et des *Synechococcus* ($10^3 \text{ cell ml}^{-1}$) obtenues par cytométrie en flux. Les moyennes sont calculées sur les stations de 3, 11 et 19h (HL) de la station SPC ($0^\circ 150^\circ \text{ W}$) (22 stations). Les barres représentent l'écart type (± 1 s).

Fluorescence rouge (RF) et contenus cellulaires en pigments (CP)

Les fluorescences rouges (RF) des *Prochlorococcus*, des *Synechococcus* et des picoeucaryotes varient de façon similaire sur la verticale (Figure II.11) (J. Blanchot, comm. pers.). Elles sont relativement constantes et minimum de la surface à 80 m, respectivement 0.055 ± 0.021 , 0.498 ± 0.110 et $2.685 \pm 0.667 \text{ u.a. cell}^{-1}$, puis augmentent en profondeur. Dans la couche mélangée, les picoeucaryotes sont environ 50 et 5 fois plus fluorescents que les *Prochlorococcus* et les *Synechococcus*. Les picoeucaryotes et les *Prochlorococcus* ont un maximum profond de fluorescence à 120 m, respectivement 10.903 et 0.323 u.a. cell^{-1} . Le maximum de fluorescence des *Synechococcus* est moins profond que celui des deux autres groupes cellulaires (1.593 u.a. cell^{-1} à 100 m). La variation de RF entre la surface et le maximum est d'environ 10 pour les *Prochlorococcus*, 4 pour les *Synechococcus* et 5 pour les picoeucaryotes.

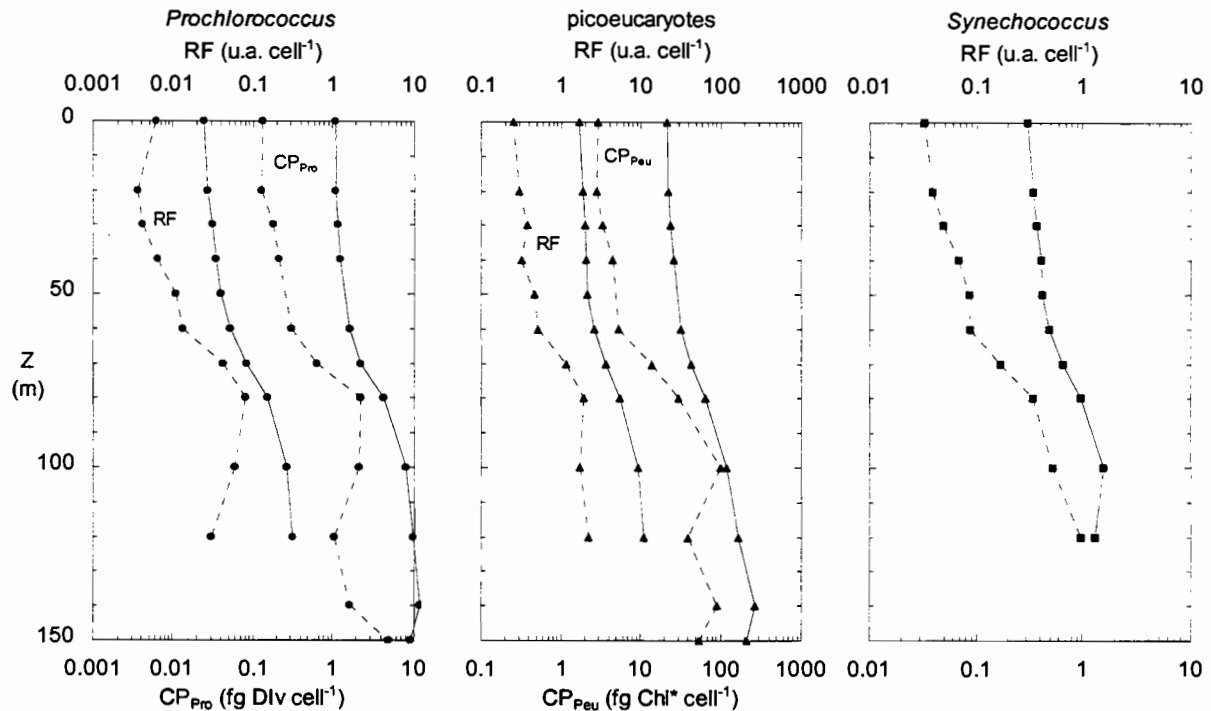


Figure II-11: Profils moyens de fluorescence rouge (RF, u.a. cell⁻¹) pour les *Prochlorococcus*, les picoeucaryotes et les *Synechococcus*. Profils moyens du contenu cellulaire en pigments pour les *Prochlorococcus* (CP_{Pro}, fg Div cell⁻¹) et les picoeucaryotes (CP_{Peu}, fg Chl* cell⁻¹). Les courbes en pointillé représentent l'écart type ($\pm 1s$). Les moyennes sont effectuées sur les mesures de 3, 11 et 19h (HL) de la station SPC (0° 150° W) (22 stations pour RF, 16 stations pour CP). Le calcul des contenus cellulaires en pigments est détaillé dans le chapitre 1.

Le profil vertical du contenu cellulaire en divinyl chlorophylle (CP_{Pro}, Div a + b) est parallèle au profil de fluorescence rouge (RF) des *Prochlorococcus*. Un résultat semblable est noté pour les picoeucaryotes (Figure II.11). Les contenus cellulaires (d'après les données de J. Blanchot, A. Le Bouteiller et J. Neveux) augmentent légèrement dans la couche de mélange, puis augmentent plus nettement à partir de 70 m. Le contenu cellulaire en pigments CP_{Pro} est en moyenne de 1.27 ± 0.23 fg Div cell⁻¹ dans la couche de mélange et maximum à 120 m (9.79 fg Div cell⁻¹). Les picoeucaryotes ont un contenu cellulaire en pigments CP_{Peu} de 25 ± 4 fg Chl* cell⁻¹ en moyenne dans la couche de mélange et maximum (166 fg Chl* cell⁻¹) à 150 m. Les variations de CP_{Pro} et CP_{Peu} entre la surface et leur maximum respectif sont semblables (facteur 8).

Diffusion aux petits angles (FS)

Les trois groupes cellulaires présentent un profil de FS semblable sur la verticale (Figure II.12) (Blanchot, comm. pers.). La FS relative moyenne est à peu près constante dans toute la couche de

mélange (0-60 m), respectivement $(6.7 \pm 2.5)10^{-3}$ u.a. cell⁻¹ pour les *Prochlorococcus*, 0.030 ± 0.008 u.a. cell⁻¹ pour les *Synechococcus* et 0.87 ± 0.21 u.a. cell⁻¹ pour les picoeucaryotes. Sous 70 m, la FS augmente légèrement pour atteindre un maximum à 120 m pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes (respectivement 0.026 et 1.552 u.a. cell⁻¹) et à 100 pour les *Synechococcus* (0.078 u.a. cell⁻¹).

Les FS moyennes des *Synechococcus* et des picoeucaryotes sont respectivement 4 et 20 fois plus grandes que la FS moyenne des *Prochlorococcus* en liaison avec les différences de taille (e.g. Morel *et al.*, 1993, § II.B.1). Pour les trois groupes cellulaires, les variations de la FS entre la couche de mélange et la couche profonde sont faibles, 2.4 pour les *Prochlorococcus*, 1.9 pour les *Synechococcus* et 1.4 pour les picoeucaryotes.

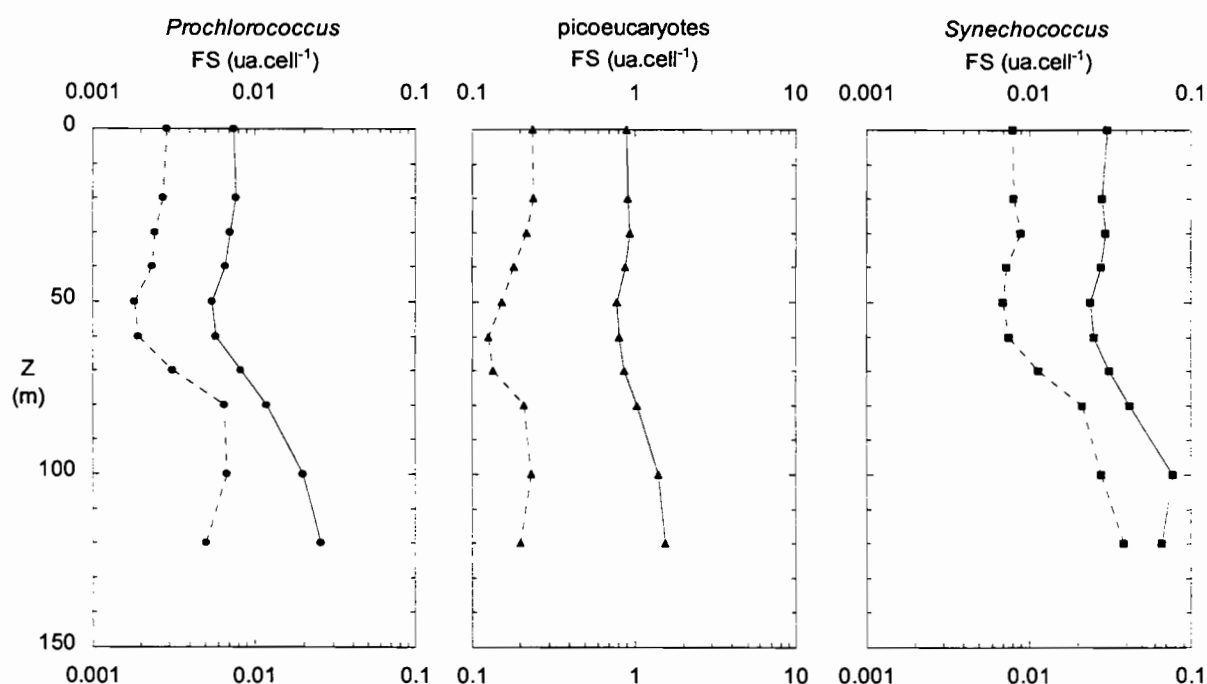


Figure II-12: Profils moyens de diffusion aux petits angles (FS, u.a. cell⁻¹) pour les *Prochlorococcus*, les picoeucaryotes et les *Synechococcus*. Les courbes en pointillé représentent l'écart type ($\pm 1s$). Les moyennes sont effectuées sur les mesures de 3, 11 et 19h (HL) de la station SPC (0° 150° W) (22 stations).

II.A.2.3. Analyse et synthèse des observations dans le régime mésotrophe

En dépit de l'existence de nitrate en surface ($\sim 3 \mu\text{M}$), le picophytoplancton domine la communauté phytoplanctonique ($\geq 70 \%$) avec une large contribution de la part des *Prochlorococcus* ($\sim 40 \%$). Au sein du picophytoplancton, ces organismes sont environ 20 fois plus abondants que les deux autres groupes cellulaires (*Synechococcus* et picoeucaryotes). Il faut souligner que les abondances de chacun des trois groupes du picophytoplancton sont très différentes de celles observées en régime mésotrophe dans l'Atlantique Nord Est. En effet, Partensky *et al.* (1996) présentent des rapports d'abondance variant entre 0.1 et 0.5 pour $N_{\text{Pro}}/N_{\text{Syn}}$ et entre 2 et 25 pour $N_{\text{Pro}}/N_{\text{Peu}}$. Des rapports semblables (12 à 43) à ceux que nous obtenons à la station SPC ($N_{\text{Pro}}/N_{\text{Syn}} \sim N_{\text{Pro}}/N_{\text{Peu}} \cong 20$) sont obtenus pour des sites classés intermédiaires entre "l'oligotrophie et la mésotrophie" (MO 51, 52 et MO 53, EUMELI 5).

Comme à la station SPO, les *Synechococcus* se distribuent principalement dans la couche bien éclairée. Ceci peut s'expliquer par une population bien homogène adaptée aux forts éclaircements et/ou par de moins bonnes capacités d'adaptation aux faibles éclaircements par rapport aux deux autres groupes cellulaires. Notons que pour ce groupe, les variations de la RF sur la verticale sont les plus faibles. Les variations de la FS sur la verticale sont faibles (2.4, 1.9 et 1.4) respectivement pour les *Prochlorococcus*, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes). Pouvons nous considérer ces variations comme significatives en terme d'indice de taille?

Selon la relation définie dans le paragraphe II.B.1, les variations de FS sur la verticale correspondraient à une augmentation de diamètre d'environ 20 % pour les *Prochlorococcus*, 15 % pour les *Synechococcus* et 7 % pour les picoeucaryotes par rapport à la taille moyenne de ces cellules dans la couche de mélange. Comme nous le verrons, ces variations sur la verticale ne sont pas significatives. Les *Prochlorococcus*, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes auraient une taille semblable sur toute la colonne d'eau (0-120 m). Nous reviendrons sur ce point dans le paragraphe II.B.1.

Les caractéristiques moyennes qui viennent d'être décrites ne sont probablement que représentatives de la situation échantillonnée pendant la campagne FLUPAC (upwelling momentanément interrompu 1 mois plus tôt). En effet, différents auteurs ont montré une variabilité des

caractéristiques physiques, chimiques et biologiques en liaison avec le phénomène El Niño qui régit l'intensité de l'upwelling équatorial dans le Pacifique Central. Il est donc intéressant de comparer nos caractéristiques moyennes à celles observées pendant un événement El Niño et lors de conditions dites "normales" (= Non El Niño).

Comme le montrent les résultats présentés dans le Tableau II.2, les eaux échantillonnées à la station SPC pendant la campagne FLUPAC présentent des caractéristiques communes avec à la fois celles en situation El Niño et en situation "normale". Les teneurs en NO_3 et les abondances cellulaires moyennes sont plus proches des observations faites pendant un événement El Niño tandis que les mesures de chlorophylle par classes de taille dans la couche de mélange et en valeurs intégrées sont comparables à celles mesurées lors de conditions dites "normales". Les teneurs moyennes en chlorophylle dans la couche de mélange sont intermédiaires entre les deux situations. Ceci reflète assez bien la situation particulière du Pacifique équatorial à la fin de l'année 1994 où dominent les ondes de Kelvin de downwelling (Stoens *et al.*, 1999).

Tableau II-2: Caractéristiques moyennes de la couche de mélange dans le Pacifique Central pendant la campagne FLUPAC (0° - 150° W, SPC), pendant un événement El Niño et pendant des conditions dites "normales". * Les valeurs sont données pour l'ensemble de la colonne d'eau (0-120 m). Les chiffres en exposant correspondent aux références bibliographiques indiquées ci-après: ¹ Murray *et al.*, 1995 ; ² Eldin *et al.*, 1997 ; ³ Landry *et al.*, 1995b ; ⁴ Bidigare & Ondrusek, 1996 ; ⁵ Barber *et al.*, 1996 ; ⁶ Verity *et al.*, 1996 ; ⁷ Le Bouteiller & Blanchot, 1991 ; ⁸ Le Bouteiller (comm. pers.) ; ⁹ Binder *et al.*, 1996.

PARAMÈTRES	FLUPAC (JOURS 1 À 7)	EL NIÑO	"NORMALE"
T (°C)	27.6 ± 0.09	$> 28^1$	$< 27^{1,2}$
S (psu)	> 35.2	$> 35.1^1$	$> 35.1^1$
NO_3 (μM)	3.16 ± 0.26	$2 - 4^{1,3}$	$4 - 6^{1,3}$
$\Sigma\text{Chl-a}$ ($\mu\text{g l}^{-1}$)	0.33 ± 0.05	0.26 ± 0.03^3	0.36 ± 0.09^3
* $\Sigma\text{Chl-a}$ (mg m^{-2})	37 ± 5	$25 - 29^{4,5}$	$32 - 33^{4,5}$
Div-a/ $\Sigma\text{Chl-a}$ (%)	45 ± 3		
Chl-a $> 2 \mu\text{m}$		$8^{4,6}$	23^6
Chl-a $> 3 \mu\text{m}$	25		$30-33^{7,8}$
Chl-a $> 8 \mu\text{m}$	14		15^6
<i>Prochlorococcus</i> ($10^5 \text{ cell ml}^{-1}$)	1.4 ± 0.2	$1.2 - 2^{3,9}$	$0.9 - 1.3^{3,9}$
<i>Synechococcus</i> ($10^3 \text{ cell ml}^{-1}$)	8.9 ± 1.5	$7.7 - 13^{3,9}$	$9 - 22^{3,9}$
picoeucaryotes ($10^3 \text{ cell ml}^{-1}$)	6.2 ± 0.7	$4 - 6^{3,9}$	$7 - 11^{3,9}$

II.A.3. COMPARAISON ENTRE LES DEUX RÉGIMES

Pour nous affranchir des variations induites par la différence de lumière disponible, les différents paramètres comparés sont portés en fonction de la quantité de lumière disponible relativement à la lumière incidente de surface. Notons qu'il n'y a pas de différence notable de lumière incidente de surface entre la station SPO (0° 167° E) et la station SPC (0° 150° W).

La structure à 2 couches dans le Pacifique Ouest contraste avec l'homogénéité observée dans le Pacifique Central (Figure II.13).

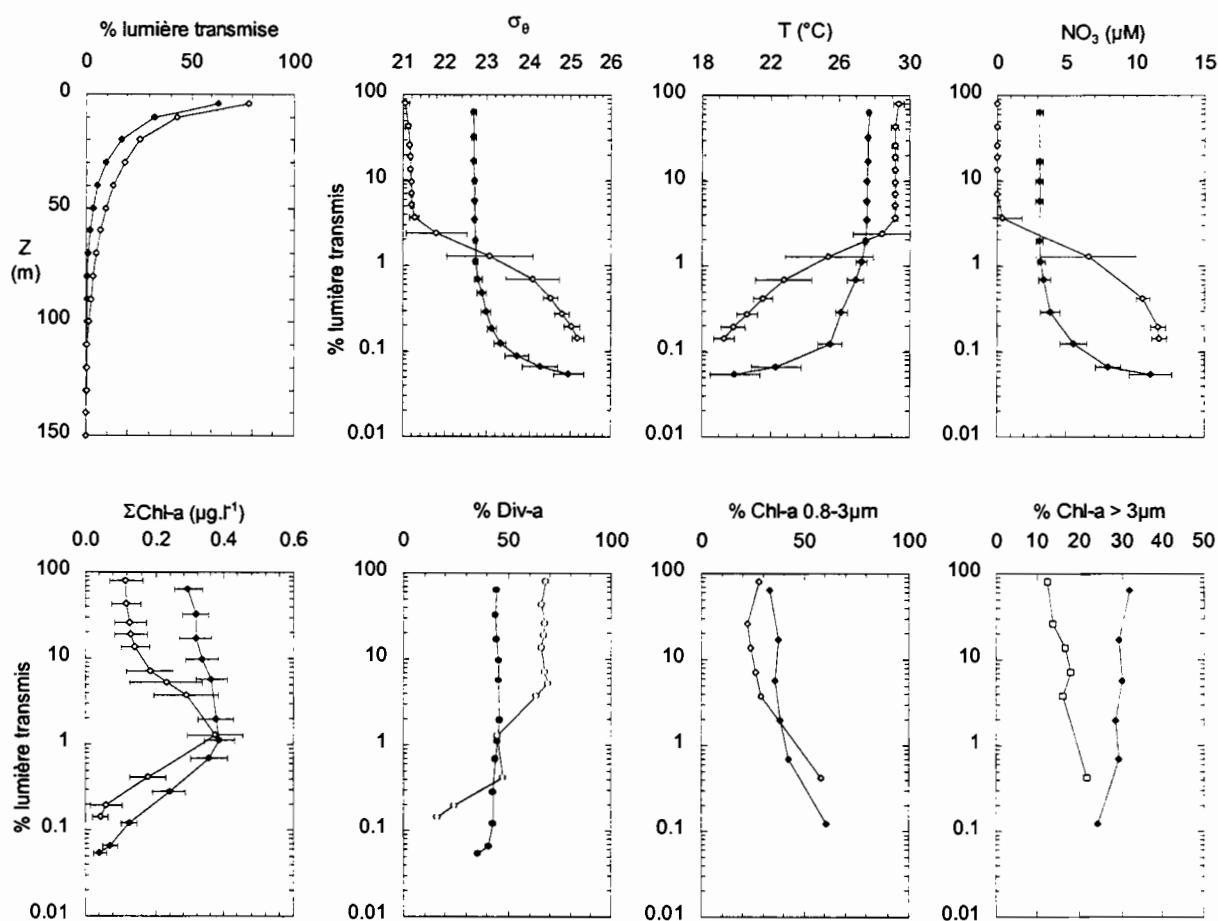


Figure II-13: Comparaison des paramètres physiques, chimiques et biologiques des stations SPO (0° 167° E) et SPC (0° 150° W). Les paramètres sont portés en fonction du pourcentage de lumière transmise. Les symboles vides correspondent à la station SPO, les noirs à la station SPC. Les barres représentent l'écart type ($\pm 1\sigma$).

La disponibilité en sels nutritifs et en lumière conditionne le développement du maximum de chlorophylle. Ce maximum est bien marqué et restreint sur une fine couche (5 - 1 % I_0) à la station SPO tandis qu'il s'étale avec peu de variation de la surface à 70 m à la station SPC. Il est toutefois

intéressant de noter que les teneurs maximum en chlorophylle *a* totale ($\Sigma\text{Chl-a}$) sont non seulement observées pour une quantité équivalente de lumière mais sont aussi semblables, respectivement $0.38 \pm 0.08 \mu\text{g l}^{-1}$ à 100 m (1.3 % *lo*) à la station SPO et $0.39 \pm 0.05 \mu\text{g l}^{-1}$ à 70 m (1.1 % *lo*) à la station SPC.

Du Pacifique équatorial Ouest au Pacifique équatorial Central, ou plus exactement des eaux pauvres aux eaux riches en nitrate, nous observons un net enrichissement des classes de taille du phytoplancton supérieures à $0.8 \mu\text{m}$, ce qui se traduit par une diminution de la contribution de la divinyl chlorophylle *a* (Div-*a*) (les *Prochlorococcus*) à la chlorophylle *a* totale ($\Sigma\text{Chl-a}$) et par une diminution du coefficient d'absorption spécifique de la lumière (Dupouy *et al.*, 1998). A la station SPO, la plus forte augmentation est observée pour la classe $0.8\text{-}3 \mu\text{m}$ (facteur 2.4) tandis qu'entre les couches homogènes des deux régimes, c'est la fraction des organismes supérieures à $3 \mu\text{m}$ qui varie le plus (facteur 2). Ces observations sont en accord avec celles de Blain *et al.* (1997) pendant cette campagne. Ces auteurs notent que les deux sites diffèrent non seulement par la composition taxonomique des diatomées mais également par leur distribution en taille. Dans le Pacifique Ouest, les diatomées ($> 10 \mu\text{m}$) sont dominées par des espèces de relativement petite taille ($30 \times 3 \mu\text{m}$, *Nitzschia bicapitata* cleve) y compris dans le maximum profond de chlorophylle ($30 \times 4.5 \mu\text{m}$, *Thalassionema nitzschioides*) où l'abondance est maximum tandis que dans le Pacifique Central, la couche homogène est dominée par des espèces de plus grande taille ($50 \times 3\text{-}5 \mu\text{m}$, *Pseudo-nitzschia* sp.1).

Néanmoins, indépendamment de la disponibilité en nitrate, le phytoplancton est dominé par des espèces de petite taille ($< 3 \mu\text{m}$), le picophytoplancton, plus de 80 % dans la couche dépourvue en nitrate de la station SPO et plus de 70 % lorsque le nitrate est présent comme l'ont déjà observé différents auteurs (Tableaux II.1 et II.2). Des contributions semblables pour le picophytoplancton sont mesurées en terme de production primaire (§ II.C.1.2 et II.C.2.2).

Pour une même quantité de lumière, l'abondance moyenne des *Prochlorococcus* est semblable dans les deux régimes tandis que les deux autres groupes cellulaires présentent des variations notables (Figure II.14). En surface, les abondances des picoeucaryotes et des *Synechococcus* sont respectivement 9 et 6 fois plus élevées à la station SPC. En valeur intégrée sur la colonne d'eau (0.1 % *lo*), les *Prochlorococcus* sont 0.8 fois moins abondants à la station SPC tandis que les picoeucaryotes et les *Synechococcus* sont respectivement 3.4 et 4.5 fois plus abondants.

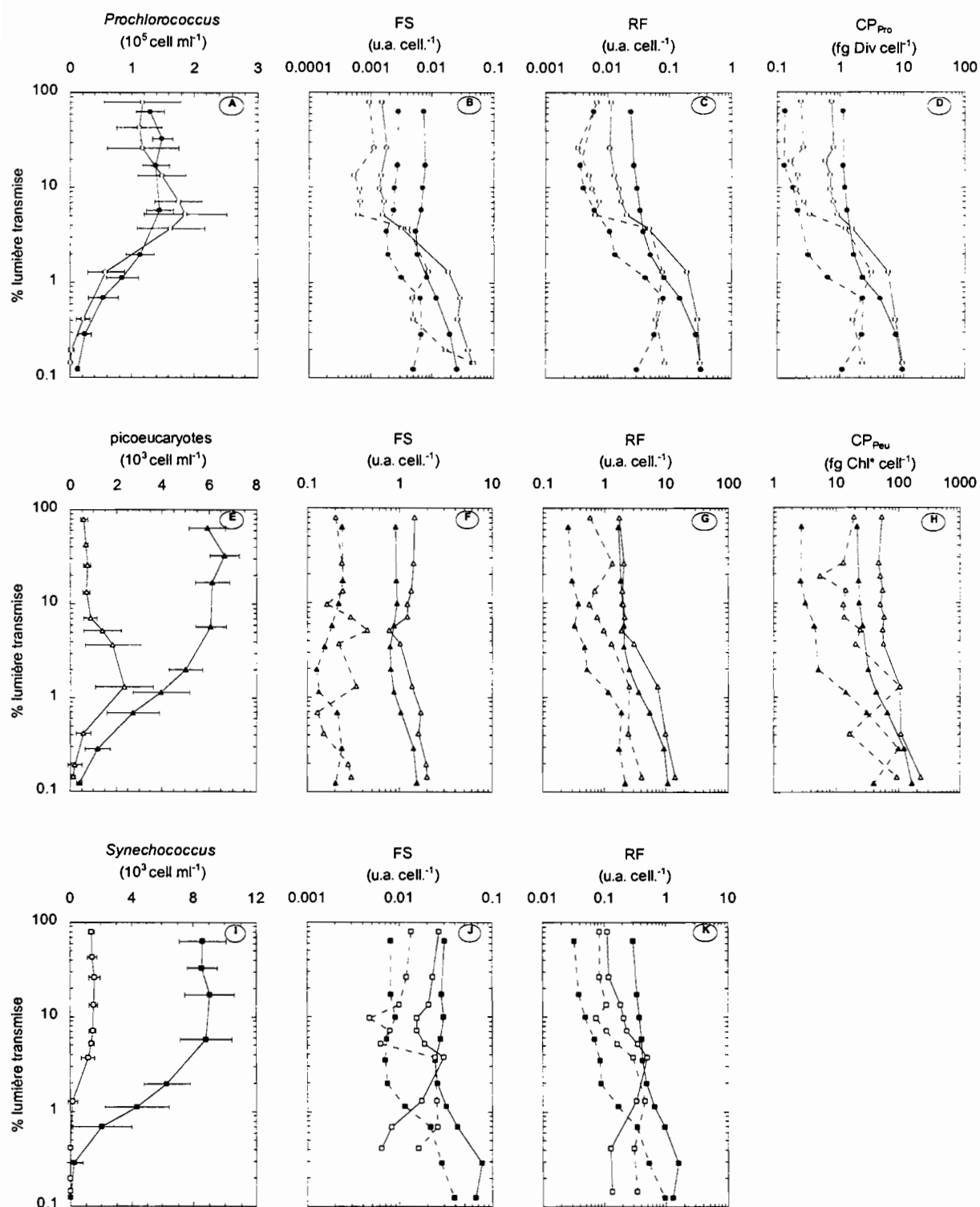


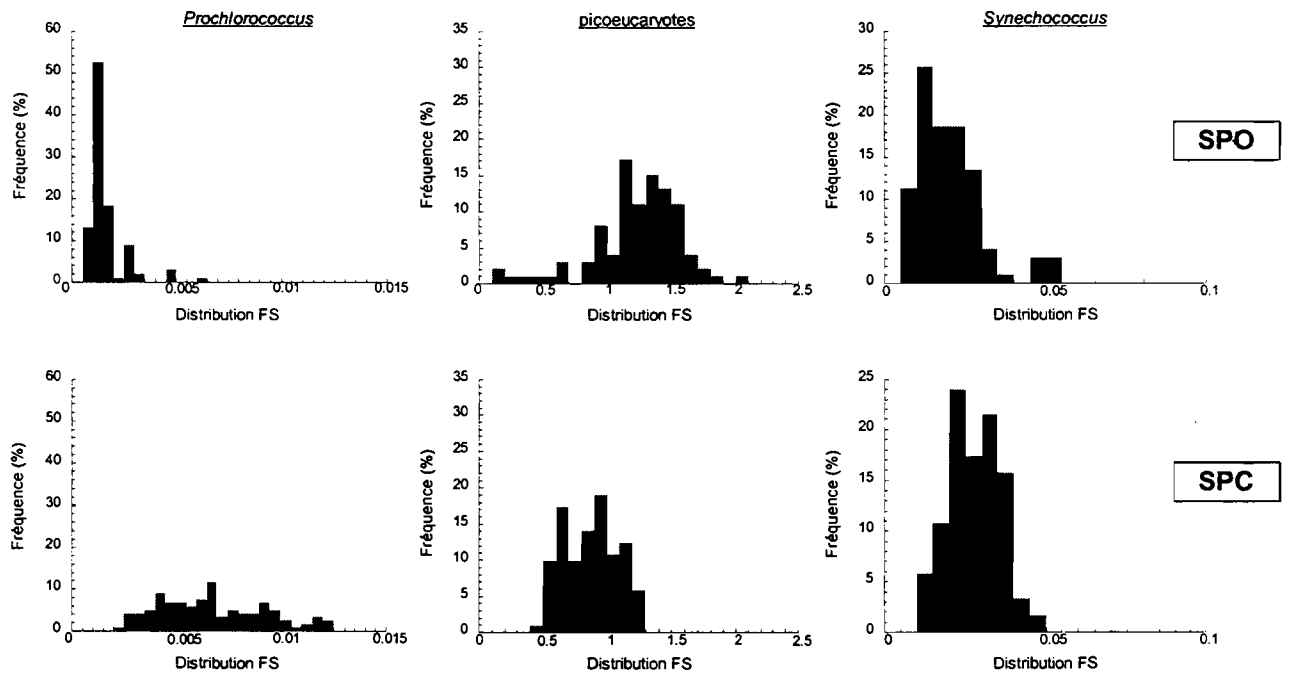
Figure II-14: Comparaison des paramètres issus du cytomètre en flux (abondance, cell ml^{-1} , FS u.a. cell^{-1} , RF u.a. cell^{-1}) et du contenu cellulaire en pigments (CP_{Pro} et CP_{Pau} , fg cell^{-1}) entre les stations SPO (0° 167° E) et SPC (0° 150° W). SPO: symboles vides, SPC: symboles noirs. Les courbes en pointillé correspondent à l'écart type ($\pm 1\sigma$). Les moyennes sont calculées avec les stations de 3, 11 et 19h (HL) dans les deux régimes échantillonnés. Le calcul des contenus cellulaires en pigments est détaillé dans le chapitre 1.

Des variations similaires (sauf pour les *Synechococcus* fortement contraints par la disponibilité en lumière) sont observées lorsque l'on examine les variations d'abondance entre la couche dépourvue en nitrate et la couche sous-jacente riche en nitrate de la station SPO (facteur 0.8 et 3 respectivement pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes).

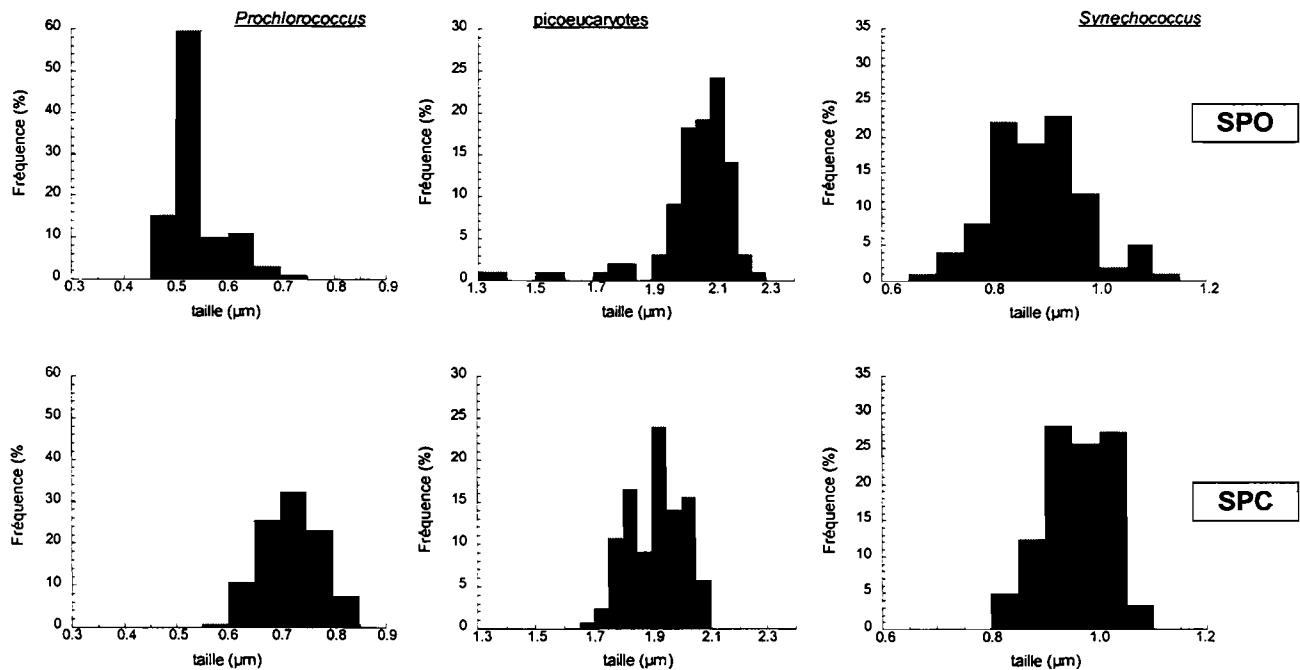
D'après les tableaux 1 et 2 de Blain *et al.* (1997), l'abondance totale en diatomées est 10 fois plus grande dans la couche de mélange du Pacifique Central que dans celle du Pacifique Ouest. Un facteur semblable est obtenu en comparant l'abondance dans la couche dépourvue en nitrate et dans le maximum profond du Pacifique Ouest.

L'apparition de nitrate semble favoriser le développement des picoeucaryotes, des diatomées et, dans la mesure où la quantité de lumière disponible est suffisante, des *Synechococcus*. Indépendamment de la présence ou de l'absence de nitrate, les *Prochlorococcus* dominent largement en terme d'abondance.

Comparons maintenant les caractéristiques cellulaires du picophytoplancton présent dans les couches de mélange des stations SPO et SPC. Pour les procaryotes, les paramètres cellulaires présentent les valeurs les plus élevées dans la couche de mélange de la station SPC. La FS moyenne des *Prochlorococcus* est significativement différente (seuil de risque 5%) d'un site à l'autre, respectivement 0.0016 ± 0.0009 u.a. cell⁻¹ à la station SPO et 0.0067 ± 0.0025 u.a. cell⁻¹ à la station SPC. Cette différence est également suggérée par la distribution des FS des *Prochlorococcus* présentée sur la figure II.15A. En effet, environ 96% des FS des *Prochlorococcus* se distribuent entre 0.0005 et 0.0035 u.a. cell⁻¹ dans la couche dépourvue en nitrate du Pacifique Ouest tandis que seulement 9% dans cette même gamme dans le Pacifique Central. Les *Prochlorococcus* contiennent 1.6 fois plus de divinyl chlorophylle par cellule dans la couche de mélange de la station SPC (CP_{Pro}). Pour les deux autres groupes cellulaires, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes, les différences en terme de FS sont plus faibles. Pour les *Synechococcus*, les FS se distribuent principalement entre 0.01 et 0.03 u.a. cell⁻¹, 76% dans la couche dépourvue en nitrate de la station SPO et 58% dans la couche de mélange de la station SPC. En moyenne dans la couche de mélange, la FS des *Synechococcus* est légèrement plus faible à la station SPO (0.020 ± 0.010 u.a. cell⁻¹) qu'à la station



A



B

Figure II-15: A Distribution de la FS des *Prochlorococcus*, des picoeucaryotes et des *Synechococcus* dans les couches de mélange des stations SPO (0° 167° E, 0-70 m) et SPC (0° 150°W, 0-60 m). En ordonnée est portée la fréquence (%), nombres de mesures comprises dans une classe par rapport au total. Les valeurs des FS utilisées sont celles correspondant aux stations de 3, 11 et 19 (HL). B Distributions en taille des *Prochlorococcus*, des picoeucaryotes et des *Synechococcus* obtenues à partir des FS selon la relation FS-volume définie dans ce travail (se reporter au paragraphe II.B.1).

SPC (0.030 ± 0.008 u.a. cell⁻¹). La fluorescence rouge des *Synechococcus* est 1.5 fois plus grande dans la couche de mélange de la station SPC, ce qui suggère un contenu cellulaire en pigments plus grand à la station SPC (voir chapitre 1). Contrairement aux procaryotes, la FS moyenne des picoeucaryotes est 1.4 fois plus grande dans la couche dépourvue en nitrate de la station SPO, respectivement 1.23 ± 0.34 u.a. cell⁻¹ à la station SPO et 0.87 ± 0.21 u.a. cell⁻¹ à la station SPC. Par ailleurs, le contenu cellulaire en pigments des picoeucaryotes (CP_{Peu}) est environ deux fois plus grand dans la couche pauvre de la station SPO. Cette observation peut paraître contradictoire avec les résultats de fractionnements en taille détaillés plus haut. En effet, bien que le contenu cellulaire en pigments soit plus faible à la station SPC, nous avons observé une augmentation de la contribution de la chlorophylle associée aux picoeucaryotes. Ceci résulte du fait que l'abondance de ces organismes est 5 fois plus grande en valeur intégrée dans la couche de mélange de la station SPC.

Dans la mesure où la loi de dépendance FS-volume (§ II.B.1.1) est la même pour les deux sites, nous pouvons estimer une taille moyenne pour chaque groupe d'algue dans les couches de mélange aux stations SPO et SPC du Pacifique équatorial. La taille moyenne des *Prochlorococcus* se distribue principalement entre 0.45 et 0.6 µm dans la couche pauvre de la station SPO (85%) et entre 0.6 et 0.8 µm à la station SPC (92%) (figure II.15B). Les *Prochlorococcus* auraient un diamètre moyen significativement différent (seuil de risque 5%) d'un site à l'autre, 0.55 ± 0.05 µm dans la couche dépourvue en nitrate de la station SPO et 0.72 ± 0.06 µm dans la couche de mélange de la station SPC. Cette plus grande taille des *Prochlorococcus* à la station SPC rappelle l'augmentation en taille observée dans la couche profonde, riche en nitrate, de la station SPO. Si nous nous rappelons que différentes populations de *Prochlorococcus* ont été identifiées (e.g. Campbell & Vaulot, 1993 ; Sieracki *et al.*, 1995), on peut penser que les *Prochlorococcus* pourraient être différentes en présence et en l'absence de nitrate.

Contrairement aux *Prochlorococcus*, la taille moyenne des picoeucaryotes diffère peu d'un site à l'autre, 2.05 ± 0.16 µm dans la couche pauvre de la station SPO et 1.92 ± 0.09 µm dans la couche de mélange de la station SPC. En regard des écarts types et compte tenu du fait que la FS ne dépend pas uniquement de la taille mais également de la forme de la cellule et qu'elle varie avec l'indice de réfraction (Morel, 1991 ; Stramski *et al.*, 1995), nous n'avons pas effectué de test statistique et nous avons considéré une taille moyenne pour l'ensemble des picoeucaryotes dans les deux sites, $1.97 \pm$

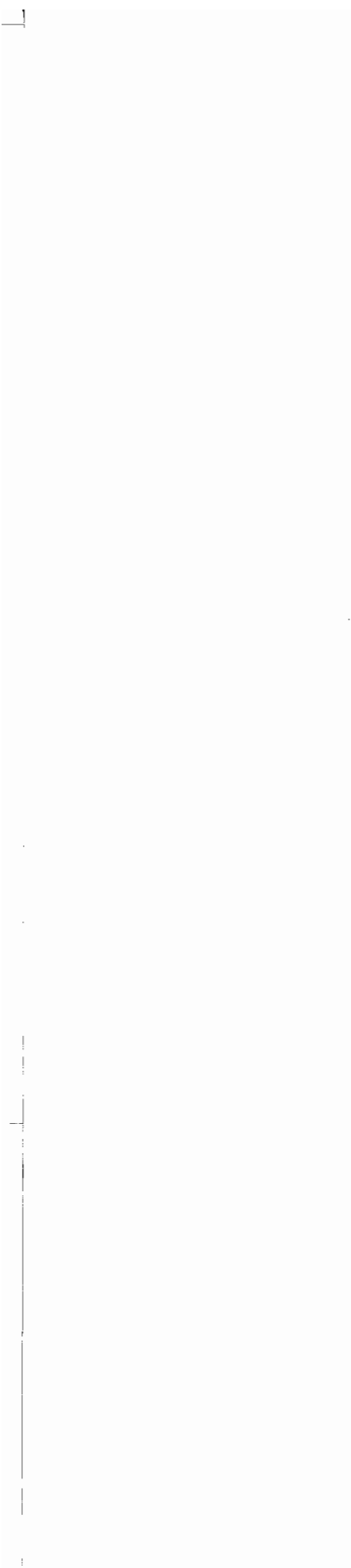
0.14 μm . Indépendamment du site, la taille moyenne des *Synechococcus* se distribue principalement entre 0.8 et 1 μm , 78 % à la station SPO et 71% à la station SPC. La taille moyenne des *Synechococcus* est, selon notre relation, de $0.89 \pm 0.09 \mu\text{m}$ dans la couche pauvre de la station SPO et de $0.96 \pm 0.06 \mu\text{m}$ dans la couche de mélange de la station SPC. Comme pour les picoeucaryotes, en regard des écarts types, nous avons considéré une taille moyenne pour l'ensemble des *Synechococcus* présents dans les deux sites étudiés, $0.94 \pm 0.08 \mu\text{m}$.

En profondeur, au vu des écart types, les paramètres cellulaires moyens ne sont pas différents (Figure II.14) d'un régime à l'autre et ce pour les trois groupes cellulaires. Les populations présentes en profondeur seraient donc semblables dans les deux régimes.

Le Tableau II.3 résume les principaux résultats issus de la comparaison entre les deux régimes.

Tableau II-3: Synthèse de la comparaison entre les stations SPO (0° 167° E) et SPC (0° 150° W) du Pacifique équatorial. % lo : pourcentage de lumière par rapport à la lumière incidente de surface.

PARAMÈTRES	PACIFIQUE OUEST (SANS NO ₃)	PACIFIQUE OUEST (AVEC NO ₃)	PACIFIQUE CENTRAL
% lumière dans le maximum de $\Sigma\text{Chl-a}$		1.3 % lo	1.1 % lo
[$\Sigma\text{Chl-a}$] max ($\mu\text{g l}^{-1}$)		0.38	0.39
% Div-a	65	45	45
% Chl-a < 3 μm	85	80	75
$N_{\text{Pro}}/N_{\text{Syn}}$	95	180	16
$N_{\text{Pro}}/N_{\text{Pey}}$	180	51	25
Contenu cellulaire en pigments (fg.cell ⁻¹)			
surface			
<i>Prochlorococcus</i>	0.74 ± 0.10		1.17 ± 0.08
picoeucaryotes	53 ± 3		23 ± 2
entre 1 et 0.1 % lo			
<i>Prochlorococcus</i>		7.6 ± 2.0	6.0 ± 3.4
picoeucaryotes		149 ± 70	99 ± 55
taille moyenne (μm)			
<i>Prochlorococcus</i>	0.55 ± 0.05		0.72 ± 0.06
<i>Synechococcus</i>	0.94 ± 0.08		0.94 ± 0.08
picoeucaryotes	1.97 ± 0.14		1.97 ± 0.14



II.B. BIOMASSES EN CARBONE

Les biomasses exprimées en nombres de cellules ou en abondance pigmentaire ne sont pas suffisantes pour bien comparer les biomasses relatives réelles des différentes populations du phytoplancton. L'idéal est une mesure de la biomasse en carbone par groupe, c'est ce que nous nous proposons de faire dans cette seconde partie. Tout d'abord nous présentons nos estimations de la taille moyenne des principaux groupes du picophytoplancton présents dans le Pacifique équatorial Ouest et Central (stations SPO, 0° 167° E et SPC, 0° 150° W). Ces estimations nous permettront d'accéder ensuite à un contenu cellulaire en carbone pour chacun des groupes. Nous proposerons alors une estimation des rapports carbone sur chlorophylle et de la biomasse en carbone par classe d'algue et pour l'ensemble de la communauté picophytoplanctonique. Nous verrons que malgré l'analyse grossière de la FS, les résultats sont tout à fait semblables à ceux de la littérature.

II.B.1. TAILLES MOYENNES DU PICOPHYTOPLANCTON

La structure en taille du phytoplancton a été largement étudiée du fait de son importance pour le fonctionnement de l'écosystème (e.g. Malone, 1980). La répartition en taille du phytoplancton est liée à une modification de l'environnement (Eppley *et al.*, 1969 ; Malone, 1980). Deux adaptations évidentes du phytoplancton à son environnement sont : i) la distribution en taille de celui-ci, variable selon la richesse en nitrate (NO_3) (§ II.A.3) et ii) la prédominance de petites cellules suite à une carence en oligo-éléments (par exemple le fer) (§ II.C.2.3). Chisholm (1992) fait une revue de l'importance de la taille du phytoplancton et écrit « ..., *All aspects of the life of a phytoplankton cell are influenced, more or less, by its size* ».

II.B.1.1. Principe et Résultats

Nous savons que la diffusion aux petits angles (FS), paramètre mesuré au cytomètre en flux, varie au cours de la journée en liaison avec la taille des cellules (e.g. Binder *et al.*, 1996 ; article 1 ; § III.A.2.2). A la station SPC, nous avons calculé que la loi de dépendance entre la FS relative et la taille variait en fonction de la puissance 5 du diamètre (d^5 , § III.C.1) et que cette loi était la même pour les trois groupes cellulaires du picophytoplancton. Moyennant l'hypothèse que la relation qui lie les variations de la FS et les variations de taille des cellules est la même que celle qui lie la FS des cellules ($\overline{FS_{cellules}}$) et celle des billes "étalon" ($\overline{FS_{billes}}$) et que cette loi est la même aux stations SPO et SPC, nous estimons une taille moyenne pour les trois groupes cellulaires du picophytoplancton dans les deux régimes échantillonnés (Tableau II.4):

$$\overline{d_{cellules}} = \overline{d_{billes}} \left(\frac{\overline{FS_{cellules}}}{\overline{FS_{billes}}} \right)^{1/\eta} \quad (II.1)$$

$\overline{d_{cellules}}$ = diamètre moyen des *Prochlorococcus* / picoeucaryotes / *Synechococcus*

$\overline{d_{billes}}$ = diamètre moyen des billes étalon = 1.98 μm

η = puissance de la loi FS-taille $\cong 5$ (§ III.C.1)

Tableau II-4: Tailles moyennes estimées pour les *Prochlorococcus* (Pro.), les *Synechococcus* (Syn.) et les picoeucaryotes (Peu.) aux stations Ouest (SPO, 0° 167° E) et Centrale (SPC, 0° 150° W) du Pacifique équatorial.

SPO (0° 167° E)				SPC (0° 150° W)			
0-70 m	Pro.	Syn.	Peu.	0-60 m	Pro.	Syn.	Peu.
$\overline{d_{cellules}}$ (μm)	0.55 $\pm$ 0.05	0.89 $\pm$ 0.09	2.05 $\pm$ 0.16	$\overline{d_{cellules}}$ (μm)	0.72 $\pm$ 0.06	0.96 $\pm$ 0.06	1.92 $\pm$ 0.09
80-150 m				70-120 m			
$\overline{d_{cellules}}$ (μm)	0.89 $\pm$ 0.19		2.15 $\pm$ 0.13	$\overline{d_{cellules}}$ (μm)	0.85 $\pm$ 0.10	0.99 $\pm$ 0.31	2.05 $\pm$ 0.12

Dans les couches de mélange, la dispersion des tailles moyennes estimées est de l'ordre de 10 % autour de la valeur moyenne. Bien que la relation FS-volume soit une relation empirique qui nécessiterait une analyse bio-optique fine, il est intéressant de noter que la variabilité en taille est compatible avec celle que générerait la croissance en taille, liée à la photosynthèse et la diminution en

taille liée à la division cellulaire. En effet, lorsque l'ensemble de la population se divise, ce qui est le cas dans les couches de mélange des stations SPO et SPC (Chapitre 3, Liu, 1995 ; Liu *et al.*, 1997), le volume des cellules avant et après division varie d'un facteur 2, soit un facteur 1.26 en diamètre (Claustre et Gostan, 1987 ; Binder *et al.*, 1996 ; article 1 ; § III.C.1). On fait l'hypothèse que la taille moyenne calculée est représentative d'une taille intermédiaire entre la taille minimale résultante de la division et la taille maximale consécutive à la croissance (avant division). Comme nous le verrons dans le paragraphe III.A.2.2, cette hypothèse est réaliste notamment pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes. La dispersion théorique résultant de la croissance et de la division cellulaire serait de l'ordre de $\pm 13\%$ autour de la taille moyenne intermédiaire, en supposant une croissance continue au cours de la journée.

Les mesures de FS sont non seulement fonction de la taille mais dépendent également de la forme des cellules et varient avec l'indice de réfraction. Etant donné que le contenu cellulaire en pigment ou la fluorescence rouge varient de façon importante entre la couche de mélange et la couche sous-jacente, il n'est pas du tout certain que l'interprétation de la variation de la FS associée à une variation de taille soit vraie en profondeur. Par ailleurs, rappelons que nous pouvons également avoir un changement dans la composition spécifique (Campbell & Vaulot, 1993). Il nous faut donc considérer les tailles moyennes estimées en profondeur avec la plus grande prudence. A la station SPC, les variations de la FS des *Prochlorococcus* sur la verticale sont faibles (§ II.A.2.3), nous considérerons sur toute la colonne d'eau la taille moyenne estimée dans la couche de mélange de la station SPC. A la station SPO, les variations de la FS des *Prochlorococcus* sont significatives sur la verticale (§ II.A.1.3). Par ailleurs, nous avons vu dans le paragraphe II.A.3 qu'en profondeur les valeurs de FS des *Prochlorococcus* ne sont pas différentes d'un site à l'autre. Sur la base de ces observations, nous affecterons aux *Prochlorococcus* présents dans le maximum profond de chlorophylle de la station SPO, la taille moyenne estimée dans la couche de mélange de la station SPC. Nous pouvons noter par ailleurs qu'à la station ALOHA (Hawaii), les variations de la FS entre la couche de surface et la couche profonde conduisent Campbell *et al.* (1994a) à considérer un diamètre moyen pour les *Prochlorococcus* de $0.6\ \mu\text{m}$ dans la couche de mélange et de $0.7\ \mu\text{m}$ en dessous, tailles moyennes semblables à celles que nous avons estimées (Tableau II.5). Les résultats de Sieracki *et al.* (1995)

indiquent également une différence de taille pour les *Prochlorococcus* présents dans la couche de surface pauvre ($0.47 \mu\text{m}$) et ceux présents en profondeur ($0.73 \mu\text{m}$).

Dans le but d'estimer la biomasse en carbone des trois groupes du picophytoplancton, nous affecterons un diamètre moyen de $0.55 \pm 0.05 \mu\text{m}$ et $0.72 \pm 0.06 \mu\text{m}$ pour les *Prochlorococcus*, respectivement en l'absence et en présence de nitrate, de $0.94 \pm 0.08 \mu\text{m}$ pour les *Synechococcus* et de $1.97 \pm 0.14 \mu\text{m}$ pour les picoeucaryotes indépendamment de la présence ou de l'absence de nitrate.

Tableau II-5: Tailles moyennes retenues (μm) pour les *Prochlorococcus*, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes dans le Pacifique équatorial (FLUPAC).

GROUPE CELLULAIRE	DIAMÈTRE MOYEN (μm)
<i>Prochlorococcus</i>	0.55 ± 0.05 (sans NO_3) / 0.72 ± 0.08 (avec NO_3)
<i>Synechococcus</i>	0.94 ± 0.08
picoeucaryotes	1.97 ± 0.14

II.B.1.2. Comparaison des tailles moyennes estimées avec les valeurs publiées

Il est intéressant de noter que malgré la simplification de la relation optique entre la FS et le diamètre (algues et billes), les tailles moyennes estimées ($\overline{d_{\text{cellules}}}$) sont plausibles au regard des indications indiquées dans le Tableau II.6. Ce dernier présente les mesures et les estimations de taille moyenne publiées dans la littérature pour quatre groupes cellulaires, les *Prochlorococcus*, les *Synechococcus*, le picophytoplancton eucaryote et le nanoplancton eucaryote. La taille moyenne du nanoplancton eucaryote n'est donnée qu'à titre indicatif. Comme nous l'avons déjà mentionné, ces cellules ne sont pas analysées au cytomètre en flux et ne seront donc pas prises en compte dans la suite de ce paragraphe. Ajoutons que ces cellules ne représentent pas plus de 30 % de la biomasse dans le Pacifique équatorial (Le Bouteiller, comm. pers.).

Les estimations de taille relevées dans la littérature ont été réalisées sur des populations à toute heure de la journée et en toutes saisons. Les résultats publiés représentent donc une taille

moyenne. En particulier, ces études lissent les variations de taille liées à la croissance photosynthétique des autotrophes (chapitre 3).

Pour les *Synechococcus*, la taille moyenne prise en compte ($0.94\ \mu\text{m}$) est au milieu de la gamme de taille proposée par Morel *et al.* (1993) ($0.81\text{-}1.07\ \mu\text{m}$). Cette valeur est proche de la valeur la plus couramment publiée, $1\ \mu\text{m}$ (Tableau II.6). Notons cependant que cette valeur est plus faible que celle proposée par Claustre *et al.* (1999) obtenue dans le Pacifique Central à l'occasion de la campagne OLIPAC, effectuée trois semaines après notre campagne ($1.2\ \mu\text{m}$).

Pour les picoeucaryotes, la taille moyenne prise en compte est $1.97 \pm 0.14\ \mu\text{m}$. Cette valeur est dans la gamme des valeurs proposées par les études récentes dans le Pacifique Central. A 0° 140° W, DuRand et Olson (1996) et Binder *et al.* (1996) montrent que le phytoplancton eucaryote est principalement constitué de cellules coccoïdes de 1 à $2\ \mu\text{m}$ de diamètre. Une autre population moins abondante est constituée de cellules coccoïdes de 2 à $3\ \mu\text{m}$ de diamètre (DuRand & Olson, 1996 ; Binder *et al.*, 1996). Claustre *et al.* (1999) estiment dans le Pacifique Central un diamètre moyen pour les picoeucaryotes de $2.5\ \mu\text{m}$. En régime oligotrophe (Pacifique Nord Central, station ALOHA), la taille moyenne proposée par Campbell *et al.* (1994a) est de $2.3\ \mu\text{m}$.

Pour les *Prochlorococcus*, nous avons considéré une taille moyenne différente en l'absence ou en présence de nitrate, respectivement $0.55 \pm 0.05\ \mu\text{m}$ et $0.72 \pm 0.06\ \mu\text{m}$. Ces tailles moyennes estimées sont cohérentes avec les valeurs publiées (e.g. $0.54\text{ - }0.67\ \mu\text{m}$, Morel *et al.*, 1993 ; $0.6\text{ - }0.8\ \mu\text{m}$, Chisholm *et al.*, 1988 ; $0.6\text{ - }0.7\ \mu\text{m}$ Campbell *et al.*, 1994a). Le long de 150° W, Claustre *et al.*, (1999) obtiennent une taille de $0.7\ \mu\text{m}$ pour ces organismes. Il est intéressant de noter que nous avons une bonne cohérence entre la distribution en taille des *Prochlorococcus* dans la couche dépourvue en nitrate ($85\ \% < 0.6\ \mu\text{m}$, Figure II.15B) et les observations de J. Neveux (comm. pers.) pour cette même campagne ($\sim 80\ \% \text{ Div-a} < 0.6\ \mu\text{m}$). Cette différence de taille prise en compte avec la présence et l'absence de nitrate est en accord avec Campbell *et al.* (1994a). En effet, à la station ALOHA dans le Pacifique Nord Central, ces auteurs prennent en compte, après analyse des variations de la FS sur la verticale, une taille moyenne de $0.6\ \mu\text{m}$ dans la couche de mélange et de $0.7\ \mu\text{m}$ en dessous, tailles moyennes semblables à celles que nous avons estimées. En mer des Sargasses, Sieracki *et al.* (1995) montrent à l'aide d'une caméra (charge-coupled device, CDD) que le volume des

Tableau II-6: Gamme de taille (μm) des *Prochlorococcus*, *Synechococcus*, picoeucaryotes et du nanophytoplancton eucaryote relevée dans la littérature.

ORGANISMES	DIAMÈTRE (μm)	AUTEURS	MÉTHODES	LIEU ET RÉGIME TROPHIQUE
Procaryotes				
<i>Prochlorococcus</i>	0.6 - 0.8	Chisholm <i>et al.</i> (1988)	filtrations différentielles / cytométrie en flux	Pacifique - Atlantique (mésotrophe et côtier)
<i>Prochlorococcus</i>	0.8	Vaulot <i>et al.</i> (1990)	filtrations différentielles / cytométrie en flux	NO Méditerranée (oligo et côtier)
<i>Prochlorococcus</i>	< 1	Li <i>et al.</i> , (1993)	microscopie	NO Atlantique (mésotrophe)
<i>Prochlorococcus</i> <i>Synechococcus</i>	0.54 -0.67 0.81 -1.07	Morel <i>et al.</i> , (1993)	compteur Coulter	cultures
<i>Prochlorococcus</i> <i>Synechococcus</i>	0.6 - 1	Blanchot & Rodier, (1996)	filtrations différentielles / cytomètre en flux	Pacifique Central (oligo)
<i>Prochlorococcus</i>	< 0.6	Neveux (comm. pers.)	filtrations différentielles / spectrofluorimètre	Pacifique Ouest, FLUPAC (oligo)
<i>Prochlorococcus</i>	0.7	Claustre <i>et al.</i> , (1999)	transmissométrie	Pacifique Central (oligo et mésotrophe)
<i>Synechococcus</i>	0.5-1.0 x 1.0	Johnson & Sieburth (1979)	microscopie	mer des Sargasses et des Caraïbes
<i>Synechococcus</i>	0.9-1.3 x 1.8-2.2 0.8 - 2	Waterbury <i>et al.</i> (1979) ----	microscopie	Golfe Stream (côtier) culture (mer des Sargasses)
<i>Synechococcus</i>	~ 1	Chavez <i>et al.</i> (1990)	microscopie	Pacifique équatorial (mésotrophe)
<i>Synechococcus</i>	< 1	Chisholm (1992) Olson <i>et al.</i> (1990a)	compteur Coulter / cytométrie en flux / fractions de taille	Pacifique - Atlantique (côtier et oligo)
<i>Prochlorococcus</i> <i>Synechococcus</i>	< 1 ~ 1 μm	DuRand & Olson (1996)	microscopie	Pacifique central (mésotrophe et oligo)
<i>Synechococcus</i>	~ 1 μm	Verity <i>et al.</i> (1992)	microscopie	cultures
<i>Synechococcus</i>	1.2	Claustre <i>et al.</i> (1999)	transmissométrie	pacifique Central (oligo et mésotrophe)

Tableau II-6: suite

ORGANISMES	DIAMÈTRE (µm)	AUTEURS	MÉTHODES	LIEU ET RÉGIME TROPHIQUE
Eucaryotes				
picoplancton	~ 3	Blanchot (non publié)	microscopie	Pacifique Ouest et Central (oligo et méso)
	1 - 2	Chavez <i>et al.</i> (1990)	microscopie	Pacifique équatorial (110-140° W méso)
	1 - 2	Eppley <i>et al.</i> (1992)	microscopie	Pacifique central (oligo et méso)
	2.3	Campbell <i>et al.</i> (1994a)	microscopie	NE Pacifique (oligo)
	1 - 2, 2 - 3	Binder <i>et al.</i> (1996) DuRand & Olson (1996)	microscopie (deux populations)	Pacifique central
	< 2 -10 <	Li <i>et al.</i> (1993)	microscopie	NO Atlantique (méso)
	2.5	Claustre <i>et al.</i> (1999)	transmissométrie	Pacifique Central (oligo et méso)
nanoplancton	2 - 13	Verity <i>et al.</i> (1992)	microscopie	cultures
Prymnesiophytes	2 - 5	Eppley <i>et al.</i> (1992)	microscopie	Pacifique équatorial
petits dinoflagellés	4 x 7			(150° W, 16° N, 16° S, oligo et méso)
diatomés	2 x 15			
	8.9	Campbell <i>et al.</i> (1994a)	microscopie	NE Pacifique (oligo)
	2 - 20	DuRand & Olson (1996)	microscopie	Pacifique central (méso)

Prochlorococcus passe de $0.05 \mu\text{m}^3$ ($0.47 \mu\text{m}$ de diamètre) dans la couche de mélange à environ $0.2 \mu\text{m}^3$ ($0.73 \mu\text{m}$ de diamètre) sous 100 m. Ajoutons que Morel *et al.* (1993) notent que la plus petite taille des *Synechococcus* est observée pour les souches issues de régimes oligotrophes. Il est intéressant de noter que les rapports carbone/chlorophylle des *Prochlorococcus* ne sont pas différents d'un régime à l'autre dans la mesure où une taille différente est prise en compte (§ II.B.3.2).

Nous pouvons également ajouter que différents auteurs, lorsqu'ils ont besoin d'une taille moyenne, prennent $0.6 \mu\text{m}$ pour les *Prochlorococcus* et $1 \mu\text{m}$ pour les *Synechococcus* (e.g. Campbell *et al.*, 1994a ; Vaultot *et al.*, 1995 ; Binder *et al.*, 1996 ; Liu *et al.*, 1997).

II.B.2. CONTENU CELLULAIRE MOYEN DU PICOPHYTOPLANCTON EN CARBONE

Du fait de la difficulté de séparer le carbone phytoplanctonique en milieu naturel de celui des détritux, des bactéries et du zooplancton et du fait de la variabilité du rapport carbone/chlorophylle (e.g. Banse, 1977 ; § II.B.3), différents auteurs ont cherché à établir une relation entre le contenu en carbone et le volume cellulaire: Mullin *et al.* (1966), Strathmann (1967), Moal *et al.* (1987) et plus récemment, Verity *et al.* (1992).

Seuls Verity *et al.* (1992) présentent un modèle de régression non linéaire qui semble plus approprié du fait que les cellules plus petites contiennent plus de carbone et d'azote par unité de volume que les plus grosses cellules (figure 4 et 5 de ces auteurs). En comparant la valeur de carbone prédite par les différentes relations, Verity *et al.* (1992) montrent que les autres relations (Mullin *et al.*, 1966 ; Strathmann, 1967 ; Moal *et al.*, 1987) sous-estimeraient de manière significative la densité en carbone des cellules du nanophytoplancton (leur figure 7). Ajoutons d'autre part que seule l'étude de Verity *et al.* (1992) concerne non seulement le nanophytoplancton ($2-20 \mu\text{m}$) mais également le picophytoplancton ($< 2 \mu\text{m}$). Or comme nous l'avons vu dans les paragraphes II.A.1.3 et II.A.2.3, le picophytoplancton représente plus de 70 % de la biomasse totale en pigments aux stations SPO et SPC (pour la fraction $< 3 \mu\text{m}$, Le Bouteiller, comm. pers.).

Ainsi pour les algues qui nous intéressent, le contenu cellulaire en carbone (Cc) du picophytoplancton en liaison avec son biovolume a été calculé à l'aide de l'étude de Verity *et al.* (1992).

Le contenu intracellulaire en carbone en liaison avec la taille est défini par la relation suivante (Verity *et al.*, 1992):

$$Cc = 433 \times (Vc)^{0.863} \quad (II.2)$$

avec Cc = contenu cellulaire en carbone (10^{-15} g C cell⁻¹ = fg C cell⁻¹)

Vc = biovolume (μm^3)

Cette relation établie par Verity *et al.* (1992) concerne des cellules dont le plus petit biovolume est observé pour *Synechococcus bacillaris*, environ $1.3 \mu\text{m}^3$ (soit un diamètre de l'ordre de $1.35 \mu\text{m}$). D'après la littérature (Tableau II.6) et les tailles moyennes que nous avons estimées (Tableau II.5), les diamètres moyens estimés pour les *Prochlorococcus* (0.55 et $0.72 \mu\text{m}$) et les *Synechococcus* ($0.94 \mu\text{m}$) sont respectivement 2 et 1.4 fois plus petits, soit des volumes 10 et 3 fois plus faibles. Appliquer la relation de Verity *et al.* (1992) revient, dans notre cas, à effectuer une extrapolation. Notons que pour *Synechococcus*, ces auteurs proposent un facteur de conversion de $0.47 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$. Considérons une taille moyenne de 0.55 et/ou de $1 \mu\text{m}$ et calculons le contenu en carbone soit par la relation de Verity (Eq. II.2) soit par le facteur de conversion. L'utilisation de la relation de Verity donne un contenu en carbone environ 30 % plus élevé que la valeur obtenue avec le facteur de conversion dans le cas d'une taille moyenne de $0.55 \mu\text{m}$. Pour une taille moyenne de $1 \mu\text{m}$, les contenus en carbone ne sont pas différents avec les deux modes de calcul. Lee et Furhman (1987) ont trouvé que des bactéries hétérotrophes dont la taille varie entre 0.41 et $0.52 \mu\text{m}$ de diamètre, contenaient $20 \text{ fg C cell}^{-1}$, ce qui correspond à un facteur de conversion variant entre 0.27 et $0.56 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$. Pour les *Synechococcus*, Kana et Glibert (1987) utilisent un facteur de $250 \text{ fg C cell}^{-1}$, valeur semblable à celle que nous calculons avec le facteur de conversion de Verity *et al.* (1992) ($204 \pm 52 \text{ fg C cell}^{-1}$, Tableau II.7). Enfin, il faut noter que le facteur de conversion proposé pour les *Synechococcus* ($0.47 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$) par Verity *et al.* (1992) est utilisé dans des études récentes de l'océan Pacifique (Campbell *et al.*, 1994a ; Vaultot *et al.*, 1995 ; Liu *et al.*, 1997). Comme nous le verrons plus loin, les contenus

cellulaires en carbone calculés avec ce facteur de conversion sont dans la gamme de ceux publiés dans la littérature.

En appliquant la relation (pour les picoeucaryotes) et le facteur de conversion (pour les procaryotes) donnés par Verity *et al.* (1992), nous calculons les contenus cellulaires en carbone pour les trois groupes du picophytoplancton (Tableau II.7).

Tableau II-7: Contenus cellulaires moyens en carbone (fg C cell⁻¹) pour les *Prochlorococcus*, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes. Ces contenus sont prédits à partir des diamètres moyens estimés du Tableau II.5.

GROUPE CELLULAIRE	PACIFIQUE ÉQUATORIAL OUEST	PACIFIQUE ÉQUATORIAL CENTRAL
<i>Prochlorococcus</i>	41 ± 11 / 92 ± 23	92 ± 23
<i>Synechococcus</i>	204 ± 52	204 ± 52
picoeucaryotes	1433 ± 264	1433 ± 264

Comparaison des contenus cellulaires Cc estimés avec ceux de la littérature

Le contenu cellulaire en carbone estimé pour les *Prochlorococcus* dans la couche dépourvue en nitrate est dans la gamme de ceux estimés à partir de méthodes différentes. Blanchot et Rodier (1996) obtiennent un contenu cellulaire de 61 fg C *Prochlorococcus*⁻¹ en multipliant le contenu cellulaire en chlorophylle par le rapport C/Chl (55) de Ketchum et Corwin (1965). En culture, Cailliau *et al.* (1996) estiment un contenu cellulaire de 49 fg C *Prochlorococcus*⁻¹ à l'aide d'une régression linéaire associant la variation du carbone organique particulière à la variation d'abondance des *Prochlorococcus*. Notons que d'autres auteurs (e.g. Campbell *et al.*, 1994a ; Vaultot *et al.*, 1995 ; Liu *et al.*, 1997) utilisent également le facteur de conversion (0.47 pg C µm⁻³) de Verity *et al.* (1992) avec une taille moyenne de 0.6 µm soit un contenu cellulaire en carbone de 53 fg C cell⁻¹. La valeur du contenu cellulaire en carbone estimé pour les *Prochlorococcus* présents dans les eaux riches (92 fg C cell⁻¹) est plus élevée que les valeurs proposées dans la littérature. Lors de nos estimations, nous avons considéré un facteur carbone/volume semblable dans les eaux pauvres et les eaux riches en nitrate ce qui, selon Thompson *et al.* (1989 ; 1991), serait imparfait. Nous pouvons noter que pour une taille moyenne de 0.7 µm, semblable à la nôtre, Chavez *et al.* (1996) comme Chavez *et al.* (1991) obtiennent un contenu cellulaire en carbone de 24 fg C cell⁻¹ avec un facteur de conversion de 133 fg C µm⁻³ selon Simon et Azam (1989). Nous voyons ici la limitation de notre estimation des

contenus cellulaires en carbone et la nécessité d'obtenir des facteurs de conversion plus précis. Cependant, comme nous le verrons par la suite, cette valeur utilisée ($92 \text{ fg C } Prochlorococcus^{-1}$) pour le calcul de la biomasse en carbone et de la production primaire des *Prochlorococcus* permet un bon accord avec les résultats de spectrofluorimétrie et de mesure de la production primaire au carbone-14 (§ II.B.4.2 et III.C.2.2). Nous verrons également que les valeurs des rapports carbone/chlorophylle sont réalistes par rapport à celles de la littérature (§ II.B.3).

Pour les *Synechococcus*, le contenu cellulaire que nous calculons est de $204 \text{ fg C cell}^{-1}$, valeur dans la gamme de celles fournies par la littérature. Par exemple, Chavez *et al.* (1996) donnent $94 \text{ fg C cell}^{-1}$, Ishizaka *et al.* (1994) $83 \text{ fg C cell}^{-1}$, Blanchot et Rodier (1996) $104 \text{ fg C cell}^{-1}$, Campbell *et al.* (1994a) $246 \text{ fg C cell}^{-1}$ et Cuhel et Waterbury (1984), $290 \text{ fg C cell}^{-1}$. Les différences proviennent, d'une part de la taille moyenne considérée ($0.94 \mu\text{m}$) comme c'est le cas avec Campbell *et al.* (1994a) et d'autre part du facteur de conversion. Par exemple Chavez *et al.* (1991) utilisent comme facteur de conversion $121 \text{ fg C } \mu\text{m}^{-3}$ selon Iturriaga et Mitchell (1986) et Blanchot et Rodier (1996), $220 \text{ fg C } \mu\text{m}^{-3}$ selon Mullin *et al.* (1966).

Pour les picoeucaryotes, de grandes différences dans les estimations du contenu cellulaire en carbone apparaissent dans la littérature. Avec la relation allométrique de Verity *et al.* (1992), Campbell *et al.* (1994a) et nous mêmes avons prédit respectivement un contenu moyen en carbone de 2100 et de $1433 \text{ fg C cell}^{-1}$ pour des tailles moyennes de 2.3 et $1.97 \mu\text{m}$. Dans le Pacifique tropical Ouest, Blanchot et Rodier (1996) estiment un contenu cellulaire en carbone de $3100 \text{ fg C cell}^{-1}$ pour une taille de $3 \mu\text{m}$. Dans le Pacifique tropical Est et Central, Chavez *et al.* (1996) ont estimé des contenus cellulaires en carbone pour les picoeucaryotes de $495 \text{ fg C cell}^{-1}$. Rappelons que ces auteurs ont également estimé un très faible contenu en carbone pour les *Prochlorococcus*, $24 \text{ fg C cell}^{-1}$.

Notons que les gammes des valeurs des contenus cellulaires en carbone sont d'autant plus grandes que les cellules sont plus grosses. Le calcul de la biomasse relative à chaque groupe cellulaire est directement fonction de la taille moyenne considérée.

II.B.3. RAPPORTS CARBONE/CHLOROPHYLLE : θ^{-1}

Pour les deux groupes majeurs du picophytoplancton, les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes présents dans le Pacifique équatorial, nous disposons de contenus cellulaires en carbone calculés dans le paragraphe précédent (Tableau II.7) et de teneurs en chlorophylle. Il est donc intéressant d'estimer, pour ces deux groupes d'algues et pour l'ensemble de la communauté picophytoplanctonique, les rapports carbone/chlorophylle, appelés θ^{-1} par analogie à l'étude de Cloern *et al.* (1995).

L'intérêt d'une telle estimation est triple:

i) Le calcul des rapports θ^{-1} utilise les pigments mesurés par spectrofluorimétrie, les comptages cellulaires et les contenus cellulaires en carbone calculés précédemment (§ II.B.2). Ils sont donc fonction de la taille moyenne des cellules du phytoplancton prise en compte. Etant donné que nous utilisons dans les deux sites le même facteur de conversion ou la même relation, ces rapports vont donc nous permettre, en premier lieu, de critiquer et/ou de valider nos estimations de tailles moyennes.

ii) Le rapport θ^{-1} pour l'ensemble du phytoplancton présente une très large gamme de variation, 300 en surface et 20 en profondeur (Cloern *et al.*, 1995). La valeur moyenne (55 g C g Σ Chl- a^{-1}) de Ketchum et Corwin (1965) souvent employée (e.g. Blanchot & Rodier, 1996) n'est donc pas adéquate. L'étude de ce rapport par groupe d'algue et pour l'ensemble de la communauté picophytoplanctonique en fonction de la profondeur et pour deux régimes trophiques différents permet d'obtenir des informations supplémentaires sur l'écologie et la physiologie algale à des échelles de temps et d'espace convenables.

iii) L'utilisation des mesures du capteur CZCS ("Coastal Zone Color Scanner") a été développée dans le but d'évaluer la concentration superficielle en pigments phytoplanctoniques (chlorophylle *a* et phéophytine *a*) dans les eaux du large (André, 1992 ; Antoine *et al.*, 1996). Ce satellite évalue la concentration dans les tout premiers mètres de l'océan (André, 1992). Le rapport θ^{-1} fait le lien entre la biomasse en pigments et la biomasse en carbone dans les nombreuses représentations mathématiques qui, par modélisation, utilisent les données satellitaires pour estimer sur de grandes échelles d'espace la production primaire.

Pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes, les rapports θ^{-1} (θ_{Pro}^{-1} et θ_{Peu}^{-1}) sont calculés en divisant leurs biomasses respectives en carbone (calculée en multipliant leur contenu en carbone par l'abondance cellulaire) par leur concentration en chlorophylle *a* (respectivement Div-a et Chl*-a).

$$\theta_{Pro}^{-1} = \frac{N_{Pro} \times Cc_{Pro}}{Div - a} \quad \text{et} \quad \theta_{Peu}^{-1} = \frac{N_{Peu} \times Cc_{Peu}}{Chl^* - a} \quad (III.3)$$

[Chl*-a = chlorophylle *a* associée aux picoeucaryotes (chapitre 1, § I.B.4.3)]

Le rapport θ_{pico}^{-1} du picophytoplancton est estimé en divisant la biomasse en carbone du picophytoplancton (somme des biomasses en carbone des *Prochlorococcus*, des *Synechococcus* et des picoeucaryotes) par la chlorophylle *a* du picophytoplancton ($\Sigma Chl^* - a = Div - a + Chl^* - a$) (Chapitre 1).

$$\theta_{pico}^{-1} = \frac{(N_{Pro} \times Cc_{Pro}) + (N_{Syn} \times Cc_{Syn}) + (N_{Peu} \times Cc_{Peu})}{\Sigma Chl^* - a} \quad (III.4)$$

II.B.3.1. Rapports moyens du picophytoplancton (θ_{pico}^{-1})

Pour pouvoir comparer les rapports moyens du picophytoplancton entre les deux régimes, nous avons effectué un tri dans les données. A la station SPO ont été éliminées, tout d'abord, les stations influencées par le jour de pluie (31, 33, 35). Par ailleurs, ont été écartées les abondances très faibles des *Prochlorococcus* en surface, probablement sous-estimées en raison de la faible fluorescence de ceux-ci notamment aux stations de milieu de journée (e.g. Vaultot & Marie, 1998 ; § II.A.1.2). Par exemple le jour 4 à 20 m, l'abondance des *Prochlorococcus* à la station de 11h est environ 3 fois plus faible que celle mesurée à la station précédente de 3h du matin tandis que l'écart entre les teneurs en Div-a n'est que de 20 %.

Distributions verticales des rapports θ_{pico}^{-1}

La Figure II.16 présente les rapports moyens estimés θ^{-1} des *Prochlorococcus*, des picoeucaryotes et du picophytoplancton sur toute la colonne d'eau (100-0.1 % lo) et dans les deux régimes étudiés. Afin de comparer ces rapports dans les deux situations échantillonnées pour des

conditions semblables de lumière, nous avons porté le pourcentage de lumière disponible au lieu de la profondeur.

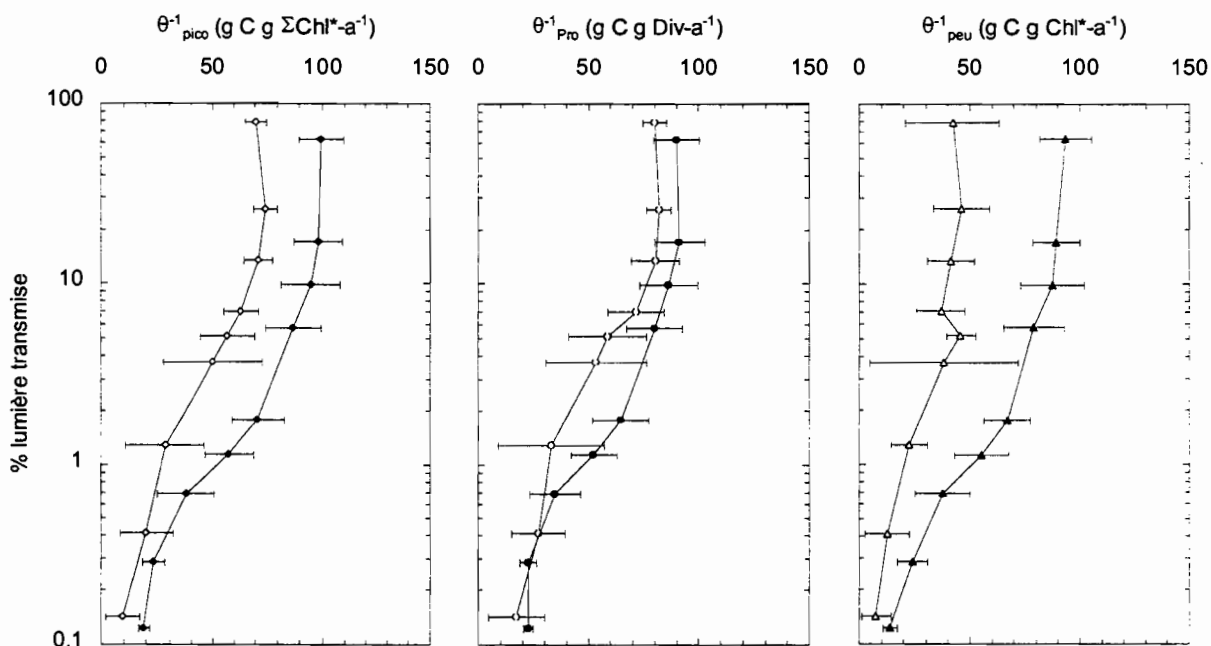


Figure II-16: Profils moyens des rapports θ^{-1} estimés pour le picophytoplancton (θ^{-1}_{pico} , g C g $\Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$), les *Prochlorococcus* (θ^{-1}_{Pro} , g C g $\text{Div} \cdot \text{a}^{-1}$) et les picoeucaryotes (θ^{-1}_{peu} , g C g $\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$) aux stations SPO (0° 167° E, symboles vides, 11 stations) et SPC (0° 150° W, symboles noirs, 17 stations) (voir texte). Les barres indiquent l'intervalle de confiance défini par les limites à plus et moins l'écart type (s).

Indépendamment du régime considéré, les rapports θ^{-1}_{pico} présentent des profils semblables sur la verticale, à savoir des valeurs maximales en surface et minimales au bas de la colonne d'eau. A la station SPO, le rapport varie peu dans la couche dépourvue en nitrate, d'environ 70 en surface à environ 60 g C g $\Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$ à 70 m, puis diminue avec la profondeur pour atteindre une valeur d'environ 10 g C g $\Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$ à 150 m (~ 0.1 % lo), soit une variation sur la verticale d'un facteur 7. Le rapport moyen est de 68 ± 13 g C g $\Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$ dans la couche dépourvue en nitrate et de 33 ± 17 g C g $\Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$ dans le maximum profond de chlorophylle. En valeur intégrée, le rapport θ^{-1}_{pico} est en moyenne de 62 g C g $\Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$ entre 100 et 1 % lo et de 47 g C g $\Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$ entre 100 et 0.1 % lo. A la station SPC, le rapport moyen θ^{-1}_{pico} diminue plus régulièrement avec la profondeur. La valeur maximum observée dans les 20 premiers mètres est de 99 ± 11 g C g $\Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$, la valeur minimum à 120 m (~ 0.1 % lo) est de 19 g C g $\Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$, soit une variation sur la verticale d'un facteur 5. Dans la couche de mélange,

le rapport moyen est de $94 \pm 14 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$. Sur la colonne d'eau, le rapport θ^1_{pico} est en moyenne de $90 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$ entre 100 et 1 % lo et de $65 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$ entre 100 et 0.1 % lo.

De la surface à environ 1 % lo, les rapports moyens du picophytoplancton à la station SPC sont environ 1.5 fois plus grands que ceux estimés à la station SPO. Comme nous le verrons par la suite, ce résultat semble lié aux picoeucaryotes. En profondeur (sous 1 % lo), les différences ne sont plus significatives en regard des écart types. Comparons maintenant nos valeurs à celles publiées pour l'océan Pacifique.

Comparaison des rapports θ^1_{pico} avec les valeurs publiées dans le Pacifique

Les valeurs de θ^1_{pico} estimées dans le Pacifique équatorial sont dans la gamme de celles présentées dans la littérature pour le phytoplancton.

Dans le Pacifique tropical et subtropical Ouest, Furuya (1990) estime une valeur moyenne pour l'ensemble du phytoplancton présent de 93 ± 44 à 10 m et de $52 \pm 15 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl} \cdot \text{a}^{-1}$ dans le maximum profond de chlorophylle. Pour la seule région équatoriale, cet auteur obtient une valeur moyenne de 86 ± 59 à 10 m et de $55 \pm 9 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl} \cdot \text{a}^{-1}$ dans le maximum profond de chlorophylle (~ 75 m). Notons que les écart types sont importants, suggérant une grande variabilité du rapport θ^1 . A la station ALOHA dans le Pacifique Nord Central, Campbell *et al.* (1994a) ont estimé un rapport moyen de $128 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl} \cdot \text{a}^{-1}$ pour la couche de mélange et de $40 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl} \cdot \text{a}^{-1}$ dans le maximum profond de chlorophylle (~110 m). Leur rapport moyen θ^1 sur la couche de mélange est nettement plus élevé que le nôtre avec des valeurs très variables s'étalant entre 60 et $240 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl} \cdot \text{a}^{-1}$ (leur figure 4). Nos valeurs varient entre 35 et $101 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl} \cdot \text{a}^{-1}$ pour la couche de mélange. Compte tenu de cette variabilité, il est difficile de conclure que nos rapports diffèrent de ceux de Campbell *et al.* (1994a). Il faut également noter que les tailles prises en compte pour le calcul de la biomasse en carbone peuvent expliquer ces différences. En effet si nous avons pris les mêmes tailles (0.6, 1 et $2.3 \mu\text{m}$ respectivement pour les *Prochlorococcus*, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes) que ces auteurs, nous aurions obtenu un rapport moyen θ^1_{pico} de $89 \pm 18 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$ dans la couche de mélange avec des valeurs variant entre 46 et $133 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$.

Dans le Pacifique Est et Central ($5^\circ \text{ N} - 5^\circ \text{ S}$, 150° W à 110° W), Chavez *et al.* (1991) présentent des rapports moyens pour le phytoplancton variant entre 57 et $81 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl} \cdot \text{a}^{-1}$ dans les 60 premiers

mètres de la colonne d'eau. A 0° 150° W, nos rapports $\theta_{\text{pico}}^{-1}$ varient entre 80 et 125 g C g $\Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$ pour les eaux de surface, gamme de variation semblable à celle de Chavez *et al.* (1996) (entre 80 et 120 g C g $\Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$ pour les eaux de surface du Pacifique Central).

Les rapports $\theta_{\text{pico}}^{-1}$ prédits à la station SPC et en profondeur à la station SPO sont cohérents avec les valeurs issues de la littérature (Furuya, 1990 ; Chavez *et al.*, 1991 ; Campbell *et al.*, 1994 ; Chavez *et al.*, 1996). Dans la couche de mélange de la station SPO, les rapports prédits semblent plus faibles bien que la grande variabilité des rapports θ^{-1} publiés pour le phytoplancton ne nous permette pas de conclure. Puisque les teneurs en chlorophylle *a* sont mesurées, ceci suggère que l'estimation des biomasses en carbone est correcte. Etant donné que le rapport $\theta_{\text{pico}}^{-1}$ est obtenu à partir des *Prochlorococcus*, des *Synechococcus* et des picoeucaryotes, nous ne pouvons pas en conclure que nos estimations de taille sont correctes. Il nous faut maintenant examiner en détail les rapports θ^{-1} par groupe d'algue pour conclure.

II.B.3.2. Rapports θ^{-1} par groupe d'algue

Distributions verticales des rapports θ_{Pro}^{-1} et θ_{Peu}^{-1}

Rappelons que les rapports θ_{Pro}^{-1} ont été estimés en considérant une taille moyenne de $0.55 \mu\text{m}$ dans la couche dépourvue en nitrate de la station SPO et de $0.72 \mu\text{m}$ à la station SPC et la couche profonde de la station SPO. Pour les picoeucaryotes et les *Synechococcus*, les tailles moyennes prises en compte sont respectivement de 1.97 et $0.94 \mu\text{m}$ dans les deux régimes. Les rapports moyens par groupe d'algue sont présentés sur la Figure II.16.

Comme pour le picophytoplancton, les valeurs maximales des rapports sont obtenues en surface et les valeurs minimales au bas de la couche euphotique. A la station SPO, les rapports θ_{Pro}^{-1} sont relativement constants de la surface à environ 60 m (7 % lo) avec une valeur moyenne de 80 ± 13 g C g Div $\cdot \text{a}^{-1}$, puis diminuent régulièrement pour atteindre une valeur de 17 ± 7 g C g Div $\cdot \text{a}^{-1}$ à 150 m (0.1 % lo). Pour l'ensemble de la colonne d'eau (0-150 m), le rapport moyen θ_{Pro}^{-1} est de l'ordre de 54 g C g Div $\cdot \text{a}^{-1}$. Pour les picoeucaryotes, les rapports sont relativement constants de la surface à 80 m (~ 4 % lo) avec une valeur moyenne de 42 ± 15 g C g $\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$ puis diminuent pour atteindre

8 ± 5 g C g Chl^{*}-a⁻¹ à 150 m. Si les variations sur la verticale sont du même ordre de grandeur (~ 5) que pour les *Prochlorococcus*, il faut cependant noter que les rapports θ_{Pro}^{-1} sont, sur toute la colonne d'eau, 1.7 fois plus grands que les rapports θ_{Peu}^{-1} .

A la station SPC, les rapports θ_{Pro}^{-1} sont constants de la surface à 30 m (~ 10 % lo) (90 ± 12 g C g Div-a⁻¹) puis diminuent et sont minimum à 120 m (0.1 % lo) avec une valeur moyenne de 22 ± 2 g C g Div-a⁻¹. Pour la couche 0-120 m, le rapport moyen θ_{Pro}^{-1} est de 58 g C g Div-a⁻¹. Pour les picoeucaryotes, nous observons des variations similaires. Dans la couche 0-30 m, les rapports θ_{Peu}^{-1} varient peu et sont en moyenne de 91 ± 12 g C g Chl^{*}-a⁻¹. A 120 m, les rapports moyens θ_{Peu}^{-1} sont de 14 ± 3 g C g Chl^{*}-a⁻¹. A cette station, les rapports moyens des *Prochlorococcus* et des picoeucaryotes sont du même ordre de grandeur contrairement à ce que nous avons observé à la station SPO.

Comparaison des rapports θ_{Pro}^{-1} et θ_{Peu}^{-1} avec ceux de la littérature

Dans l'Atlantique Nord Est, les valeurs de biomasse en carbone des *Prochlorococcus* (calculées avec $Cc = 53$ fg C cell⁻¹) et de Div-a présentées dans les tableaux 3 et 4 de Partensky et al. (1996) nous ont permis de calculer des rapports θ_{Pro}^{-1} pour l'ensemble de la colonne d'eau. Ces rapports varient entre 46 et 73 fg C g Div-a⁻¹ pour les stations oligotrophes des stations EUMELI 3, 4 et 5 et sont d'environ 60 g C g Div-a⁻¹ pour les stations MO (Mésotrophe-Oligotrophe). Ces valeurs sont semblables à celles présentées ci-dessus. Pour les stations typiquement mésotrophes de l'Atlantique tropical Nord Est, les rapports θ_{Pro}^{-1} varient entre 35 et 66 g C g Div-a⁻¹.

Il est intéressant de noter que pour les *Prochlorococcus*, les rapports θ_{Pro}^{-1} en moyenne sur la colonne d'eau sont tout à fait semblables à celui donné par Ketchum et Corwin (1965) pour l'ensemble du phytoplancton (55 g C g Σ Chl-a⁻¹). C'est également vrai pour les picoeucaryotes présents à la station SPC, ça l'est moins à la station SPO.

Interprétation

Il est intéressant de noter que les variations des rapports θ_{Pro}^{-1} sur la verticale (facteur 5) sont semblables dans les deux régimes. Un résultat similaire est observé pour les picoeucaryotes. Ces

variations traduisent la photoadaptation des cellules à l'éclairement ambiant, photoadaptation que nous avons déjà évoquée (§ II.A.1.3 et II.A.2.3). A la station SPC, les rapports θ^{-1}_{Pro} et θ^{-1}_{Peu} sont homogènes de la surface à 30 m (~ 10 % lo). A la station SPO, les rapports θ^{-1}_{Pro} sont homogènes de la surface à 40 m (~13 % lo). Pour les picoeucaryotes, le profil est plus bruité. Cette homogénéité des rapports en surface dans les deux régimes met en évidence un mélange vertical plus rapide que la photoadaptation.

A la station SPO, le deuxième jour est caractérisé par une couverture nuageuse importante. Les rapports θ^{-1}_{Pro} et θ^{-1}_{Peu} influencés par ce jour de pluie correspondent aux stations de 11 et 19h le jour 2 (stations 31 et 33) et à la station de 3h le jour 3 (station 35). Pour ces trois stations, les rapports θ^{-1}_{Pro} et θ^{-1}_{Peu} sont en moyenne sur toute la couche homogène environ 1.3 fois plus faibles que ceux du jour précédent, indiquant une adaptation dès 11h du matin à un changement de l'éclairement ambiant.

En regard des écarts types, les rapports θ^{-1}_{Pro} ne sont pas différents entre les deux régimes sur toute la colonne d'eau et sont semblables aux valeurs publiées pour le phytoplancton (§ II.B.3.1). Ces observations nous permettent d'avoir une certaine confiance dans nos estimations de taille moyenne et confirment la plus faible taille des *Prochlorococcus* dans la couche dépourvue en nitrate de la station SPO. Notons cependant qu'entre 5 et 1 % lo (40-70 m à la station SPC et 70-100 m à la station SPO), un écart important mais non significatif est noté entre les rapports θ^{-1}_{Pro} . Une explication plausible serait l'apparition d'une deuxième population de *Prochlorococcus* au sommet de la nitracline à la station SPO comme nous l'avons déjà suggéré. C'est en effet entre 70 et 100 m que les paramètres cellulaires (FS et RF) des *Prochlorococcus* varient le plus (§ II.A.1.2). Or nous avons considéré une taille moyenne de 0.55 μ m jusqu'à 80 m. Il est donc possible que nous ayons sous-estimé le contenu cellulaire en carbone pour une partie des *Prochlorococcus* entre 70 et 100 m. C'est également dans cette couche que la variabilité des paramètres moyens (abondance et pigments) est la plus grande.

A la station SPC, les rapports θ^{-1}_{Peu} sont semblables aux rapports θ^{-1}_{Pro} et aux valeurs publiées dans la littérature, ce qui suggère que l'estimation de taille des picoeucaryotes dans le Pacifique Central serait correcte. Sous 1 % lo, les écarts types associés aux rapports moyens à la station SPO ne nous permettent pas de conclure quant à une différence entre les deux régimes. De la surface à environ 1 % lo, les rapports θ^{-1}_{Peu} diffèrent d'un facteur 2 entre les deux régimes. Nous avons

précédemment vu qu'à la station SPO, les picoeucaryotes ont des contenus cellulaires en pigments deux fois plus élevés que dans le Pacifique Central. Pourquoi ces cellules contiendraient-elles plus de chlorophylle sans contenir plus de carbone? Nous avons très probablement affaire à des populations différentes du picophytoplancton (§ II.A.1.3) possédant un rapport carbone/chlorophylle dépendant de l'espèce. Cette question met l'accent sur la nécessité de mesures directes de la taille et des contenus cellulaires en carbone. On voit par ailleurs, l'importance d'étudier la diversité spécifique du picophytoplancton et de déterminer les rapports carbone/chlorophylle d'organismes représentatifs du milieu.

II.B.4. BIOMASSE EN CARBONE DU PICOPHYTOPLANCTON

Nous proposons maintenant une estimation de la biomasse en carbone par classe d'algue et pour l'ensemble du picophytoplancton. Pour chacun des groupes, la biomasse en carbone est obtenue en multipliant le contenu cellulaire moyen en carbone par l'abondance moyenne du groupe considéré. Rappelons que la biomasse en pigments du phytoplancton dont la taille est supérieure à 3 μm représente en moyenne 18 et 27 %, respectivement aux stations SPO et SPC (Le Bouteiller, comm. pers.). La biomasse correspondante en carbone n'est pas estimée.

« ..., the importance of phytoplankton carbon as a key parameter in oceanic biogeochemical studies (including models where it is a key parameter) makes essential the improvements of methods allowing its accurate assessment at sea. » (Claustre & Marty, 1995).

II.B.4.1. Valeurs intégrées de la biomasse en carbone du picophytoplancton

Etant donné que la taille prise en compte pour les picoeucaryotes et les *Synechococcus* est la même dans les deux régimes, les variations de biomasse d'un régime à l'autre, si elles existent, seront uniquement liées à celles de l'abondance cellulaire. Pour les *Prochlorococcus*, nous avons vu dans le paragraphe II.A.3 que l'abondance ne variait quasiment pas d'un site à l'autre. Les variations de la biomasse en carbone entre les deux régimes résulteront donc uniquement de la différence de taille prise en compte (0.55 et 0.72 μm).

Pour les *Prochlorococcus*, la biomasse en carbone varie d'un facteur 1.3 entre la couche dépourvue en nitrate (0-70 m) de la station Ouest (SPO, 0° 167° E) et la couche correspondante en

terme de pourcentage de lumière transmise (0-40 m) de la station du Pacifique Central (SPC, 0° 150° W), respectivement 414 à 525 mg C m⁻². Des variations du même ordre de grandeur sont obtenues pour la divinyl chlorophylle (facteur 1.3). En valeur intégrée sur la colonne d'eau où la photosynthèse s'effectue (100-0.1 % Io) la biomasse en carbone des *Prochlorococcus* varie de 777 mg C m⁻² à la station SPO à 1032 mg C m⁻² à la station SPC, soit une variation d'un facteur 1.3 également.

Les *Synechococcus* ne représentent qu'une faible part de la biomasse en carbone dans les deux régimes, 27 mg C m⁻² à la station SPO et 127 mg C m⁻² à la station SPC (100-0.1 % Io). Notons néanmoins que de la station SPO à la station SPC, la biomasse en carbone des *Synechococcus* est multipliée par 5.

Dans les 40 premiers mètres, la biomasse en carbone des picoeucaryotes est multipliée par 10 lorsque l'on passe de la station SPO à la station SPC. En valeur intégrée (100-0.1 % Io), leur biomasse en carbone est environ 3 fois plus importante à la station SPC. Elle varie de 220 mg C m⁻² à la station SPO à 736 mg C m⁻² à la station SPC.

En valeur intégrée sur toute la colonne d'eau (100-0.1 % Io), la biomasse totale picophytoplanctonique en carbone est environ 2 fois plus importante dans l'upwelling équatorial, 1895 contre 1024 mg C m⁻² à la station SPO.

II.B.4.2. Contributions des 3 groupes à la biomasse en carbone du picophytoplancton

A la station SPO, les *Prochlorococcus* dominent la couche dépourvue de nitrate en terme de biomasse en carbone (80 ± 2 % en moyenne) (Figure II.17). Dans le maximum profond de chlorophylle, la biomasse se distribue entre les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes (respectivement 67 ± 5 % et 32 ± 6 %). Ce résultat coïncide avec l'augmentation en abondance des picoeucaryotes (§ II.A.1.2). Sous le maximum profond de chlorophylle (> 120 m), les picoeucaryotes prédominent en terme de biomasse en carbone (61 %). Il est intéressant de noter que la contribution de la Div-a à la chlorophylle a picophytoplanctonique (ΣChl^a-a) présente des valeurs semblables, environ 76 % dans la couche dépourvue en nitrate et 63 % dans le maximum profond de chlorophylle.

A la station SPC, les biomasses en carbone se distribuent de façon monotone sur toute la colonne d'eau étudiée (0-120 m) entre les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes, respectivement 55 % et 38 %. En terme de pigment, la Div-a représente 58 % de ΣChl^a-a. Il est intéressant de noter

que la contribution des *Prochlorococcus* et des picoeucaryotes dans le maximum profond de chlorophylle et dans l'upwelling équatorial sont semblables.

Bien que l'abondance des *Synechococcus* soit voisine de celle des picoeucaryotes, leur contribution à la biomasse en carbone du picophytoplancton est faible, 3 % à la station SPO et 7 % à la station SPC.

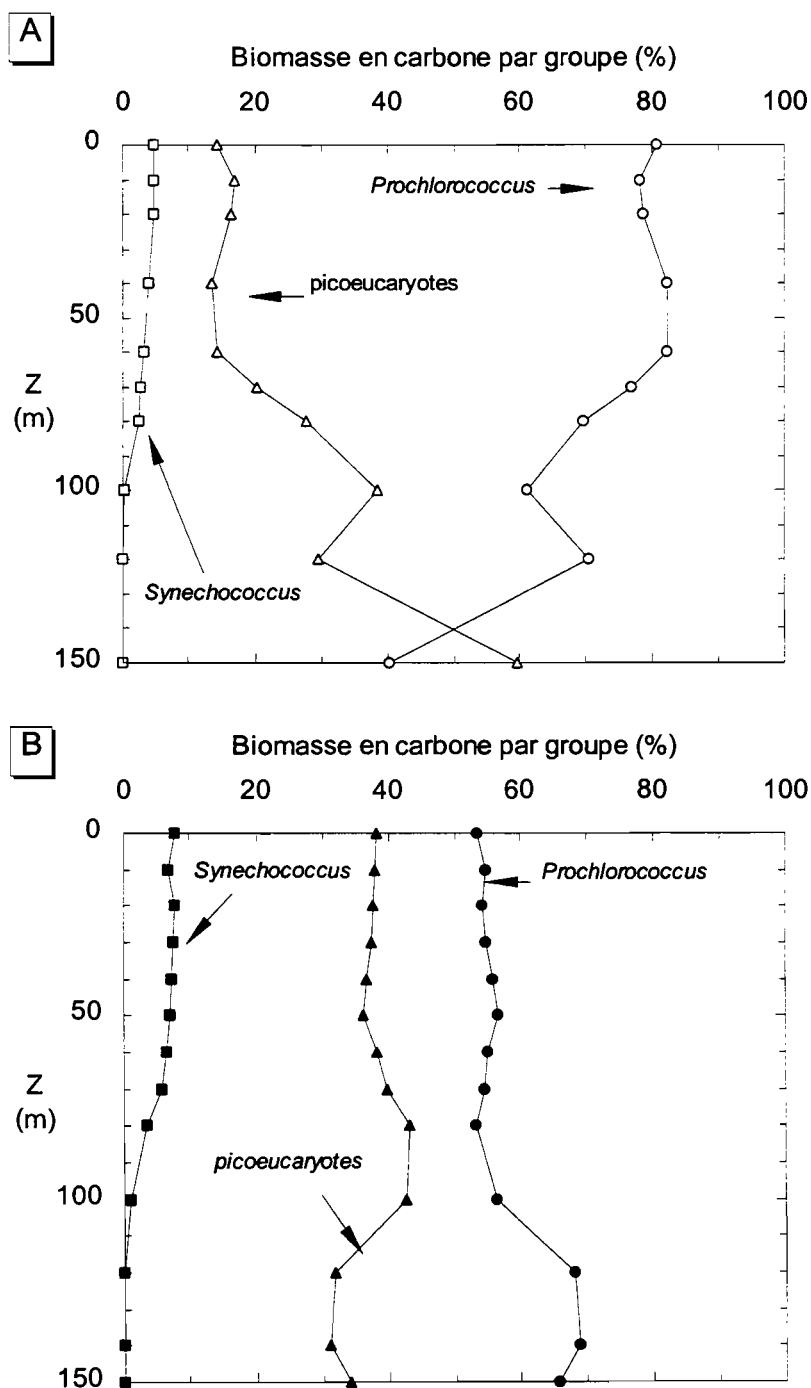


Figure II-17: Contributions (%) de la biomasse en carbone des *Prochlorococcus*, des *Synechococcus* et des picoeucaryotes à la biomasse en carbone du picophytoplancton aux stations SPO (A, 0° 167° E) et SPC (B, 0° 150° W).

II.B.4.3. Influence de la taille sur les contributions des 3 groupes cellulaires

Etant donné que les *Synechococcus* ne représentent qu'une faible fraction de la biomasse picophytoplanctonique en carbone, la sensibilité des contributions à la biomasse picophytoplanctonique totale en carbone n'est examinée ici que pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes.

A la station SPO, si nous avons considéré une taille moyenne de 0.6 μm sur toute la colonne d'eau au lieu de 0.55 μm , la contribution relative des *Prochlorococcus* aurait été de 78 % au lieu de 76 %, et de 19 au lieu de 21 % pour les picoeucaryotes, soit des variations de 2 %. Si nous avons considéré une taille moyenne pour les picoeucaryotes de 2.3 μm comme Campbell *et al.* (1994a) au lieu de 1.97 μm , les contributions respectives des *Prochlorococcus* et des picoeucaryotes auraient été de 69 et 29 % au lieu de 76 et 21 %, soit des variations de 7 et 8 %.

A la station SPC, si nous avons considéré 0.6 μm au lieu de 0.72 μm , la contribution relative des *Prochlorococcus* aurait été de 42 au lieu de 55 % et celle des picoeucaryotes de 50 au lieu de 38 %, soit des variations de l'ordre de 10 %. Si nous avons considéré une taille moyenne de 2.3 μm au lieu de 1.97 μm pour les picoeucaryotes, nous aurions obtenu en terme de contributions relatives, 46 et 48 % respectivement pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes.

Malgré les incertitudes sur la taille, retenons que le carbone des *Prochlorococcus* contribue majoritairement au carbone picophytoplanctonique dans les eaux dépourvues en nitrate (> 60 %), tandis que dans les eaux où le nitrate est présent le carbone picophytoplanctonique se distribue entre les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes.

II.B.4.4. Comparaison avec les valeurs issues de la littérature

La comparaison de la contribution relative des trois groupes cellulaires avec les résultats publiés doit prendre en compte les différents éléments du calcul de la biomasse en carbone (relation carbone-volume cellulaire). Rappelons que cette biomasse en carbone concerne uniquement le picophytoplancton.

Régimes de type oligotrophe

Si de nombreux auteurs notent une nette dominance en nombre des *Prochlorococcus* dans les régimes oligotrophes (eg. Li & Wood, 1988 ; Olson *et al.*, 1990b ; Vaultot *et al.*, 1990, Campbell *et al.*, 1994a ; Blanchot & Rodier, 1996), la contribution de ce groupe à la biomasse totale en carbone fluctue selon les régions étudiées. A 0° 165° E, Blanchot et Rodier (1996) estiment pour la colonne 0-160 m, des contributions de 54, 1 et 45 %, respectivement pour les *Prochlorococcus*, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes (avec 61 fg C *Prochlorococcus*⁻¹, 104 fg C *Synechococcus*⁻¹ et 3110 fg C picoeucaryotes⁻¹). Veldhuis et Kraay (1993) et Campbell et Vaultot (1993) montrent que lorsque l'abondance cellulaire des *Prochlorococcus* est de l'ordre de $2 \cdot 10^5$ cellules.ml⁻¹, la biomasse en carbone et la productivité de ce groupe deviennent significatives et même dominantes. En effet, dans le Pacifique Nord Central, à la station ALOHA (22°45N, 158° W), près d'Hawaïi, le picophytoplancton est fortement dominé par les *Prochlorococcus* en terme d'abondance cellulaire ($\sim 2 \cdot 10^5$ cell.ml⁻¹ en surface et subsurface). La biomasse en carbone se distribue entre les *Prochlorococcus* (67 %), les *Synechococcus* (4 %) et les picoeucaryotes (28 %). Ces résultats sont confirmés par une contribution d'environ 70 % de la divinyl chlorophylle a à la chlorophylle totale (Letelier *et al.*, 1993). Ces derniers résultats sont directement comparables aux nôtres puisque les mêmes méthodes de calcul ont été utilisées. Ces auteurs obtiennent en valeur intégrée sur 0-200 m une biomasse totale en carbone pour le picophytoplancton de 1435 mg C m⁻². Pour des conditions environnementales proches (pas de nitrate en surface, $\sim 2 \cdot 10^5$ *Prochlorococcus* ml⁻¹), nous avons obtenu 1024 mg C m⁻² sur 0-150 m et une contribution de 76 % à la biomasse picophytoplanctonique totale en carbone. Les différences proviennent du diamètre utilisé pour les trois groupes cellulaires (0.55 et 0.72 pour les *Prochlorococcus*, 0.94 µm pour les *Synechococcus* et 1.97 pour les picoeucaryotes (respectivement 0.6, 1 et 2.3 µm par ces auteurs). Si nous considérons les tailles moyennes de Campbell *et al.* (1994a), nous obtenons alors 1256 mg C m⁻² et une contribution de 71 % des *Prochlorococcus* et de 26 % des picoeucaryotes à la biomasse picophytoplanctonique totale en carbone. Dans l'Atlantique tropical Nord Est, Partensky *et al.* (1996) ont estimé une biomasse en carbone sur la colonne d'eau (0-200 m) pour chacun des trois groupes du picophytoplancton en considérant des contenus cellulaires en carbone de 53, 250 et 2108 fg C cell⁻¹ d'après Campbell *et al.* (1994a). En régime oligotrophe, les contributions varient entre 58 et 76 % pour les *Prochlorococcus*, entre 4 et 5 % pour les

Synechococcus et entre 21 et 38 % pour les picoeucaryotes. Sur 0-150 m, nous obtenons des contributions semblables, à savoir 76, 3 et 21 % respectivement pour les *Prochlorococcus*, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes.

Régimes de type mésotrophe

Dans le Pacifique tropical, à 10° S 165° E, Blanchot et Rodier (1996) estiment une contribution à la biomasse picophytoplanctonique en carbone de 29 % pour les *Prochlorococcus*, de 3 % pour les *Synechococcus* et de 68 % pour les picoeucaryotes (avec respectivement 61, 104 et 3110 fg C cell⁻¹). Dans l'Atlantique tropical Nord Est, Partensky *et al.* (1996) utilisent les contenus cellulaires en carbone proposés par Campbell *et al.* (1994a). Pour les stations MO, les contributions des *Prochlorococcus*, des *Synechococcus* et des picoeucaryotes à la biomasse picophytoplanctonique en carbone varient respectivement entre 44 et 63 %, entre 3 et 17 % et entre 34 et 39 %. Aux stations dites mésotrophes, les contributions varient entre 1 et 16 % pour les *Prochlorococcus*, 41 et 71 % pour les *Synechococcus* et entre 27 et 46 % pour les picoeucaryotes. En terme d'abondance cellulaire, les stations MO sont plus proches de notre station du Pacifique Central que les stations mésotrophes (§ II.A.2.3).

Nos estimations montrent une bonne cohérence avec les valeurs publiées. L'ensemble des observations réalisées en milieux oligotrophes présentent une nette dominance des *Prochlorococcus* au sein de la biomasse en carbone du picophytoplancton. La contribution de ce groupe à la biomasse picophytoplanctonique varie entre 60 et 80 % selon les contenus cellulaires pris en compte. Dans le Pacifique mésotrophe, la biomasse picophytoplanctonique en carbone semble se distribuer entre les picoeucaryotes et les *Prochlorococcus*. Indépendamment du régime, oligotrophe ou mésotrophe, les *Synechococcus* ne représentent qu'une fraction mineure de la biomasse en carbone du picophytoplancton.

II.C. PRODUCTIONS PRIMAIRES TOTALE, NOUVELLE, RÉGÉNÉRÉE

Après avoir analysé la constitution et les propriétés du phytoplancton présent dans le Pacifique équatorial, nous avons pu estimer la biomasse en carbone des principaux groupes. Il est maintenant intéressant de déterminer le rôle du phytoplancton dans le cycle biogéochimique de cet élément. Dans le phytoplancton, le rapport de composition C/N est de l'ordre de 6.6 (rapport de Redfield, 16 atomes d'azote pour 106 atomes de carbone). Dans le milieu marin, le carbone est généralement présent en quantité suffisante pour assurer la demande du phytoplancton. Par contre, l'azote minéral dissous est souvent limitant dans les milieux océaniques du large. Dugdale et Goering (1967) distinguent deux types de production selon la source azotée utilisée pour la croissance phytoplanctonique. La première est basée sur l'assimilation d'azote allochtone, c'est-à-dire injecté depuis l'extérieur dans la zone euphotique principalement par des processus physiques, (diffusion verticale, advection) et est appelée **production nouvelle**. Elle est principalement associée à l'utilisation de nitrates. La seconde est basée sur l'assimilation de composés azotés autochtones, c'est-à-dire reminéralisés au sein de la zone euphotique, et constitue la **production de régénération**. Ces sels azotés sont principalement l'ammonium et l'urée et dans une moindre mesure le nitrite. Cette distinction production nouvelle-production de régénération permet de quantifier la part de matière organique exportée en dehors de la couche euphotique. Si le système est en équilibre, la matière exportée est compensée par un apport égal à la production nouvelle (Eppley & Peterson, 1979). La distinction entre la production nouvelle et la production de régénération est donc fondamentale pour appréhender le fonctionnement d'un écosystème.

Dans cette partie, la production primaire est étudiée par le biais de traceurs isotopiques, le carbone-14 (^{14}C) et l'azote-15 (^{15}N). Dans le phytoplancton, tandis que le carbone absorbé est assimilé immédiatement par photosynthèse, une étape d'accumulation s'intercale entre le processus d'assimilation et les étapes suivantes de la voie métabolique dans le cas de l'azote (Slawyk, 1980).

L'importance de la quantité d'azote marqué (^{15}N) absorbé qui n'a pas été métabolisée dépendra de la durée de l'incubation (Collos & Slawyk, 1976). Nous pouvons admettre qu'au bout de 12 heures d'incubation, l'azote marqué absorbé est en grande partie métabolisé par la cellule. Le taux d'absorption serait alors équivalent à un taux d'assimilation. Etant donné que nous étudierons en parallèle carbone et azote, seules les mesures effectuées sur les échantillons incubés entre l'aube et le crépuscule (12 h incubation) seront utilisées dans cette partie. Il est difficile de discriminer absorption et assimilation, aussi nous exprimons nos résultats ^{15}N en taux d'absorption.

Dans le chapitre 1, nous avons vu que les taux d'absorption en azote représenteraient des taux d'absorption maximums quelles que soient les conditions environnementales. Ceci permet de comparer les taux d'un régime à l'autre. Nous commencerons par décrire les productions dans chacun des deux régimes. Nous les comparerons ensuite.

II.C.1. LE PACIFIQUE OUEST (“WARM POOL”)

II.C.1.1. Productions primaires des communautés globales

Taux d'absorption en carbone (ρC)

- Distribution verticale de ρC

Comme nous l'avons déjà noté, le deuxième jour de la station Ouest (SPO, Station Pacifique Ouest, 0° 167° E) est caractérisé par une couverture nuageuse importante et de fortes précipitations (Le Borgne *et al.*, 1995). Les faibles valeurs obtenues ce jour-là seront donc exclues afin de simplifier la description en terme de production primaire.

Le taux d'absorption en carbone ρC , ou production primaire totale, (Figure II.18), mesuré avec la méthode au ^{14}C (Le Bouteiller, comm. pers.), est homogène dans toute la couche dépourvue en nitrate et présente une valeur moyenne de $5.3 \pm 0.2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$. A 80 m, sommet de la nitracline, un léger maximum apparaît, $6.3 \text{ mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$, coïncidant avec le maximum de divinyl chlorophylle a (Div-a). Sous ce maximum, le taux d'absorption ρC diminue rapidement avec la diminution de l'éclairement ambiant. A 150 m (0.1 % lo), la valeur moyenne ρC obtenue est environ 30 fois plus faible que dans la couche de surface.

En valeur intégrée, les taux d'absorption en carbone sont de $532 \pm 80 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ de la surface à 100 m ($\sim 1 \% \text{ Io}$) et de $597 \pm 67 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ de la surface à 150 m ($\sim 0.1 \% \text{ Io}$). L'essentiel de la production primaire est réalisé dans la couche dépourvue en nitrate (63 %).

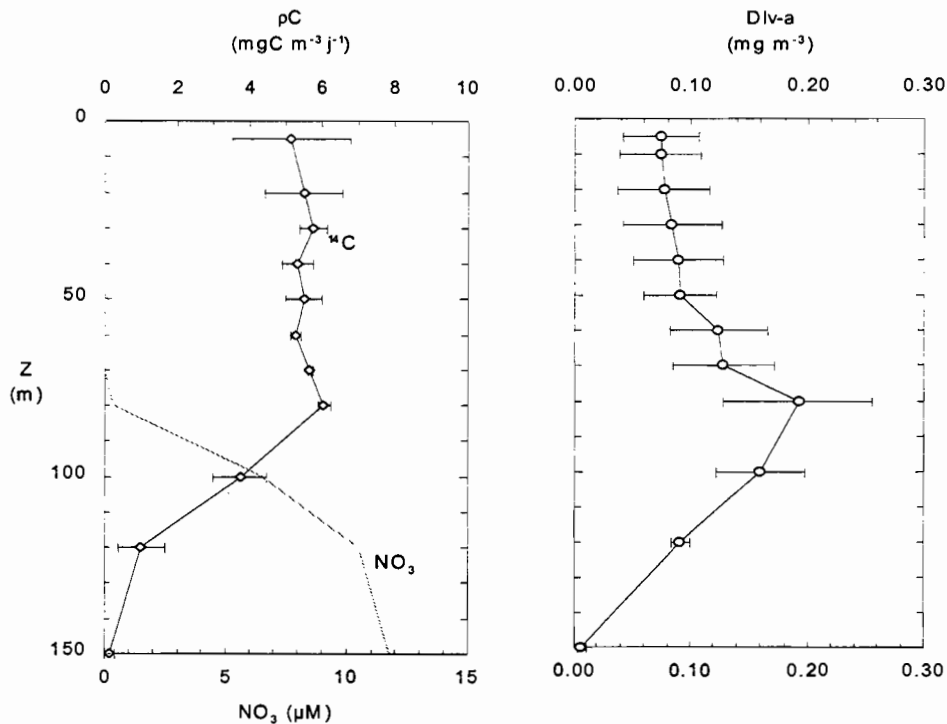


Figure II-18: Profils moyens du taux d'absorption en carbone (pC , $\text{mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$), du nitrate (NO_3 , μM) et de la divinyl chlorophylle a (Div-a, mg m^{-3}) mesurés à la station SPO ($0^\circ 167^\circ \text{ E}$, 6 jours). Le jour 2, atypique, a été éliminé pour le calcul du taux d'absorption moyen. Les teneurs moyennes en Div-a présentées ci dessus sont calculées sur les stations de la production primaire (3h du matin). Cinq profils sont utilisés pour le calcul des moyennes.

• Comparaison avec la littérature

Nos valeurs intégrées sont du même ordre de grandeur que celles de Laws *et al.* (1990), de Grande *et al.* (1989b) obtenues dans la gyre du Pacifique Nord Central et de Raimbault *et al.* (1999) à 5° S - 150° W (Tableau II.8). Nos valeurs sont cependant 1.5 fois à 3 fois plus grandes que celles de Barber et Chavez (1991) dans le Pacifique équatorial Ouest ($0^\circ 140^\circ \text{ E}$ 180°), de Mackey *et al.* (1995) entre 5° N et 5° S le long de 155° E (Tableau II.8). Les différences observées peuvent être liées à la méthodologie elle-même. Maestrini *et al.* (1993) expliquent que les techniques Pb vs E et les incubations sur le pont (*in situ* simulé) sont sujettes à des erreurs systématiques du fait de l'incapacité à reproduire parfaitement l'éclairement lumineux et les qualités spectrales du milieu naturel. Plus

précisément, Laws *et al.* (1990) et Cullen *et al.* (1992a) ont montré que les taux d'absorption mesurés à partir d'incubation sur le pont pourraient être sous estimés jusqu'à un facteur 2. Ceci pourrait expliquer en partie les différences observées entre nos mesures et celles de Barber et Chavez (1991) et Mackey *et al.* (1995). Enfin, grâce à des mesures mensuelles pendant 5 années consécutives (1989-1993) dans le Pacifique Nord Central, Karl *et al.* (1996) montrent une variabilité saisonnière et interannuelle de la production primaire.

Tableau II-8: Revue des taux d'absorption en carbone (ρC , $\text{mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) mesurés à l'aide de la méthode au carbone-14 dans les régimes oligotrophes. IS et ISS: incubation *in situ* et *in situ* simulé.

RÉGION	RÉFÉRENCE	INTÉGRATION (% I_0)	MÉTHODE	ρC ($\text{mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$)
Pacifique Nord Central (28° N 155° W)	Grande <i>et al.</i> (1989b)	1	IS 12h	480 ± 26
Pacifique Nord Central (26° N 155° W)	Laws <i>et al.</i> (1990)	0.2	ISS + filtres bleus 12h	777 ± 219
			ISS + filtres bleus 24h	630 ± 111
Pacifique Central Nord Est (33° N 139° W)	Knauer <i>et al.</i> (1990)	0.1	IS 24h	220-550
Pacifique équatorial Ouest (0°, 140° E-180°)	Barber et Chavez (1991)	1	ISS + filtres neutres 24h	296 ± 25
				259 ± 16
Pacifique Ouest (5° N-5° S, 155° E)	Mackey <i>et al.</i> (1995)		Pb vs E	96 - 241
Atlantique Tropical Nord (20° N 31° W)	Claustre & Marty (1995)	0.1	IS 24h	267 - 352
Pacifique Central (hors upwelling)	Barber <i>et al.</i> (1996)	0.1	IS 24h	348 ± 72
Pacifique Nord Central (20° N 156° W)	Allen <i>et al.</i> (1996)	0.1	ISS + filtres bleus 12-24h	399 - 523
Pacifique Nord Central (22°45 158° W)	Karl <i>et al.</i> (1996)	0.1	IS + ISS ~12h	463 ± 156
Pacifique Central (11.5-16° S-150° W)	Raimbault <i>et al.</i> (1999)	1	IS 12 et 24h	442 ± 134
Pacifique Ouest 0° 175° E	Ishizaka <i>et al.</i> (1997)		ISS + filtres bleus	
	El Niño			382
Pacifique équatorial Ouest 0° 167° E	cette étude	1	IS 12h	532 ± 80
		0.1		597 ± 67

Taux d'absorption en azote

Les profils des taux d'absorption en NO_3 , NO_2 et NH_4 sont obtenus en réunissant l'ensemble des mesures effectuées au cours de la station longue durée (annexe A). Dans la première partie, nous avons vu que les conditions environnementales variaient peu tout au long de la station (II.A.1), de ce fait nous considérons que les profils des taux d'absorption en azote sont représentatifs du site échantillonné.

En préambule, il convient également de rappeler que les taux d'absorption en azote ne sont pas corrigés de l'effet de la dilution isotopique (annexe A). Cependant comme nous l'avons noté, cette correction n'est pas nécessaire si l'on se fie aux taux de régénération faibles en régime oligotrophe (Raimbault *et al.*, 1999, nitrate $< 5 \mu\text{mol m}^{-3} \text{ j}^{-1}$, ammonium $< 40 \mu\text{mol m}^{-3} \text{ j}^{-1}$), des enrichissements effectués (500 nM) et des incertitudes sur les taux d'absorption en ammonium ($\sim 20 \%$).

- Distributions verticales des taux d'absorption ρNH_4 , ρNO_3 et ρNO_2

Les taux d'absorption des trois sels azotés (ρNH_4 , ρNO_3 et ρNO_2) sont maximums dans la couche dépourvue en nitrate (Figure II.19). Un résultat semblable est montré par Raimbault *et al.* (1999) dans les eaux oligotrophes du Pacifique Central ($11.5^\circ \text{ S } 16^\circ \text{ S } 150^\circ \text{ W}$).

Considérons tout d'abord la production de régénération. Compte tenu des écarts types, le taux d'absorption de l'ammonium (ρNH_4 , Figure II.19) est relativement constant de la surface à 80 m, en moyenne $1.12 \pm 0.20 \text{ mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$. Sous cette profondeur, comme dans le cas de ρC , ρNH_4 diminue rapidement. A 120 m, la valeur du taux d'absorption ρNH_4 est de $0.44 \text{ mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$, soit environ 2.5 fois plus faible que dans la couche dépourvue en nitrate. Le taux d'absorption du nitrite (ρNO_2) présente un gradient vertical de faible amplitude (Figure II.19). La valeur maximum ($0.29 \text{ mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$) est observée à 80 m, sommet de la nitracline et du maximum primaire de teneur en nitrites. Sous ce maximum, l'absorption de ce sel diminue rapidement et devient négligeable dès 100 m ($\sim 0.02 \text{ mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$).

En ce qui concerne l'absorption de nitrate ou production nouvelle (ρNO_3), les taux d'absorption dans la couche superficielle sont du même ordre de grandeur que ceux du nitrite (environ $0.2 \text{ mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$). Un léger maximum de production nouvelle apparaît à 60 m ($0.26 \text{ mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$). A 120 m, le taux d'absorption de cet élément est environ 6 fois plus faible que le taux mesuré en surface tandis que dans le même temps le taux d'absorption de l'ammonium est seulement 2.5 fois plus faible.

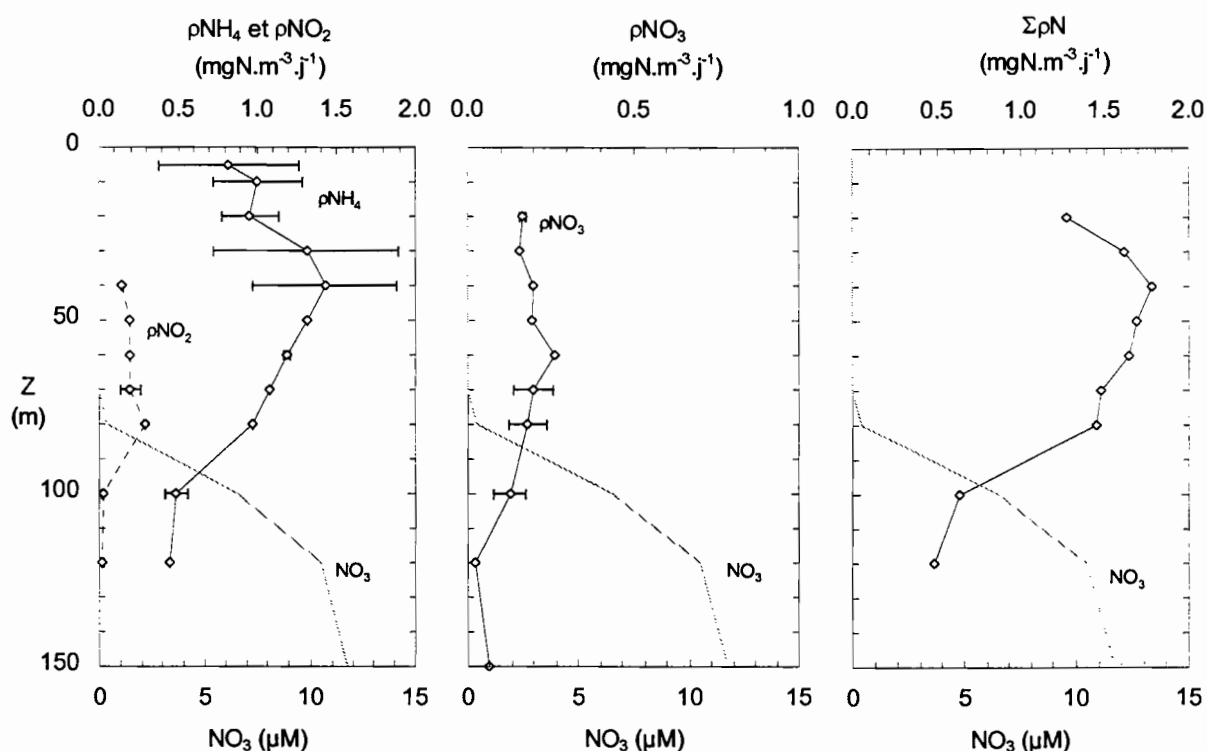


Figure II-19: Profils verticaux des taux d'absorption ($\text{mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$) en ammonium (ρNH_4), en nitrite (ρNO_2), en nitrate (ρNO_3) et en azote total ($\Sigma\rho\text{N}$) à la station SPO ($0^\circ 167^\circ \text{ E}$). Les taux d'absorption ne sont pas corrigés de l'effet de la dilution isotopique (annexe A). Ces profils ont été obtenus à partir de l'ensemble des mesures utilisables au cours de cette station. Le nombre de mesures par profondeur varie entre 1 et 5 pour ρNH_4 et entre 1 et 3 pour ρNO_3 et ρNO_2 (annexe A).

Comme l'ont noté Lewis *et al.* (1986) pour les eaux oligotrophes de l'océan Atlantique, les taux d'absorption de l'ammonium et du nitrate semblent découplés sur la verticale. En effet, les taux maximums de ρNH_4 seraient plutôt aux environs de 40 m tandis que ceux de nitrate seraient plus profonds (60 m).

En valeur intégrée sur 0-100 m ($\sim 1\%$ I_0), les taux d'absorption sont de $107 \text{ mg N m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour ρNH_4 , de 17 pour ρNO_2 et de 18 pour ρNO_3 .

Le taux d'absorption azoté total ($\Sigma\rho N$) est obtenu en faisant la somme des taux d'absorption pour chacune des formes azotées ($\Sigma\rho N = \rho NH_4 + \rho NO_3 + \rho NO_2$). Nous avons supposé que les taux d'absorption ρNO_3 et ρNO_2 en surface sont comparables à ceux mesurés respectivement à 20 et 40 m. L'essentiel de l'absorption azotée a lieu dans la couche dépourvue en nitrate (~ 64 %). Cette valeur est semblable à celle que nous avons précédemment obtenue à partir des taux d'absorption en carbone (63 %). L'absorption de l'ammonium domine sur toute la colonne d'eau, environ 77 % dans la couche dépourvue en nitrate et environ 74 % dans le maximum profond de chlorophylle. L'absorption en nitrite est faible et constante sur la colonne d'eau, elle représente environ 11 % de l'absorption azotée totale. La contribution de l'absorption en nitrate est traitée en détail dans le paragraphe relatif au rapport f.

- Comparaison avec la littérature

La gamme des valeurs pour ρNH_4 (0.3 à 1.4 mg N m⁻³ j⁻¹) est en accord avec les valeurs de Wheeler et Kokkinakis (1990) à 50° N 145° W (ρNH_4 entre 0.8 et 2.5 mg N m⁻³ j⁻¹) et Raimbault *et al.* (1999) entre 11.5° S et 16° S le long de 150° W (ρNH_4 0.3 à <1.1 mg N m⁻³ j⁻¹). Sur la colonne d'eau, nos valeurs de ρNO_3 sont comprises entre 0.02 à 0.26 mg N m⁻³ j⁻¹ et celles de Raimbault *et al.* (1999) entre 0.01 et ~ 0.14 mg N m⁻³ j⁻¹ entre 11.5° S et 16° S le long de 150° W.

Les valeurs intégrées de ρNH_4 et de ρNO_3 sur 0-100 m sont dans la gamme des valeurs présentées dans la littérature (Tableau II.9) pour l'océan Pacifique. Les difficultés d'application de la méthode à l'azote-15 dans les régimes oligotrophes (chapitre 1), les différents protocoles et modes de calcul utilisés peuvent expliquer en partie la variabilité des taux d'absorption mesurés. Ajoutons que pour un même site une variabilité importante peut être notée (McCarthy *et al.*, 1996). Par exemple à 12° S 140° W, pour des eaux oligotrophes, les taux d'absorption ρNH_4 moyens sur la colonne d'eau seraient 1.5 fois plus faibles pendant la campagne TT007 (février-mars 92, conditions El Niño) par rapport à ceux mesurés quelques mois plus tard (campagne TT011, Août-Septembre 92, conditions Non El Niño) tandis que ρNO_2 et ρNO_3 seraient respectivement 1.5 à 3 fois plus grands.

Tableau II-9: Revue de la littérature sur les taux d'absorption ρNH_4 , ρNO_3 et ρNO_2 ($\text{mgN.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) en régime oligotrophe, mesurés le plus souvent à l'aide de la technique à l'azote-15. IS et ISS: incubation *in situ* et *in situ* simulé. Pour Peña *et al.* (1992), les taux d'absorption ρNH_4 sont calculés en supposant une gamme de 0.01 à 0.12 mmol m^{-3} pour les teneurs en ammonium.

RÉGION	RÉFÉRENCE	0-Z (% Io)	MÉTHODE	ρNH_4	ρNO_3 , ρNO_2 ($\text{mg N m}^{-2} \text{ j}^{-1}$)
Pacifique Central 14° S-12° S 134° W 9° N-11° N 136° W 15° N 143° W	Peña <i>et al.</i> (1992)	1	ISS + filtres neutres 6h	31-260 36-315 83-721	8 13.3 13.7
Pacifique Central 8° N-15° N 150° W 10° S-15° S 150° W	Wilkerson et Dugdale (1992)	1	ISS +filtres neutres 6h	15-51 37-150	0.4-1.8 2-5
Pacifique Central 9° S-12° S 140° W 9° N-12° N 140° W	McCarthy <i>et al.</i> (1996) TT007 (El Niño)	1	ISS + filtres bleus 4h	70 70	8 8 6 3-6
Pacifique Central 9° S-12° S 140° W 9° N-12° N 140° W	McCarthy <i>et al.</i> (1996) TT011 (Non El Niño)	1	ISS + filtres bleus 4h	98-140 14-28	4 8 4 1-2
Pacifique Nord Est 33° N 139° W	Karl <i>et al.</i> (1996)	0.1	IS 24h		3-11
Pacifique Nord central 20° N 156° W	Allen <i>et al.</i> (1996)	0.1	ISS + filtres bleus 6, 12, 18, 24h		10-19
Pacifique Central 11.5-16° S 150° W	Raimbault <i>et al.</i> (1999) onde de downwelling	1	IS 12 et 24h	110 ±36	13 ±6
Pacifique Ouest 0° 167° E	Cette étude onde de downwelling	1	IS 12h	107	18 17

Production nouvelle et facteur f

Eppley et Peterson (1979) définissent le rapport f comme le rapport de la production nouvelle sur la production totale en terme d'azote (Equation II.1):

$$f = \rho\text{NO}_3 / [\rho\text{NO}_3 + \rho\text{NH}_4 + \rho\text{NO}_2 + \rho\text{Urée}] \quad (\text{II.5})$$

Ne disposant pas de mesures d'urée, nous supposons que la somme des taux d'absorption en ammonium, nitrate et nitrite est représentative de l'absorption azotée totale. Comme nous le verrons

plus loin, cette hypothèse est validée par le fait que les rapports d'absorption $\rho C / \Sigma \rho N$ sont proches du rapport de Redfield. Nous calculons donc le rapport f suivant:

$$f = \rho \text{NO}_3 / [\rho \text{NO}_3 + \rho \text{NH}_4 + \rho \text{NO}_2] \quad (\text{II.6})$$

- *Distribution verticale du facteur f*

Le rapport f , calculé selon l'équation II.6, varie de 0.05 à 0.20 selon la profondeur (Figure II.20).

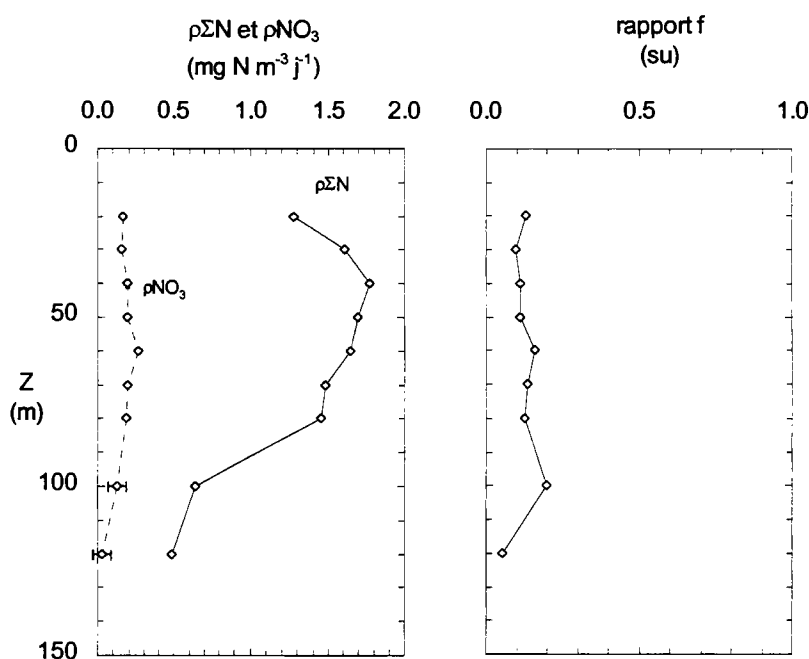


Figure II-20: Profils verticaux de l'absorption azotée totale ($\Sigma \rho N$, $\text{mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$), de l'absorption en nitrate (ρNO_3 , $\text{mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$) et du facteur f ($\rho \text{NO}_3 / \Sigma \rho N$, su) à la station SPO (0° 167° E).

Dans la couche dépourvue en nitrate, la contribution de la production nouvelle (ρNO_3) à l'absorption azotée totale est en moyenne de 0.12 ± 0.02 . Comme Raimbault *et al.* (1999), nous notons une augmentation de la contribution de la production nouvelle avec la profondeur (0.20 à 100 m). Notons toutefois que l'augmentation de f demeure faible en regard de l'augmentation de la teneur en nitrate (0.12 à 0.20 pour f , 0 à $6 \mu\text{M}$ pour NO_3). Entre 100 et 120 m, le facteur f diminue rapidement (rapport 4).

Sur l'ensemble de la colonne d'eau (1 % I_0), le facteur f est de 0.12. Ce facteur peut également être estimé en divisant la production nouvelle (pNO_3) exprimée en carbone par le taux d'absorption ρC . La conversion de la production nouvelle en carbone est obtenue en multipliant pNO_3 par le rapport d'absorption (6.5) déterminé plus loin. Par cette méthode, nous obtenons un facteur f sur l'ensemble de la colonne d'eau (0-120 m) de 0.14.

- Comparaison avec la littérature

Les valeurs du facteur f sont du même ordre de grandeur que les valeurs publiées dans la littérature (Tableau II.10).

Comparons plus particulièrement nos valeurs avec celles de Raimbault *et al.* (1999) qui mesurent non seulement l'absorption mais également la régénération du nitrate et de l'ammonium. Ajoutons que leurs mesures ont été faites trois semaines après notre campagne. Dans le Pacifique Central oligotrophe, de 11.5° S à 16° S le long de 150° W, ces auteurs obtiennent un facteur f moyen pour la colonne d'eau de 0.10 ± 0.03 , avec des valeurs variant entre 0.08 et 0.16. McCarthy *et al.* (1996) présentent des facteurs f moyen pour la colonne d'eau variant entre 0.02 et 0.12 à 12° S 140° W et entre 13 et 17 à 12° N 140° W.

Parallèlement à nos mesures de production, des mesures de la production exportée ont été réalisées à l'aide de pièges à particules. Dans un système en équilibre, la production exportée est compensée par un apport égal à la production nouvelle (Eppley & Peterson, 1979). Rodier et Le Borgne (1997) comparent le rapport e (production exportée/production totale) et le rapport f obtenus à la station SPO. Pour la couche euphotique définie par le 0.1 % I_0 , ces auteurs mettent en évidence une différence d'un facteur 2 entre les deux rapports, avec e environ 2 fois plus faible que f . Si le système est en équilibre, cette différence peut être expliquée par une surestimation de pNO_3 en régime sans nitrate et/ou par une exportation significative de matière organique dissoute comme le notent ces auteurs. En effet, l'exportation de carbone organique dissous pourrait être comparable ou plus grande que celle de carbone organique particulaire mesurée dans les pièges à particules (e.g. Carlson *et al.*, 1994 ; Murray *et al.*, 1994).

Tableau II-10: Revue de la littérature donnant les rapports f (%) obtenus dans les régimes oligotrophes.

RÉGIONS	RÉFÉRENCES	MÉTHODES	f (%)
Pacifique Central Nord	Eppley et Peterson (1979)	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$	5-10
Pacifique Nord (sud Baie Californie)	Eppley et Renger (1986)	ΔNO_3 , ^{14}C	6-24
Atlantique équatorial 0° 4° W	Le Bouteiller (1986)	$^{15}\text{NO}_3$, ^{14}C	10-19
Pacifique Nord central 28° N 155° W	Sahlsten (1987)	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$, $^{15}\text{urée}$	13
Atlantique Nord 34-35° N 73-75° W	Glibert <i>et al.</i> (1988)	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$, $^{15}\text{urée}$	2-14
Atlantique Nord Ouest 32-39° N 55-65° W	Harrison (1990)	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$, ^{14}C	10
Pacifique Nord 33° N 139° W	Knauer <i>et al.</i> (1990)	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$	6-17
		$^{15}\text{NO}_3$, ^{14}C protéines	4-19
		$^{15}\text{NO}_3$, ^{14}C	8-27
Oligotrophie (revue)	Dugdale et Wilkerson (1992)	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$	3-21
Pacifique Central 8° N-15° N 150° W 10° S-15° S 150° W	Dugdale <i>et al.</i> (1992)	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$	6
			7
Méditerranée et Atlantique 36-39° N 1-4° E et 34-40° N 5-18° W	Gentilhomme (1992)	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$, $^{15}\text{NO}_2$, $^{15}\text{urée}$	8
Pacifique Nord Est 33° N 139° W	Harrison <i>et al.</i> (1992)	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$	6-17
Pacifique central 12° S 140° W 12° N 140° W	McCarthy <i>et al.</i> (1996) El Niño Non El Niño El Niño	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$, $^{15}\text{NO}_2$, ^{14}C	10-12
			2-4
			13-17
Pacifique Central 11.5°-16° S 150° W	Raimbault <i>et al.</i> (1999) Onde de downwelling	$^{15}\text{NO}_3$, ^{14}C	10 ± 3
Pacifique équatorial Ouest 0° 167° E	Ce travail Onde de downwelling	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$, $^{15}\text{NO}_2$	12
		$^{15}\text{NO}_3$, ^{14}C	14

Rapports des taux d'absorption $\rho C / \Sigma \rho N$

Etant donné que les taux d'absorption en carbone et en azote sont mesurés sur des échantillons incubés dans les mêmes conditions (temps et lumière), nous pouvons comparer les rapports d'absorption $\rho C / \Sigma \rho N$ (mole à mole). Nous comparons les mesures horaires de façon à nous affranchir des incertitudes du calcul des taux journaliers (taux horaires multipliés par 12 dans le cas du carbone, du nitrate et du nitrite et par 18 dans le cas de l'ammonium, § I.C).

Nos rapports d'absorption moyens sont de 6.0 dans la couche dépourvue en nitrate et de 6.9 en profondeur. Compte tenu des incertitudes liées aux deux méthodes (e.g. respiration et excrétion de carbone, exudation d'azote organique dissous, chapitre 1), ces rapports moyens obtenus à la station SPO (0° 167° E) ne sont pas différents entre eux et sont proches du rapport de composition élémentaire (6.6) donné par Redfield *et al.* (1963).

En valeur intégrée sur 0-120 m (100-1 % lo), le rapport d'absorption moyen $\rho C / \Sigma \rho N$ est de 6.5. Cette valeur est dans la gamme des valeurs publiées pour les sites oligotrophes (Le Bouteiller, 1993). Dugdale *et al.* (1992) calculent des rapports d'absorption moyens $\rho C / \Sigma \rho N$ ($\Sigma \rho N = \rho NH_4 + \rho NO_3$) sur la colonne d'eau (100-1 % lo) de 6.8 entre 8° N et 15° N le long de 150° W. McCarthy *et al.* (1996) obtiennent sur la couche euphotique (100-1 % lo) des rapports d'absorption de 4 à 6 à 12° S 140° W et de l'ordre de 5 à 12° N 140° W. Dans les eaux oligotrophes (11.5° S-16° S 150° W) du Pacifique Central, la figure 7 de Raimbault *et al.* (1999) présentent des rapports d'absorption variant entre 3.5 et 5.5. Dans la gyre du Pacifique Nord Central, Eppley *et al.* (1973) ont obtenu un rapport moyen de 5.1 avec des valeurs variant entre 3.0 et 7.7.

Indices de productivité et d'assimilation

Comme Eppley (1972) et Le Bouteiller et Herbland (1984), nous définissons l'indice de productivité comme la quantité de carbone fixée au cours de l'incubation rapportée à une unité de biomasse (valeur initiale du début de journée). L'indice de productivité IP s'exprime en $mg\ C\ mg\ \Sigma Chl-a^{-1}\ h^{-1}$ (ou $mg\ C\ mg\ \Sigma Chl-a^{-1}\ j^{-1}$). Selon Le Bouteiller (1986), l'indice d'assimilation IA, exprimé en $mg\ N\ mg\ \Sigma Chl-a^{-1}\ h^{-1}$ est analogue à l'indice de productivité (IP).

L'indice de productivité moyen varie entre 0.5 et 6.7 $mg\ C\ mg\ \Sigma Chl-a^{-1}\ h^{-1}$ sur toute la colonne d'eau (Figure II.21). Il présente un léger maximum à 20 m (6.7 $mg\ C\ mg\ \Sigma Chl-a^{-1}\ h^{-1}$) puis diminue

avec la profondeur. A 70m, on note un léger décrochement de IP coïncident avec l'apparition du nitrate. Nos valeurs de IP sont semblables à celles que présentent Dandonneau et Le Bouteiller (1992) à 2° S-0° 165° E (0.5 à 8 mg C mg Σ Chl- a^{-1} h $^{-1}$) et Laws *et al.* (1990) dans la gyre du Pacifique subtropical Nord (2 à 9.5 mg C mg Σ Chl- a^{-1} h $^{-1}$). Entre 20 et 80 m, la production primaire ne varie quasiment pas (figure II.18). En revanche, la chlorophylle *a* totale augmente d'un facteur 3 environ (figure II.2) tandis que IP décroît également d'un facteur 3. Ces observations suggèrent que pour une même quantité de chlorophylle, les cellules sont plus productives à 20 m qu'en dessous ce qui s'explique par la quantité de lumière reçue. Ces observations suggèrent que l'indice de productivité, IP, dépend fortement de la lumière reçue par l'échantillon.

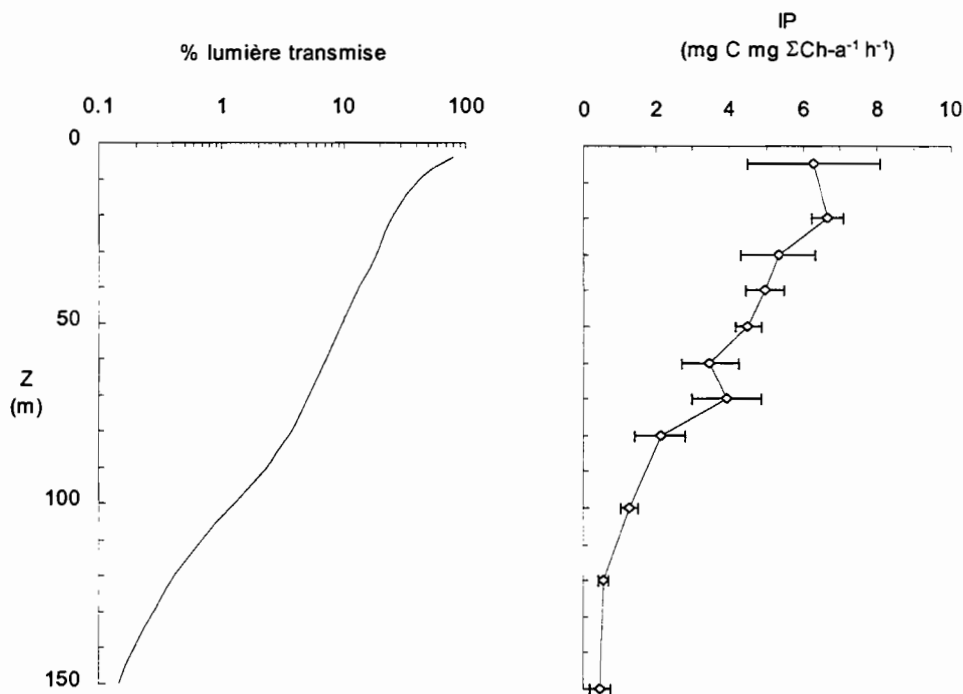


Figure II-21: Profils moyens du pourcentage de lumière disponible (%) et de l'indice de productivité (IP, mg C mg Σ Chl- a^{-1} h $^{-1}$) à la station SPO (0° 167° E). Les valeurs du jour 2, atypiques, ont été éliminées pour l'obtention de IP moyen. Les mesures issues des 5 bathysondes des stations de 4 h du matin (hl) sont utilisées pour le calcul du profil moyen de IP.

En valeur intégrée sur la colonne d'eau (0-150 m), nous obtenons une valeur moyenne de 3 mg C mg Σ Chl- a^{-1} h $^{-1}$ (ou 25 mg C mg Σ Chl- a^{-1} j $^{-1}$) semblable à celles que présentent Barber et Chavez (1991) dans le Pacifique équatorial Ouest (18.3 ± 1.1 mg C mg Σ Chl- a^{-1} j $^{-1}$ entre 160° E et 140° E et 17.8 ± 0.9 mg C mg Σ Chl- a^{-1} j $^{-1}$ entre 180° et 160° E) mais plus élevée que celles obtenues par Claustre et Marty (1995) dans l'Atlantique tropical Nord (11 à 15 mg C mg Σ Chl- a^{-1} j $^{-1}$). Lors des

campagnes EqPac (Survey 1 et Survey 2), Barber *et al.* (1996) présentent des indices de productivité de l'ordre de 20 mg C mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$ à 12° N et 12° S, 140° W.

Dans la couche dépourvue en nitrate, les valeurs moyennes de IP et IA sont respectivement 5.23 mg C mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$ et 0.68 mg N mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$ soit environ 4 et 6 fois plus grandes qu'à 100 m (respectivement 1.27 mg C mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$ et 0.11 mg N mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$) (Tableau II.11). Les valeurs de IA sont similaires à celles obtenues par Gentilhomme (1992) en Méditerranée (surface 0.68 mg N mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$ et 0.07 mg N mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en profondeur). Nous obtenons une valeur moyenne de 10.4 mg N mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour les 60 premiers mètres de la colonne d'eau, valeur semblable à celles de McCarthy *et al.* (1996) entre 12° S-9° S le long de 140° W pendant des conditions "normales" (~ 8.4 à ~14 mg N mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$).

Tableau II-11: Indices de productivité IP (mg C mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$) et d'assimilation IA (mg N mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$) dans la couche dépourvue en nitrate et le maximum profond de chlorophylle de la station SPO (0° 167° E).

	IP (mg C mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$)	IA (mg N mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$)
0-70 m	5.23	0.68
80-120 m	1.31	0.17
0-70 / 80-120	4	4

II.C.1.2. Productions primaires du picophytoplancton

Contribution du picophytoplancton à la production totale ρC

La distribution de la production primaire par classes de taille est examinée à l'aide de fractionnements sur 0.8 et 3 μm (Figure II.22). En nous référant au paragraphe II.B.1, nous associons aux *Prochlorococcus* la production primaire réalisée par la classe de taille inférieure à 0.8 μm . L'absorption en carbone effectuée par les *Prochlorococcus* varie entre 1.9 et 3.8 mg C $\text{m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ dans la couche dépourvue en nitrate. Entre 80 et 120 m, le taux d'absorption en carbone est de 1.4 mg C $\text{m}^{-3} \text{ j}^{-1}$. Ces valeurs sont semblables à celles que calculent Partensky *et al.* (1996) dans l'Atlantique Nord Est oligotrophe (EUMELI 3, octobre 1991), 4.8 mg C $\text{m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ à 80 m (base de la couche dépourvue en

nitrate, EUMELI 3, octobre 91) et $1.3 \text{ mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ dans le maximum de chlorophylle (90-120 m).

La contribution de ces organismes à la production totale varie peu sur la verticale, 55 % dans la couche de mélange et 51 % en profondeur. Ces valeurs sont en accord avec les précédentes estimations en milieux oligotrophes (20 à 80 % $< 1 \mu\text{m}$ dans le Pacifique tropical Est, Li *et al.*, 1983, 60 % $< 1 \mu\text{m}$ Atlantique Nord tropical, Platt *et al.*, 1983, 47 % associé aux *Prochlorococcus*, DCM Atlantique Nord Est, Partensky *et al.*, 1996). Notons cependant que la contribution des *Prochlorococcus* à la production totale (en moyenne 53 %) est plus élevée que l'estimation (39 %) faite par Liu *et al.* (1997) au cours de cette même station de la campagne FLUPAC. Ces auteurs estiment la production primaire relative aux *Prochlorococcus* à l'aide des taux de croissance obtenus par l'analyse de l'ADN, des abondances moyennes et d'un contenu cellulaire moyen en carbone. Or, les abondances moyennes des *Prochlorococcus* prises en compte dans leur calcul sont 1.5 fois plus faibles que les nôtres et suffisent à expliquer la différence observée. En effet si nous multiplions leur contribution (39 %) par 1.5, nous obtenons alors une contribution des *Prochlorococcus* à la production primaire d'environ 58 %.

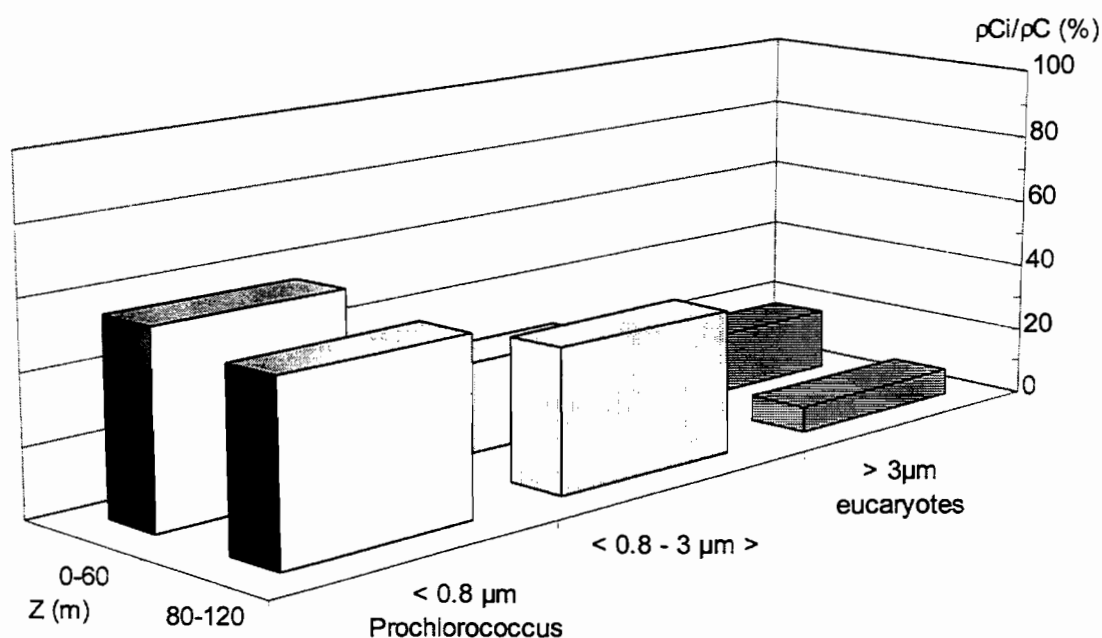


Figure II-22: Contributions (%) des *Prochlorococcus* ($< 0.8 \mu\text{m}$), des picoeucaryotes plus *Synechococcus* ($< 0.8 - 3 \mu\text{m}$) et des "grands" eucaryotes ($> 3 \mu\text{m}$) à l'absorption totale en carbone (pC) dans la couche dépourvue en nitrate et dans le maximum profond de chlorophylle dans le Pacifique Ouest (stations 35, 41, 62, 66, 68, 70).

Indépendamment de la couche considérée, la contribution des algues supérieures à 3 μm à la production totale est faible, de l'ordre de 18 % dans la couche dépourvue en nitrate et d'environ 7 % entre 80 et 120 m (Le Bouteiller, comm. pers.). Il est intéressant de noter que ces organismes produisent plus en surface alors que la contribution de ces algues à la biomasse totale en pigments est semblable dans les deux couches (§ II.A.1.2).

La contribution des picoeucaryotes plus *Synechococcus* à la production totale (classe 0.8-3 μm , § II.B.1) est obtenue par différence entre la contribution des *Prochlorococcus* et la contribution des "grandes" algues. Ces organismes effectueraient environ 30 % de la production primaire dans la couche dépourvue en nitrate et environ 40 % en profondeur.

Contribution des *Prochlorococcus* à la production azotée

A 40 m (station 17, 1° N 165° E), les taux d'absorption pour la fraction inférieure à 1 μm sont 0.59 $\text{mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ pour ρNH_4 , 0.11 pour ρNO_3 et 0.09 pour ρNO_2 . Parallèlement les taux d'absorption mesurés pour l'ensemble du phytoplancton sont respectivement 1.00, 0.20 et 0.15 $\text{mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$. Ces valeurs sont comparables à celles que nous avons obtenues pendant la station SPO (respectivement 1.43 ± 0.45 , 0.20 et 0.15 ± 0.01 $\text{mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$).

A partir de ces valeurs, nous pouvons calculer i) la contribution de chaque sel azoté à l'absorption totale pour la fraction inférieure à 1 μm et pour l'ensemble du phytoplancton ii) la contribution de la fraction inférieure à 1 μm à l'absorption effectuée par l'ensemble du phytoplancton pour chaque sel et pour l'ensemble des formes azotées. Les résultats sont présentés dans le Tableau II.12.

Tableau II-12: Contributions de chaque sel à l'absorption totale ($\rho_X \cdot 100 / \Sigma \rho\text{N}$, %) pour la fraction inférieure à 1 μm et pour la fraction totale. Contributions de la fraction inférieure à 1 μm à l'absorption réalisée par l'ensemble du phytoplancton ($\rho_{X < 1\mu\text{m}} \cdot 100 / \rho_{X \text{ phyto}}$, %). X = NH_4 , NO_3 , NO_2 et ΣN .

	ρNH_4	ρNO_3	ρNO_2	$\Sigma\rho\text{N}$
$\rho_X \cdot 100 / \Sigma\rho\text{N}$ (%)				
phytoplancton	74	15	11	100
< 1 μm	74	14	12	100
$\rho_{X < 1\mu\text{m}} \cdot 100 / \rho_{X \text{ phyto}}$ (%)	59	57	64	59

La fraction inférieure à 1 μm contient à la fois des *Prochlorococcus* et des *Synechococcus* (§ II.B.1). Compte tenu du fait que les *Synechococcus* contribuent de façon mineure à la biomasse en carbone (§ II.B.4.2), nous pouvons considérer que cette fraction est représentative des *Prochlorococcus*.

La contribution des différents sels azotés à l'absorption totale est semblable pour l'ensemble du phytoplancton et la fraction inférieure à 1 μm . L'absorption de l'ammonium domine toujours l'absorption azotée totale.

L'absorption azotée totale est principalement réalisée par les *Prochlorococcus*, 59 % de l'absorption azotée totale, résultat tout à fait semblable à celui que nous avons obtenu (55%) pour l'absorption totale en carbone. Nous pouvons également nous rappeler qu'à 40m à SPO, les *Prochlorococcus* représentent environ 67% de la biomasse totale en pigments. La contribution des *Prochlorococcus* à l'absorption totale pour chacun des 3 sels azotés est voisine, respectivement 59 % pour ρNH_4 , 57 % pour ρNO_3 et 64 % pour ρNO_2 . Un résultat assez semblable a été noté par Harrison et Wood (1988) dans le Gulf Stream: la fraction inférieure à 1 μm réalise 43 % de l'absorption totale en ammonium, 36 % de l'absorption totale en nitrate et 42 % de l'absorption azotée totale.

II.C.1.3. Analyses des mesures de production en régime oligotrophe

Le schéma de la production primaire est le même sur toute la colonne d'eau en dépit de la stratification et de l'apparition de nitrate en profondeur.

Tandis que la présence ou l'absence de nitrate permet d'expliquer le profil de chlorophylle *a* totale (§ II.A.1.3), il n'apparaît pas que sa présence joue un rôle majeur sur la distribution verticale de l'indice de productivité (IP , $\text{mg C mg } \Sigma\text{Chl-}a^{-1} \text{ h}^{-1}$) bien que l'on note un léger décrochement de IP au sommet de la nitracline. L'indice de productivité semble dépendre principalement de la quantité de lumière. Les variations des taux d'absorption en nitrate (ρNO_3) sur la verticale sont plus importantes que celles de l'ammonium (ρNH_4). Ceci traduit une plus grande dépendance de l'absorption du nitrate vis à vis de la lumière comme l'ont déjà noté divers auteurs (e.g. Wilkerson & Dugdale, 1992). Avant d'être assimilé, le nitrate doit être réduit au degré d'oxydation +3 qui est celui de l'ammonium (Falkowsky, 1975). Cette réduction nécessite de l'énergie et explique en profondeur où la lumière devient limitante ($< 0.5 \% I_0$), les faibles absorptions de nitrate et de nitrite.

L'essentiel de la production totale (ρC : 63 % ou ΣpN : 64 %) est réalisée dans la couche dépourvue en nitrate où les *Prochlorococcus* dominent (~ 65 % $\Sigma Chl-a$). Par ailleurs, le maximum d'absorption ρC coïncide avec le maximum de divinyl chlorophylle *a* et le maximum de biomasse en carbone des *Prochlorococcus*. L'ensemble de ces observations confirme l'importance de la contribution du picophytoplancton et notamment des *Prochlorococcus* à la production primaire, déjà indiquée par les expériences de fractionnement en taille. Indépendamment de la présence ou de l'absence de nitrate, le picophytoplancton réalise plus de 80 % de l'absorption totale en carbone. A eux seuls, les *Prochlorococcus* effectuent plus de la moitié de l'absorption totale en carbone (53 % en moyenne sur la colonne d'eau) et en azote (59% à 40m). L'importance de ces organismes au sein de la production primaire est une propriété commune aux sites oligotrophes.

Les taux d'absorption en carbone (ρC) et en azote (ΣpN), les indices de productivité (IP) et d'assimilation (IA) sont maximums dans la couche de mélange en dépit d'une grande pauvreté en azote et d'une faible biomasse en pigments. Indépendamment de la teneur en nitrate, le rapport d'absorption $\rho C/\Sigma pN$ est proche du rapport de composition élémentaire donné par Redfield. C'est entre 60 et 80 m que les taux maximums de croissance des *Prochlorococcus* sont observés (0.69 j^{-1} , Liu *et al.*, 1997). Ces différents indices indiquent que le phytoplancton à la station SPO est bien adapté à son environnement et notamment à la pauvreté en azote dans la couche de surface. Cette adaptation se traduit, tout d'abord, par la très nette dominance de cellules de petite taille au sein de la biomasse et de la production. Par ailleurs, bien que les teneurs en nitrate et en nitrite soient très faibles dans la couche mélangée, l'absorption de ces sels est parfaitement décelable ce qui suggère que les populations présentes sont capables d'utiliser toutes les formes d'azote disponibles même lorsque ces dernières sont à l'état de trace. Le maximum d'absorption ρNO_3 observé à 60 m confirme cette interprétation. Cette capacité d'adaptation du phytoplancton dans des milieux pauvres en azote a déjà été montrée, notamment en culture (McCarthy et Goldman, 1979 ; Raimbault et Gentilhomme, 1990 ; Raimbault *et al.*, 1990).

L'ammonium constitue la principale source d'azote pour la croissance du phytoplancton même aux profondeurs où le nitrate est présent en quantité significative (77 % dans la couche de mélange, 74 % en profondeur). Ce résultat est en accord avec ceux de nombreux auteurs qui ont montré qu'en régime oligotrophe les formes recyclées, notamment l'ammonium, constituaient les principales sources

de sels nutritifs azotés (e.g. McCarthy *et al.*, 1977 ; Glibert *et al.*, 1982 ; Le Bouteiller, 1986 ; Salhsten, 1987 ; Dortch, 1990 ; Wheeler & Kokkinakis, 1990 ; Gentilhomme & Raimbault, 1994 ; Raimbault *et al.*, 1999). La reminéralisation rapide de cet élément dans des eaux pauvres en azote et la limitation de l'absorption du nitrate et du nitrite en profondeur par la lumière expliquent la forte contribution de l'ammonium à l'absorption azotée totale.

Le facteur f augmente avec la profondeur en liaison avec l'apparition de nitrate. Par ailleurs, nous notons que la valeur maximum de f coïncide avec le maximum de chlorophylle a (100 m). Il est donc tentant de penser que la plus forte contribution de pNO_3 à l'absorption azotée totale (= facteur f) résulterait d'une plus grande affinité des grandes cellules pour le nitrate comme l'indique la littérature (e.g. Malone, 1980 ; Probyn, 1985 ; Le Bouteiller, 1986). Ajoutons que Glibert *et al.* (1982) ont montré que l'absorption de l'ammonium est presque exclusivement limitée à la fraction inférieure à 10 μm . Notre expérience de fractionnement en taille en azote indique que plus de 50 % de l'absorption en nitrate est effectuée par la fraction inférieure à 1 μm (~ *Prochlorococcus*). D'autre part quelle que soit la classe de taille considérée, fraction inférieure à 1 μm ou communauté phytoplanctonique, les contributions des différentes formes azotées à l'absorption azotée totale pour chacune des classes sont semblables. L'ensemble de la communauté phytoplanctonique se comporterait donc vis-à-vis de l'absorption des différents sels azotés comme les *Prochlorococcus*. Comme Chisholm (1992), nous concluons qu'il n'y aurait pas de relation directe entre la taille des cellules et la préférence pour l'une des principales formes azotées présentes (l'ammonium ou le nitrate). Dans les environnements oligotrophes, de part leur rapport surface sur volume élevé, les cellules de petite taille sont plus compétitives lors de l'absorption de sels nutritifs (Goericke & Welschmeyer, 1993). Pour des teneurs en nitrate ou en ammonium de l'ordre de 10 à 20 nM, typiques des régimes oligotrophes (chapitre 1), une cellule de 0.5 μm de diamètre (par exemple les *Prochlorococcus*, § II.B.1) pourrait croître à un taux de $0.69\ j^{-1}$, comme l'indiquent les mesures de Liu *et al.* (1997) à notre station, tandis que dans le même temps une cellule de 10 μm serait limitée à une croissance 10 à 20 fois plus faible (Chisholm, 1992). L'apparition de nitrate permettrait donc aux cellules de plus grande taille de se développer et donc d'augmenter l'absorption en nitrate. Cette interprétation est cohérente avec nos résultats. En effet, la contribution des picoeucaryotes à la production totale augmente en profondeur (30 vs 40).

II.C.2. LE PACIFIQUE CENTRAL

II.C.2.1. Productions primaires des communautés globales

Taux d'absorption en carbone (ρC)

- Distribution verticale de ρC

Le taux d'absorption en carbone, ρC , mesuré avec la méthode au ^{14}C , présente un gradient marqué sur la verticale (Figure II.23) (Le Bouteiller, comm. pers.). Le maximum de production apparaît en surface et il est en moyenne de $22 \pm 2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$. La variabilité observée dans les 20 premiers mètres est très probablement liée aux forts éclaircissements qui inhibent la photosynthèse. Au delà de 20 m, le taux d'absorption ρC décroît rapidement avec la profondeur pour atteindre une valeur quasiment nulle ($0.15 \text{ mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$) à 150 m ($0.05 \text{ } \mu\text{mol l}^{-1}$).

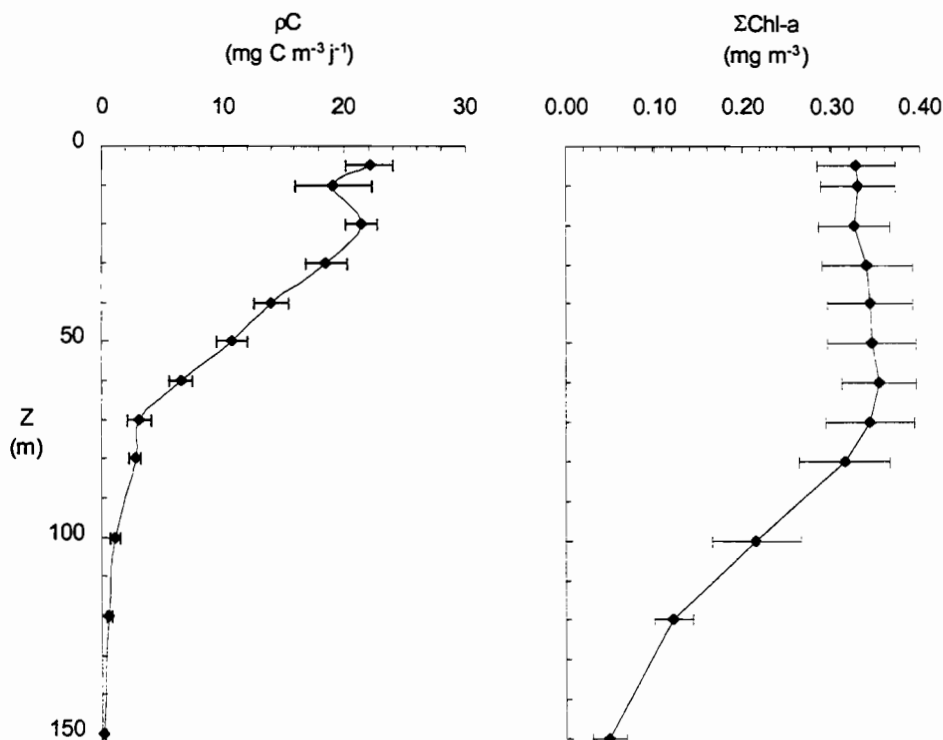


Figure II-23: Profils moyens du taux d'absorption en carbone (ρC , $\text{mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$) et de la chlorophylle a totale ($\Sigma Chl-a$, mg m^{-3}) mesurés à la station SPC ($0^\circ 150^\circ W$). Les teneurs moyennes en $\Sigma Chl-a$ présentées ci-dessus sont calculées sur les stations de la production primaire (3h du matin). Les 7 profils de production primaire sont utilisés dans le calcul du profil moyen. Les barres représentent l'écart type ($\pm 1s$).

En valeur intégrée, le taux d'absorption en carbone est de $1.12 \pm 0.03 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ sur 0-120 m (100-0.1 % Io) et de $1.03 \pm 0.04 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ sur 0-70 m (100-1 % Io). Dans la couche de mélange (0-60 m), l'absorption moyenne en carbone est de $0.98 \pm 0.04 \text{ gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ et représente environ 88 % de l'absorption en carbone réalisée sur toute la colonne d'eau (0-120 m).

- Comparaison avec la littérature

Notre valeur intégrée de production primaire est dans la gamme des valeurs publiées dans la littérature (Tableau II.13).

Tableau II-13: Revue des taux d'absorption en carbone ($\text{gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$) mesurés à l'aide de la méthode au carbone-14 dans le Pacifique Central. IS et ISS: incubation *in situ* et *in situ* simulé.

RÉGION	RÉFÉRENCE	INTÉGRATION (% Io)	MÉTHODE	ρC ($\text{g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$)
Pacifique central 0°59S 133°35W 0°30N 133°18W	Peña <i>et al.</i> (1990) conditions 'normales'	1	ISS + filtres neutres 6h	1.03 1.00
Pacifique central (5° N-5° S 140° W-160° W)	Barber et Chavez (1991)	1	ISS + filtres neutres 24h	0.57 ± 0.05
Pacifique central 0° 150° W	Dugdale <i>et al.</i> (1992) conditions 'normales'	1	ISS + filtres neutres 6-24h	0.67 ± 0.05
Pacifique central 0° 140° W	Barber <i>et al.</i> (1996) El Niño conditions 'normales' anomalie froide année 1992 moyenne	0.1	IS 24h	0.72 1.08-1.21 1.55 1.14 ± 0.29
Pacifique Central 0° 140° W	Chavez <i>et al.</i> (1996) El Niño conditions 'normales'	0.1	ISS + filtres bleus 24h	0.91 ± 0.38 0.94 ± 0.26
Pacifique Central 0° 150° W	Raimbault <i>et al.</i> (1999) Onde de downwelling	1	IS 12-24h	1.09
Pacifique Central 0° 150° W	Cette étude Onde de downwelling	1 0.1	IS 12h	1.03 ± 0.04 1.12 ± 0.03
Pacifique Central 0° 165° E-150° W	Le Borgne <i>et al.</i> (1998) conditions 'normales'	1	IS 12h	1.06 ± 0.08

Notre valeur intégrée se rapproche toutefois de celles mesurées par Barber *et al.* (1996) pendant des conditions dites "normales". Il est intéressant de noter que les mesures de Raimbault *et al.* (1999) obtenues pour le même site (0° 150° W) trois semaines plus tard sont tout à fait semblables aux nôtres. Pour l'ensemble des campagnes effectuées dans le Pacifique Central, la production primaire totale moyenne est de 0.85 ± 0.21 et de 1.12 ± 0.25 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ respectivement pour des intégrations jusqu'à 1 et 0.1 % lo. La variabilité observée est liée à la méthodologie et aux conditions environnementales en relation avec l'événement El Niño qui influe sur l'intensité de l'upwelling.

Taux d'absorption en azote

- Distributions verticales

A cette station, nous avons mis l'accent sur les mesures de la production nouvelle pNO_3 . Sur l'ensemble de la station, le nombre de mesures pour pNO_3 varie entre 1 et 6 selon la profondeur. Pour les 2 autres sels, peu de données sont considérées comme "fiables". Des mesures obtenues en radiales ont alors été utilisées pour compléter le profil (annexe A).

Avant de commencer ce paragraphe, il convient de rappeler que les taux d'absorption pNH_4 ont été corrigés de l'effet de la dilution isotopique en regard des taux de régénération de l'ammonium mesurés par Raimbault *et al.* (1999) à 0° 150° W pendant la campagne OLIPAC. Pour le nitrate, en regard des teneurs du milieu ($> 3 \mu\text{M}$), aucune correction n'a été effectuée (voir annexe A).

A 0° 150° W, dans l'upwelling équatorial (Station Pacifique Central, SPC), les distributions verticales des taux d'absorption du nitrate (ou production nouvelle) et de l'ammonium sont semblables (Figure II.24). Les taux d'absorption présentent un gradient marqué sur la verticale. Un maximum apparaît à 20 m et s'élève à 3.00 et 0.80 $\text{mg N m}^{-3} \text{j}^{-1}$, respectivement pour pNH_4 et pNO_3 . Sous ce maximum, les taux d'absorption pNH_4 et pNO_3 diminuent rapidement pour atteindre à 120 m (0.1 % lo) des valeurs 6 et 10 fois plus faibles, respectivement 0.49 et 0.08 $\text{mg N m}^{-3} \text{j}^{-1}$. Comme pour les taux d'absorption en carbone, nous notons une diminution des taux d'absorption pNH_4 et pNO_3 en surface correspondant à l'inhibition de la photosynthèse par excès de lumière. Pour le nitrite, les taux d'absorption sont maximums dans la couche de mélange (en moyenne 0.41 $\text{mg N m}^{-3} \text{j}^{-1}$).

En valeur intégrée sur 0-70 m ($\sim 1\%$ lo), les taux d'absorption sont de 147 pour ρNH_4 , et de $38 \text{ mg N m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ pour ρNO_3 .

Le taux d'absorption azoté total ($\Sigma\rho\text{N}$) est obtenu en faisant la somme des taux d'absorption des différentes formes azotées ($\Sigma\rho\text{N} = \rho\text{NH}_4 + \rho\text{NO}_3 + \rho\text{NO}_2$). En surface, le taux d'absorption ρNO_2 est estimé en considérant le rapport moyen $\rho\text{NO}_3/\rho\text{NO}_2$ dans la couche de mélange. L'essentiel de l'absorption azotée ($\Sigma\rho\text{N}$) a lieu dans la couche de mélange ($\sim 74\%$). Sur toute la colonne d'eau, l'ammonium constitue la principale forme d'azote absorbé (70 à 80 %). L'absorption du nitrite ne représente qu'une faible fraction de l'absorption azotée totale, en moyenne 12 % sur la colonne d'eau. La contribution du nitrate à l'absorption totale (ou facteur) f est traitée en détail dans le paragraphe relatif au facteur f .

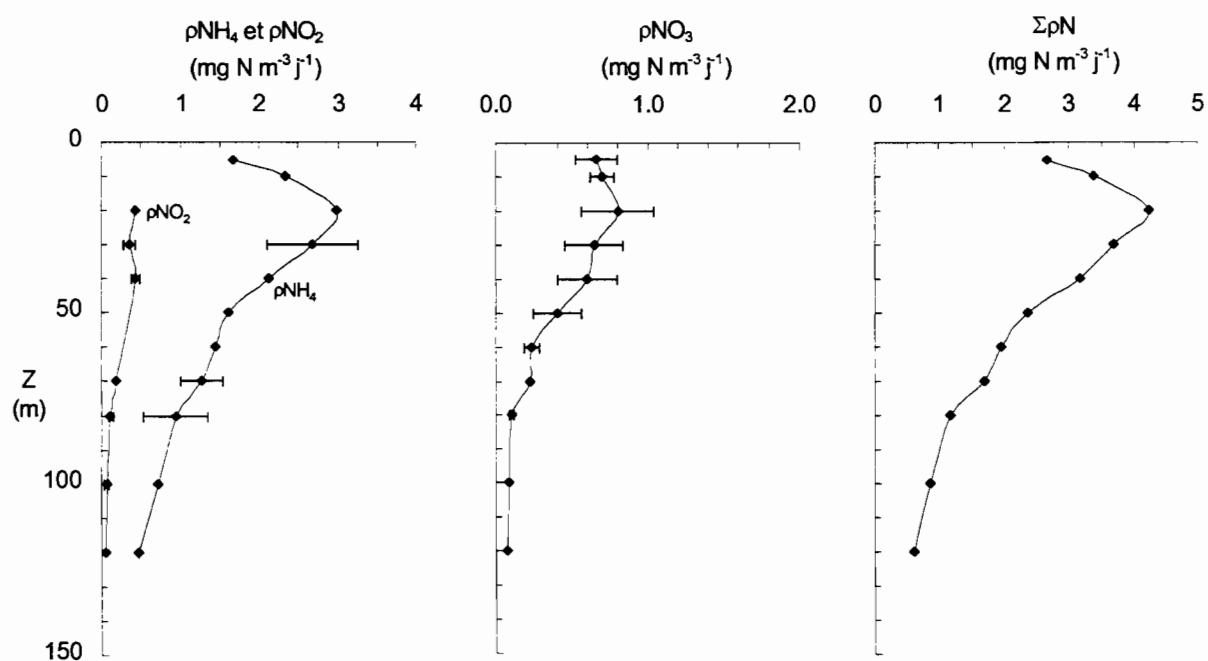


Figure II-24: Profils verticaux des taux d'absorption ($\text{mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$) en ammonium (ρNH_4), en nitrite (ρNO_2), en nitrate (ρNO_3) et en azote total ($\Sigma\rho\text{N}$) à la station SPC ($0^\circ 150^\circ \text{ W}$). Pour le calcul de $\Sigma\rho\text{N}$, les taux d'absorption ρNO_2 sont extrapolés jusqu'en surface en considérant le rapport moyen $\rho\text{NO}_3/\rho\text{NO}_2$ dans la couche de mélange. Les profils des taux d'absorption en azote sont construits à partir de l'ensemble des mesures effectuées à la station SPC. Selon la profondeur, le nombre de mesures varie entre 1 et 6 pour ρNO_3 , 1 et 4 pour ρNH_4 et 1 et 3 pour ρNO_2 .

- Comparaison avec la littérature

A 0° 150° W, au cours de la campagne OLIPAC, Raimbault *et al.* (1999) présentent des valeurs et des distributions ρNH_4 et ρNO_3 semblables aux nôtres. Selon ces auteurs, ρNO_3 varie entre 0.14 et 0.70 mg N m⁻³ j⁻¹ dans les 60 premiers mètres. Les valeurs maximums sont mesurées en surface (0.56 à 0.70 mg N m⁻³ j⁻¹). A 100 m, leurs taux d'absorption en nitrate sont faibles, inférieurs à 0.05 mg N m⁻³ j⁻¹. Pour ρNH_4 , ces auteurs notent également des taux plus faibles en surface (entre 1.4 et 1.7 mg N m⁻³ j⁻¹). Un maximum est observé aux environs de 30 m (~ 3.1 mg N m⁻³ j⁻¹). A 100 m, les taux d'absorption sont inférieurs à 0.6 mg N m⁻³ j⁻¹.

Les valeurs intégrées de ρNH_4 , et de ρNO_3 sont dans la gamme des valeurs présentées dans la littérature (Tableau II.14) pour la bande équatoriale du Pacifique Central et se comparent plutôt bien à celles de Raimbault *et al.* (1999). Nos taux d'absorption ρNH_4 et ρNO_3 moyennés sur 0-70 m (100-1 % lo) se comparent plutôt aux taux mesurés pendant des conditions dites "normales" (McCarthy *et al.*, 1996). Les taux d'absorption ρNO_2 sont toujours plus élevés que ceux de McCarthy *et al.* (1996). Enfin, il est intéressant de noter que l'estimation de la production nouvelle à 0° 140° W à partir des flux de fer de Landry *et al.* (1997) donne des valeurs proches (160 à 200 mg C m⁻² j⁻¹) de celle que nous avons obtenue (250 mg C m⁻² j⁻¹).

Production nouvelle et facteur f

Le rapport f est calculé comme précédemment ($\rho\text{NO}_3/\Sigma\rho\text{N}$, Eq. II.6).

- Distribution verticale

Dans la couche de mélange (0-60 m), le rapport f présente une valeur moyenne de 0.18 ± 0.04. La valeur maximum est observée en surface et est d'environ 0.25 (Figure II.25). De la surface à 80 m, le facteur diminue régulièrement avec la profondeur (facteur 3, de 0.25 à 0.09). Cette distribution est semblable à celle observée par Dugdale *et al.* (1992) à 0° 150° W (de 0.3 à 0.4 en surface à environ 0.1 à 80 m) et Raimbault *et al.* (1999) à 0° 150° W (de 0.2 à 0.3 en surface à environ 0.05 en profondeur). La légère augmentation à 100 et 120 m résulte très probablement d'une surestimation

Tableau II-14: Taux d'absorption ρNH_4 , ρNO_3 et ρNO_2 ($\text{mg N m}^{-2} \text{j}^{-1}$) dans le Pacifique Central, mesurés le plus souvent à l'aide de la technique à l'azote-15. IS et ISS: incubation *in situ* et *in situ* simulé. Pour Peña *et al.* (1992), les taux d'absorption ρNH_4 sont calculés en supposant une gamme de 0.01 à 0.15 mmol m^{-3} pour les teneurs en ammonium.

RÉGION	RÉFÉRENCE	0-Z (% I ₀)	MÉTHODE	ρNH_4 ρNO_3 , ρNO_2 ($\text{mg N m}^{-2} \text{j}^{-1}$)		
Pacifique Central 2° N-2° S 133° W	Peña <i>et al.</i> (1992) conditions 'normales'	1	ISS + Filtres neutres 6h	15-158	37-49	
Pacifique Central 0° 150° W 2° N-2° S 150° W	Wilkerson et Dugdale (1992) conditions 'normales'	1	ISS + filtres neutres 6h	57-119 57-127	12-24 6-24	
Pacifique Central 0° 150° W	Dugdale <i>et al.</i> (1992) conditions 'normales'	1	ISS +filtres neutres 6h	~ 80	17 ± 8	
Pacifique Central 0° 140° W	Carr <i>et al.</i> (1995) (Wheeler Printemps 1992)				45 ± 8	
Pacifique Central 1° N-1° S 150° W	Carr <i>et al.</i> (1995)		flux de nitrate		60	
Pacifique Central 2° N-2° S 140° W 0° 140° W	McCarthy <i>et al.</i> (1996) El Niño conditions 'normales' El Niño conditions 'normales'	1	ISS + filtres bleus 4h	70-100 200-300 ~ 100 ~ 200	~ 10 ~ 40 ~ 7 ~ 40	1.5 10 1.4 11
Pacifique Central 0° 140° W	Landry <i>et al.</i> (1997)		flux de fer		24-30	
Pacifique Central 0° 150° W 1° N-1° S 150° W	Raimbault <i>et al.</i> (1999) onde de downwelling	1	IS 12h	176 137 ±38	26 25 ± 2	
Pacifique Central 0° 150° W	Cette étude onde de downwelling	1 0.1	IS 12h	147 187	38 44	26 31

(annexe A). Etant donné qu'à ces profondeurs la production est faible et que l'essentiel de la production primaire totale est réalisée dans la couche de mélange (0-60 m), nous ne nous intéresserons qu'aux 80 premiers mètres de la colonne d'eau.

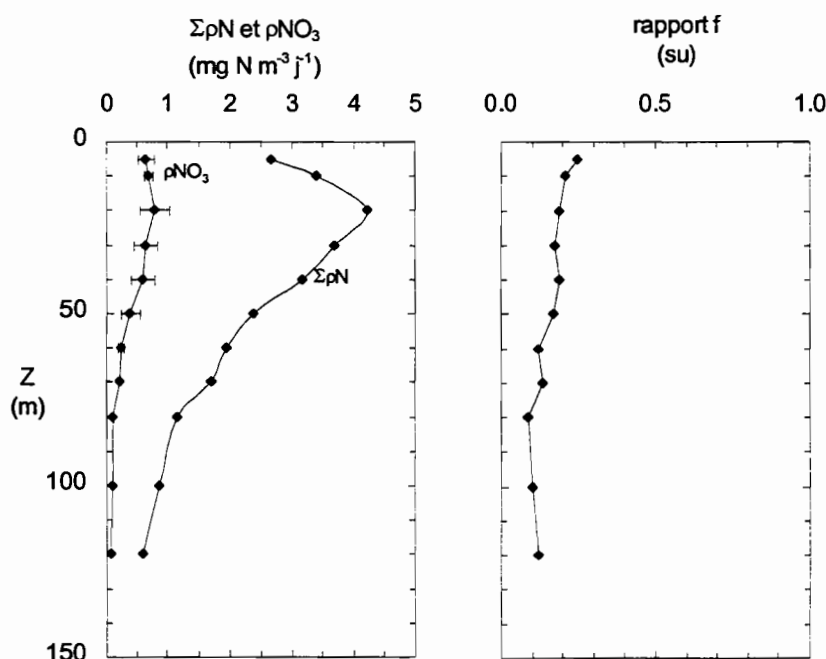


Figure II-25: Profils verticaux de l'absorption azotée totale (ΣpN , $mg\ N\ m^{-3}\ j^{-1}$), de l'absorption en nitrate (ρNO_3 , $mg\ N\ m^{-3}\ j^{-1}$) et du facteur f ($\rho NO_3/\Sigma pN$, su) à la station SPC ($0^\circ\ 150^\circ\ W$). A 5m, Les taux d'absorption en nitrite ρNO_2 sont estimés à partir du rapport moyen $\rho NO_3/\rho NO_2$ de la couche de mélange.

• Comparaison avec la littérature

En valeur intégrée sur la colonne d'eau (0-70 m, 100-1 % Io), le rapport f est en moyenne de 0.17. Cette valeur est semblable à celles rapportées dans cette région (Tableau II.15). La valeur de f obtenue à la station SPC à la fin de l'année 1994 (cette étude et Raimbault *et al.*, 1999) est semblable aux valeurs de f obtenue pendant des conditions dites "normales".

Comme pour la station SPO, Rodier et Le Borgne (1997) ont comparé le rapport e (production exportée/production totale) et notre rapport f . Ces auteurs montrent que les rapports sont semblables, le flux de matière organique exportée représente environ 17 % de la production primaire totale, ce qui donne une "certaine confiance" dans les taux d'absorption azotés que nous avons mesurés.

Tableau II-15: Rapports f (%) obtenus dans l'upwelling équatorial de l'océan Pacifique

RÉGIONS	RÉFÉRENCES	MÉTHODES	f (%)
2° N-2° S 80°-87° W	Murray <i>et al.</i> (1989)	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$	22-24
0° 140° W	Price <i>et al.</i> (1991)	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$	36-41
0° 150° W	Dugdale <i>et al.</i> (1992) conditions 'normales'		17
0° 150° W	Wilkerson et Dugdale (1992) conditions 'normales'	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$	24 ± 11
0° 135° W	Peña <i>et al.</i> (1992) conditions 'normales'	$^{15}\text{NO}_3$, ^{14}C	24 ± 4
2° N-2° S° 140° W	McCarthy <i>et al.</i> (1996) El Niño conditions 'normales'	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$, $^{15}\text{NO}_2$	7
		$^{15}\text{NO}_3$, ^{14}C	6
		$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$, $^{15}\text{NO}_2$	14
		$^{15}\text{NO}_3$, ^{14}C	18
0° 15° W	Raimbault <i>et al.</i> (1999) onde de downwelling	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$	13
1° N-1° S 150° W			16 ± 4
0° 150° W	Cette étude onde de downwelling	$^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$, $^{15}\text{NO}_2$	17

Rapport des taux d'absorption $\rho\text{C}/\Sigma\rho\text{N}$

Les rapports d'absorption sont calculés à partir des mesures horaires. Le rapport d'absorption moyen $\rho\text{C}/\Sigma\rho\text{N}$ (mole à mole) sur 0-70 m (100-1 % lo) est de 8.6 ± 2.5 . Une valeur $\rho\text{C}/\Sigma\rho\text{N}$ d'environ 8 est obtenue par McCarthy *et al.* (1996) pendant des conditions El Niño à 0° 140° W et par Dugdale *et al.* (1992) à 0° 150° W pendant des conditions dites 'normales'. A l'occasion de la campagne OLIPAC, Raimbault *et al.* (1999) calculent des rapports d'absorption variant entre 4 et 7.7 pour la région équatoriale et présentent en valeur intégrée (1 % lo) un rapport de 6.3 à 0° 150° W.

Indice de productivité et d'assimilation

Les indices de productivité et d'assimilation, IP et IA, définis dans le paragraphe II.C.1.1 présentent des profils verticaux parallèles (Figure II.26) ce qui suggère que l'absorption en carbone serait l'image de l'absorption azotée totale.

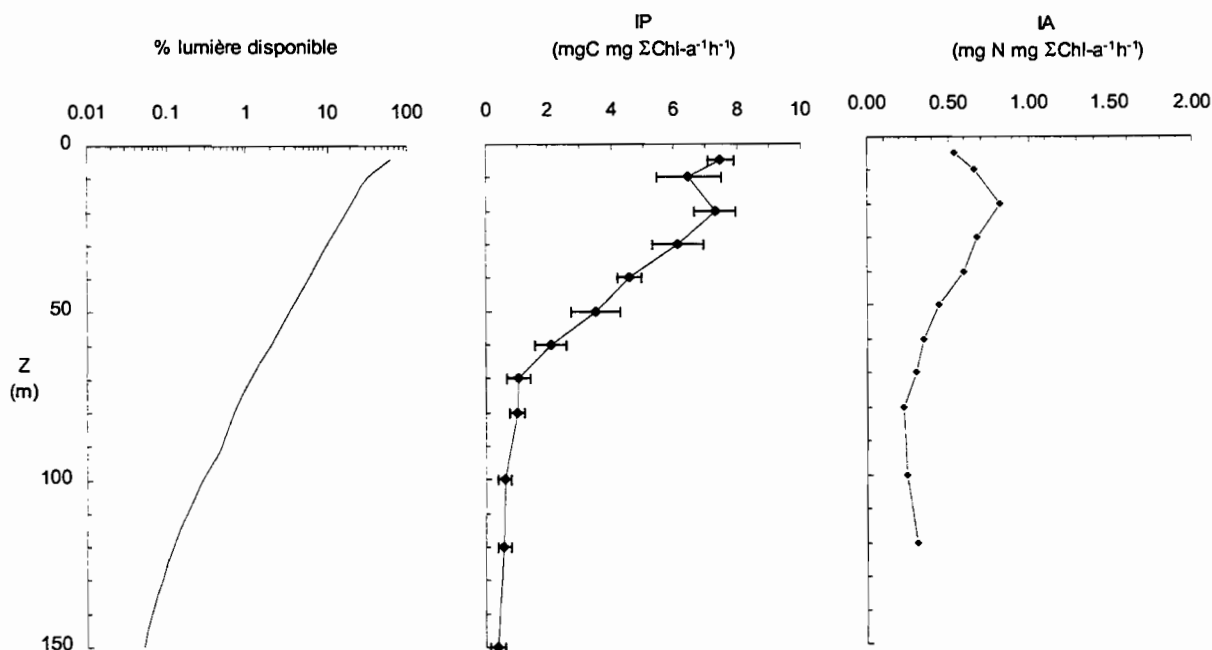


Figure II-26: Profils moyens du pourcentage de lumière disponible (%), de l'indice de productivité (IP, $\text{mg C mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$) et de l'indice d'assimilation (IA, $\text{mg N mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$) à la station SPC ($0^{\circ} 150^{\circ} \text{ W}$). Se rapporter au texte pour le calcul de IP et de IA.

Ces indices varient respectivement entre 0.6 et 7.5 $\text{mg C mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (5 à 67 $\text{mg C mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$) et entre 0.23 et 0.82 $\text{mg N mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (3.7 à 13.0 $\text{mg N mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$ ou 0.3 à 0.9 $\text{mmol N mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$) sur la colonne d'eau. Les valeurs maximales sont observées dans les 20 premiers mètres. Du maximum à 70 m ($\sim 1\%$ lo), les variations IP et IA varient respectivement d'un facteur 7 et 3. Des variations semblables sont obtenues respectivement pour ρC et ρN tandis que la $\Sigma\text{Chl-a}$ est constante. Les variations de IP et de IA sont donc associées aux variations de ρC et ρN . Ce résultat était suggéré par les profils de IP et IA parallèles aux profils de ρC et ρN . Le profil de IP est semblable à ceux présentés par Barber *et al.* (1996) à 1° N - $1^{\circ} \text{ S } 140^{\circ} \text{ W}$, à savoir un maximum dans les 20 premiers mètres puis une décroissance rapide avec la profondeur. Nous pouvons cependant noter que nos valeurs sont proches de celles obtenues par Barber *et al.* (1996) pendant la première série temporelle (time series 1) qui s'est déroulée pendant un événement El Niño.

L'indice de productivité IP est en moyenne de $44 \pm 4 \text{ mg C mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$ sur la couche 0-70 m (100-1 % lo) et de $31 \pm 3 \text{ mg C mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$ sur la couche 0-120 m (100-0.1 % lo). Des valeurs semblables sont rapportées dans le Pacifique équatorial Central. A $0^{\circ} 133^{\circ} \text{ W}$, IP est de l'ordre de

38 mg C mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour l'ensemble de la couche euphotique (1 % lo) (Peña *et al.*, 1992). Dans le Pacifique central (5° N-5° S 140°-160° W), IP est d'environ 30 (Barber & Chavez, 1991). Au cours de l'année 1992 entre 1° N 1° S 140° W, les indices de productivité sur la couche euphotique (100-0.1 % lo) varient entre 29 mg C mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pendant un El Niño à 37 mg C mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pendant des conditions dites "normales" (Barber *et al.*, 1996). Notons que notre valeur est comprise entre ces deux valeurs. Enfin, à partir des données de Raimbault *et al.* (1999), nous calculons un indice de productivité moyen pour la couche euphotique de 49 mg C mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$ à 0° 150° W.

Sur la colonne d'eau, IA est en moyenne de 7.3 mg N mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1}$. Cette valeur moyenne sur la colonne d'eau est dans la gamme des valeurs présentées par Peña *et al.* (1992) à 0° 133° W (2.1 à 7.7 mg N mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$). Les données de Raimbault *et al.* (1999) nous ont permis de calculer une valeur de IA d'environ 9 sur la colonne d'eau à 0° 150° W, trois semaines après la campagne FLUPAC. Dans les 40 premiers mètres de la colonne d'eau, la valeur de IA est en moyenne de 0.77 mmol N mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$. Cette valeur est comparable à celles obtenues par McCarthy *et al.* (1996) entre 1° N 1° S le long de 140° W pendant des conditions dites "normales" (0.7 à 0.8 mmol N mg $\Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ j}^{-1}$).

II.C.2.2. Production primaire du picophytoplancton

La distribution de la production primaire totale ρC par classes de taille est examinée à l'aide de fractionnements sur 0.8 et 3 μm (chapitre 1). Les taux d'absorption à 120 m sont très faibles et sont donc sujets à une plus grande incertitude. Nous étudierons dans ce paragraphe la production par classe de taille dans la couche de mélange. Rappelons par ailleurs que l'essentiel de la production est réalisé dans cette couche. D'après les tailles moyennes estimées dans le paragraphe II.B.1, nous associons la fraction inférieure à 0.8 μm aux *Prochlorococcus*, celle de 0.8-3 μm étant représentée par les picoeucaryotes et les *Synechococcus*.

Dans les 40 premiers mètres de la couche de mélange, la contribution des "grandes" algues (> 3 μm) à la production primaire totale ρC est en moyenne de 26 %. Ajoutons qu'à cette même station, la contribution des diatomées à l'absorption totale en carbone est d'environ un tiers (Blain *et al.*, 1997).

Dans la couche de mélange, les *Prochlorococcus* réalisent environ 38 % de l'absorption carbonée de la communauté phytoplanctonique et environ 51 % de celle du picophytoplancton. Il est intéressant de noter que l'estimation de la production primaire basée sur les taux de croissance (§ III.C.2) nous a permis d'estimer une contribution des *Prochlorococcus* à la production primaire du picophytoplancton tout à fait comparable, de l'ordre de 57 %.

Par différence, nous obtenons une contribution de la fraction 0.8-3 μm , d'environ 36 % à la production primaire totale du phytoplancton et d'environ 49 % à la production primaire totale du picophytoplancton. Dans le chapitre 3, nous avons estimé une contribution des picoeucaryotes de 33 % et des *Synechococcus* de 10 % à la production du picophytoplancton, soit un total de 43 %.

Dans le Pacifique Central (0° 140° W), Vault *et al.* (1995) estiment la production primaire des *Prochlorococcus* à l'aide de taux de croissance obtenus par analyse de l'ADN et d'un contenu cellulaire en carbone de 53 fg C.cell⁻¹. Ces auteurs calculent une contribution des *Prochlorococcus* à la production nette du phytoplancton (mesurée au ¹⁴C) variant entre 35 et 48 % pendant un El Niño, valeurs tout à fait comparables aux nôtres. Notre estimation est cependant deux fois plus grande que celle de Liu *et al.* (1997) pour cette même station (19 %). Mais nous analysons, là encore, cette différence comme étant le résultat des abondances moyennes (échantillons fixés) anormalement faibles (facteur 3) utilisées par ces auteurs.

II.C.2.3. Analyse des mesures de production en régime mésotrophe

La série des campagnes EqPac effectuées dans le Pacifique Central a permis de mettre en évidence une réduction notable (Tableaux II.13 et II.14) de la production primaire en liaison avec le phénomène El Niño. Par exemple, la production primaire totale ρC mesurée à 0° 140° W est en moyenne sur la colonne d'eau de 0.72 g C m⁻² j⁻¹ pendant un El Niño et entre 1.08 et 1.21 g C m⁻² j⁻¹ en situation dite "normale" (Barber *et al.*, 1996). Au même site, l'absorption azotée totale ΣpN est environ 2.3 fois plus faible pendant El Niño (109 vs 251 mg N m⁻² j⁻¹, McCarthy *et al.*, 1996). Quel que soit le sel azoté, à l'équateur, le taux d'absorption est toujours plus faible pendant un El Niño. Les plus fortes variations sont observées pour ρNO_3 et ρNO_2 (respectivement facteur 6 et 8) tandis que ρNH_4 varie seulement d'un facteur 2 (McCarthy *et al.*, 1996). Notons toutefois qu'à 0° 140° W, Chavez *et al.* (1996) ne montrent pas de différences de production primaire ρC en situation "normale" ou en situation El Niño, respectivement 0.94 et 0.91 g C m⁻² j⁻¹ (Tableau II.13).

Les valeurs des paramètres pC , pNO_3 , f et IA (indice d'assimilation) mesurés à la station SPC sont semblables à celles obtenues pendant des conditions "normales". Le taux d'absorption pNH_4 et IP (indice de productivité) présentent des valeurs moyennes intermédiaires. Ceci reflète, comme nous l'avons déjà noté dans la première partie, les conditions bien particulières de la campagne FLUPAC.

La production primaire totale pC dans l'upwelling équatorial oscille autour d'une valeur moyenne : $1 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (tableau II.13). La moitié de cette production totale (en carbone ou en azote) s'effectue dans les 30 premiers mètres, 75 à 90 % dans la couche de mélange (0-60 m).

Comme en régime oligotrophe et malgré la présence de nitrate en surface en quantité significative ($> 3 \mu M$), l'absorption en carbone pC est principalement réalisée par le picophytoplancton, 70 % dont la moitié par les seuls *Prochlorococcus*. La dominance des cellules picophytoplanctoniques au sein de la production peut s'expliquer par une limitation en élément nutritif, tel que le fer qui est actuellement incriminé (e.g. Martin *et al.*, 1990, 1994). Les eaux du Pacifique équatorial sont, en effet, caractérisées par des teneurs très faibles en fer dissous utilisable par le phytoplancton, inférieures à 0.1 nM (Coale *et al.*, 1996 ; Gordon *et al.*, 1997). Or, Price *et al.* (1994) montrent que le picophytoplancton n'est pas sensible à un enrichissement en fer tandis que la croissance des organismes supérieures à $3 \mu m$ et plus particulièrement les diatomées le serait, ce que confirment les travaux récents de Fitzwater *et al.* (1996). Ces observations sont en accord avec les mesures de Bidigare et Ondrusek (1996) qui montrent un accroissement de la fraction supérieure à $14 \mu m$ à 0° $140^\circ W$ lorsque l'on passe de conditions El Niño à des conditions "normales" (respectivement 2 à 12 % de la chlorophylle $> 14 \mu m$). Or dans l'océan Pacifique, la principale source de fer est représentée par les eaux qui remontent au niveau de la divergence équatoriale (Coale *et al.*, 1996 ; Gordon *et al.*, 1997). Notons par ailleurs, que les taux de division élevés estimés pour le picophytoplancton dans le chapitre 3 supportent l'hypothèse que sa croissance ne serait pas limitée par le fer. Les brouteurs recycleraient efficacement cet élément (Landry *et al.*, 1997). A cette même station, Blain *et al.* (1997) indiquent une limitation de la croissance des diatomées. Cette limitation pourrait être liée au fer mais elle pourrait être également due à une limitation en silicate "nouveau" (Ku *et al.*, 1995).

Les eaux du Pacifique équatorial sont caractérisées par une production nouvelle faible ($f \sim 0.17$, Tableau II.15) comparée à celle observée le long des côtes du Pérou ($f = 0.89$, Chavez et Barber, 1987 ; Chavez & Smith, 1995). Différentes hypothèses ont été évoquées pour expliquer ces caractéristiques notamment i) la régulation par un oligo-élément tel que le fer (Martin *et al.*, 1994), ii) la régulation par le broutage (Walsh, 1976) et iii) la régulation par les silicates (Dugdale *et al.*, 1995). Comment ces facteurs contrôlent-ils la production nouvelle?

i) Price *et al.* (1991) ont montré qu'une addition en fer stimule l'utilisation de NO_3 dans les eaux de surface tandis que l'absorption d'ammonium ne varie pas.

ii) En dépit d'une forte production journalière, la biomasse phytoplanctonique est constante indiquant un broutage important ($\sim 80\%$ de la production journalière sont consommés chaque jour, chapitre 3, § III.B.2.1). En retour les prédateurs excrètent de l'ammonium (*e.g.* Caron & Goldman, 1990) et de l'azote organique dissous recyclé par les bactéries hétérotrophes sous forme d'ammonium (Kirchman *et al.*, 1989 ; Legendre & Rassoulzadegan, 1995), pour le phytoplancton. Pendant la campagne OLIPAC, dans la bande équatoriale le long de 150°W , Raimbault *et al.* (1999) mesurent des taux de régénération de l'ammonium dans la couche de mélange ($\sim 3 \text{ mgN.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$) qui sont suffisants pour satisfaire l'essentiel des besoins en azote total (ΣpN dans la couche de mélange de 2 à 4 $\text{mgN.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$, paragraphe II.C.2.1). Ajoutons que l'ammonium est la forme azotée préférentiellement utilisée par le phytoplancton et que des teneurs en ammonium, de l'ordre de $0.2 \mu\text{M}$ (celles de l'upwelling équatorial, Raimbault *et al.*, 1999), sont suffisantes pour diminuer de façon significative l'absorption du nitrate (figure 7 de Price *et al.*, 1994).

iii) Dugdale *et al.* (1995) mettent en évidence l'importance des silicates dans la production nouvelle. La matière exportée, dans un système en équilibre, est compensée par un apport égal à la production nouvelle (Eppley & Peterson, 1979). Dans les systèmes HNLC tels que l'upwelling équatorial du Pacifique, l'azote est efficacement recyclé (Raimbault *et al.*, 1999) tandis que les silicates sont exportés par sédimentation des diatomées, conduisant à une limitation de la production par les silicates comme le notent Ku *et al.* (1995).

II.C.3. COMPARAISON DES PRODUCTIONS DANS LES DEUX RÉGIMES

La distinction entre le régime oligotrophe dans le Pacifique équatorial Ouest et le régime mésotrophe dans l'upwelling équatorial (Pacifique Central) se fait sur l'existence ou non de nitrate en surface. La comparaison des productions dans les deux sites prendra en compte cette distinction ainsi que les profils verticaux de l'intensité lumineuse. On considérera aussi, d'une part les productions primaires effectuées dans la couche euphotique (100-1 % I_0) et d'autre part celles ayant lieu dans la couche dépourvue en nitrate (0-70 m) dans le Pacifique Ouest et la couche disposant du même éclaircissement (0-40 m) dans l'upwelling équatorial.

II.C.3.1. Production totale en carbone et en azote

La production primaire totale en terme de carbone ρC répond fortement à un enrichissement en sels nutritifs dans la couche de surface. Les taux d'absorption en carbone ρC sont supérieurs à $10 \text{ mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ dans la couche de surface de la station du Pacifique Central (SPC, 0° 150° W) tandis qu'ils ne dépassent pas $6 \text{ mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ dans la couche dépourvue en nitrate du Pacifique Ouest (SPO, 0° 167° E). Ajoutons que les maximums de production primaire sont observés à des profondeurs très différentes, en surface à la station SPC ($\sim 22 \text{ mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$) et au sommet de la nitracline (80 m) à la station SPO ($\sim 6 \text{ mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$). En valeur intégrée sur la couche euphotique (1 % I_0 , ~ 100 m à la station SPO et ~ 70 m à la station SPC), la production primaire est deux fois plus grande à la station SPC par rapport à la station SPO (respectivement $1032 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ et $539 \text{ mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$).

En terme de production azotée totale (ΣpN), des résultats voisins sont observés. L'absorption azotée totale (ΣpN) est inférieure à $2 \text{ mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ dans la couche dépourvue en nitrate de la station SPO tandis que ΣpN varie entre 2.7 et $4.2 \text{ mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$ dans les 40 premiers mètres de la station SPC. Comme pour ρC , le taux maximum ΣpN semble moins profond à la station SPC (~ 20 m) qu'à la station SPO (~ 40 m). En valeur intégrée sur la couche euphotique, la production azotée totale à la station SPC est 1.5 fois plus grande qu'à la station SPO (respectivement $210 \text{ mg N m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ et $142 \text{ mg N m}^{-2} \text{ j}^{-1}$). Rappelons que dans les deux régimes, l'essentiel de la production primaire en terme de carbone et/ou d'azote est réalisée dans la couche de mélange (~ 60 % dans le Pacifique Ouest et ~ 80 % dans le Pacifique Central). Ces observations indiquent que la différence de production totale en terme de

carbone et/ou d'azote d'un site à l'autre est fonction de la teneur en sels nutritifs dans la couche de surface.

Quel que soit le régime, l'essentiel de la production primaire est basée sur l'absorption de l'ammonium (en moyenne 75 % à la station SPO et 70 % à la station SPC). Pour aller plus loin dans notre raisonnement, nous nous sommes appuyés sur les résultats de Raimbault *et al.* (1999). Dans la mesure où ceci est une hypothèse raisonnable, la différence de production d'un site à l'autre serait donc fonction des taux de régénération de l'ammonium. Selon le schéma de Legendre & Rassoulzadegan (1995), du fait de la pauvreté en azote des eaux du Pacifique Ouest, les bactéries seraient en compétition avec le phytoplancton vis à vis de la prise en ammonium tandis que dans le Pacifique Central, les bactéries contribueraient à la régénération de cet élément.

II.C.3.2. Productions picophytoplanctoniques

Comme pour la biomasse en pigments, la contribution des algues supérieures à 3 μm à la production primaire totale est un peu plus élevée dans la couche de surface de la station SPC (~ 26 %) que dans la couche dépourvue en nitrate (~ 18 %). Néanmoins, le picophytoplancton assure l'essentiel de la production primaire totale sur toute la colonne d'eau, plus de 80 % dans le Pacifique Ouest et plus de 70 % dans le Pacifique Central. Les *Prochlorococcus* effectuent l'essentiel de la production primaire du phyto- et du picophytoplancton (respectivement 55 et 67 %) dans les eaux dépourvues en nitrate du Pacifique Ouest. Dans le Pacifique Central, la production primaire du picophytoplancton se distribue entre les *Prochlorococcus* et le groupe picoeucaryotes-*Synechococcus*. Des résultats identiques ont été trouvés quant à la répartition du carbone picophytoplanctonique dans le Pacifique Ouest et Central (II.B.4.2).

II.C.3.3. Indices de Productivité et d'assimilation

Il est intéressant de noter que les indices de productivité IP et d'assimilation IA sont semblables dans les deux sites (Tableau II.16) ce qui suggère que le phytoplancton est adapté à son environnement. Par contre si l'on calcule la productivité globale ($\Sigma\text{pC}/\Sigma\text{Ch-a}$), la station SPC est 1.4 fois plus productive que la station SPO. Si l'on considère l'indice d'assimilation global ($\Sigma\text{pN}/\Sigma\text{Chl-a}$), on note que la station SPC serait 1.2 fois plus productive que la station SPO.

Tableau II-16: Comparaison des indices de productivité IP ($\text{mg C mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$) et d'assimilation IA ($\text{mg N mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$) entre la station SPO et la station SPC.

	PACIFIQUE EQUATORIAL OUEST	PACIFIQUE EQUATORIAL CENTRAL
IP ($\text{mg C.mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$)		
Maximum (0-20 m)	6.5 ± 1.2	7.1 ± 0.8
100-0.1 % lo	3.1 ± 0.4	3.2 ± 0.4
IA ($\text{mg N mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$)		
Maximum	0.78	0.82
100-1 % lo	0.55	0.60
$\Sigma\rho\text{C}/\Sigma\text{Chl-a}$ (100-0.1%)	2.5 ± 0.3	3.5 ± 0.4
$\Sigma\rho\text{N}/\Sigma\text{Chl-a}$ (100-1%)	7.4	8.9

Examinons maintenant les indices de productivité par groupe d'algues (Tableau II.17). Dans la couche de mélange, les indices de productivité par groupe sont semblables dans les deux régimes. En profondeur, les indices de productivité sont beaucoup plus faibles et nous pouvons également noter que dans les deux régimes les *Prochlorococcus* semblent plus productifs que les deux autres groupes.

Tableau II-17: Comparaison des indices de productivité IP ($\text{mg C mg } \Sigma\text{Chl-a}^{-1} \text{ h}^{-1}$) par groupe d'algue entre la station SPO et la station SPC.

	SPO	SPC
Couche de surface		
Pro	4.6 ± 1.5	5.7 ± 1.1
Syn + Peu	5.7 ± 1.5	6.4 ± 1.2
Eucaryotes	6.1 ± 1.6	6.2 ± 1.2
En Profondeur (0.1 %)		
Pro	1.7 ± 1.1	0.8 ± 0.2
Syn + Peu	0.5 ± 0.3	0.5 ± 0.2
Eucaryotes	0.2 ± 0.1	0.2 ± 0.1

II.C.3.4. Production nouvelle et rapport f

Les profils de production nouvelle ρNO_3 diffèrent d'un site à l'autre. Le maximum serait localisé aux environs de 60 m ($0.26 \text{ mgN.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$) à la station SPO et à 20 m ($0.80 \text{ mgN.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$) à la station SPC. En valeur intégrée sur la couche euphotique ($\sim 1\%$ lo), la production nouvelle de la station SPC est environ 2 fois plus grande qu'à la station SPO, respectivement $38 \text{ mgN.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ et $18 \text{ mgN.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$. Ceci

doit conduire à des flux exportés deux fois plus grands à la station SPC, comme le vérifie les mesures des trappes à sédiments (Rodier & Le Borgne, 1997).

La valeur maximum de f à la station SPO est observée à 100 m (0.20) et est semblable aux valeurs de f dans la couche de mélange de la station SPC. A $0^{\circ} 150^{\circ} W$ (SPC), la valeur maximum de f est mesurée en surface et est de 0.25. En moyenne sur la couche euphotique ($\sim 1\%$ I_0), le facteur f est de 0.12 à la station SPO et de 0.17 à la station SPC. Ainsi, en dépit des fortes teneurs en nitrate dans les eaux de surface de l'upwelling équatorial, la contribution de la production nouvelle à la production totale est faible. Le système fonctionne, comme à la station SPO, sur la base des sels azotés régénérés. Il faut cependant noter que les causes de la faible absorption de nitrate aux stations SPO et SPC sont différentes. A $0^{\circ} 167^{\circ} E$ (SPO), la pauvreté en nitrate des eaux de la couche superficielle où s'effectue plus de 60 % de la production primaire totale suffit à expliquer la faible contribution de la production nouvelle à la production totale. A $0^{\circ} 150^{\circ} W$ (SPC), la pauvreté en fer des eaux de l'upwelling équatorial conditionnerait la structure de taille de l'écosystème et son fonctionnement basé sur la régénération limitant ainsi l'absorption du nitrate (§ II.C.2.2).

II.D. CONCLUSION ET RÉSUMÉ DU CHAPITRE

Dans l'océan Pacifique équatorial, la communauté phytoplanctonique est dominée (> 70 %) par le picophytoplancton (< 3 μm), constitué de *Prochlorococcus*, de *Synechococcus* et de picoeucaryotes. L'apparition de nitrate favorise le développement des picoeucaryotes, des diatomées et, dans la mesure où la quantité de lumière disponible est suffisante, des *Synechococcus* tandis que l'abondance des *Prochlorococcus* varie peu. Néanmoins, indépendamment de la présence ou de l'absence de nitrate, les *Prochlorococcus* demeurent le groupe cellulaire le plus abondant. A la station Ouest oligotrophe (0° 167° E, SPO), les rapports moyens $N_{\text{Pro}}/N_{\text{Syn}}$ et $N_{\text{Pro}}/N_{\text{Peu}}$ sur la colonne d'eau sont d'environ 100 et sont typiques des régimes oligotrophes. A 0° 150° W dans l'upwelling équatorial (SPC), les rapports $N_{\text{Pro}}/N_{\text{Syn}}$ et $N_{\text{Pro}}/N_{\text{Peu}}$ sont de l'ordre de 20 et sont, notamment pour $N_{\text{Pro}}/N_{\text{Syn}}$, anormalement élevés par rapport à ceux obtenus dans l'upwelling équatorial de l'océan Atlantique ($N_{\text{Pro}}/N_{\text{Syn}}$ 0.1-1.5 et $N_{\text{Pro}}/N_{\text{Peu}}$ 2-25, Partensky *et al.*, 1996). Cet enrichissement en cellules dont la taille est supérieure à 0.8 μm dans le Pacifique Central se traduit non seulement par un accroissement de la biomasse phytoplanctonique en pigments (facteur 1.3) et de la production primaire totale (facteur 2) mais aussi par un changement des contributions des différents groupes à la biomasse totale en pigments, à la production primaire totale, à la biomasse en carbone et à la production primaire du picophytoplancton.

A la station SPO, la biomasse totale en pigments ($\Sigma\text{Chl-a}$) sur la colonne d'eau est de 28 mg m^{-2} avec une contribution moyenne de 57 % pour la divinyl chlorophylle *a* associée aux *Prochlorococcus*. A la station SPC, nous obtenons respectivement une biomasse totale en pigments de 37 mg.m^{-2} et une contribution moyenne pour les *Prochlorococcus* de 44 %. La production primaire totale en carbone (ρC) est en moyenne sur la colonne d'eau de 0.6 $\text{g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ à la station SPO et de 1.1 $\text{g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ à la station SPC. Dans les couches de mélange, la contribution des "grandes" algues à la biomasse et à la production primaire totales sont respectivement 15 et 18 % dans la couche

la biomasse et à la production primaire totales sont respectivement 15 et 18 % dans la couche dépourvue en nitrate du Pacifique Ouest et 30 et 26 % dans la couche de mélange du Pacifique Central. Au sein du picophytoplancton, la biomasse en carbone et la production primaire sont dominées par les *Prochlorococcus* dans la couche dépourvue en nitrate du Pacifique Ouest, respectivement 80 et 67 % tandis que dans la couche de mélange du Pacifique Central, la biomasse en carbone et la production primaire du picophytoplancton se distribuent à peu près également entre les *Prochlorococcus* et l'ensemble des picoeucaryotes et des *Synechococcus*. Indépendamment du régime, les *Synechococcus* ne représentent qu'une fraction mineure de la biomasse en carbone du picophytoplancton (< 10 %). Dans la couche de mélange de la station SPC, la contribution des *Synechococcus* à la production primaire picophytoplanctonique est faible (~10 %). Il est vraisemblable qu'au regard de la contribution de ces organismes à la biomasse totale en carbone (~3 %), la production primaire réalisée par ces organismes à la station SPO soit également faible. Cette dominance des *Prochlorococcus* en terme d'abondance, de biomasse et de production est commune à beaucoup de régimes oligotrophes. Dans le Pacifique Central mésotrophe, les *Prochlorococcus* demeurent un contributeur important de la production primaire totale (~40 %).

La variation d'un facteur 2 de la production primaire entre les deux régimes semble liée à la teneur en sels nutritifs dans la couche de mélange. C'est en effet dans cette couche que s'effectue l'essentiel de la production primaire (~ 60 % à la station SPO et ~80 % à la station SPC). Paradoxalement, la production nouvelle (ou absorption de nitrate) dans l'upwelling équatorial à 0° 150° W, bien que deux fois plus grande, demeure faible (17 % de la production primaire totale) et indique une dépendance de la production primaire à la station SPC vis-à-vis des sels recyclés dans la couche euphotique comme à la station SPO. En nous basant sur les résultats de Raimbault et al. (1999), nous pouvons conclure que la différence de production primaire entre les deux régimes serait contrôlée par les flux de régénération de l'ammonium. Cette conclusion est confortée par i) l'ammonium comme source azotée majeure et ii) la similitude des indices de productivité et d'assimilation dans les deux régimes suggérant une adaptation du phytoplancton à son environnement. Cependant l'upwelling équatorial est globalement plus productif. Les changements de composition ne vont pas jusqu'à compenser le fait que la production primaire soit effectuée sur une couche plus profonde dans la "warm pool" relativement à l'upwelling équatorial.

L'étude des paramètres cellulaires à l'aide de la diffusion aux petits angles (FS, indice de taille), de la fluorescence rouge (RF, proportionnelle au contenu cellulaire en pigments) et du contenu cellulaire en pigments fait apparaître des caractéristiques contrastées pour les procaryotes et les picoeucaryotes entre les couches de mélange des stations SPO et SPC. Les procaryotes ont des contenus cellulaires en pigments (et/ou RF) plus élevés dans la couche de mélange de la station SPC tandis que l'inverse est noté pour les picoeucaryotes. Les tailles moyennes des *Prochlorococcus* sont significativement différentes entre les deux régimes, avec $0.72 \pm 0.06 \mu\text{m}$ dans la couche de mélange de la station SPC et $0.55 \pm 0.05 \mu\text{m}$ dans la couche de mélange de la station SPO. Pour les deux autres groupes cellulaires, les diamètres moyens ne sont pas différents entre les deux régimes, en moyenne $0.94 \pm 0.08 \mu\text{m}$ pour les *Synechococcus* et $1.97 \pm 0.14 \mu\text{m}$ pour les picoeucaryotes.

Quel que soit le régime, les variations du contenu cellulaire en pigments sur la verticale sont toujours plus importantes pour les *Prochlorococcus* que pour les picoeucaryotes, traduisant la capacité de ces organismes à s'adapter sur une large gamme d'éclairement. Pour les *Prochlorococcus*, les variations des paramètres cellulaires entre la couche dépourvue en nitrate et le maximum profond de chlorophylle de la station SPO sont élevés, respectivement 20 en terme de FS, 10 en terme de contenu cellulaire en pigments et 18 en terme de fluorescence rouge. Ceci traduit probablement l'apparition d'une sous-population de *Prochlorococcus* dont les caractéristiques diffèrent par rapport à celles de la population de surface. L'extrapolation de la relation FS-volume en profondeur indique une variation significative de la taille des *Prochlorococcus* entre la couche dépourvue en nitrate et le maximum profond de chlorophylle. La taille moyenne affectée à ces *Prochlorococcus* profonds est celle des *Prochlorococcus* de la couche de mélange de la station SPC, soit $0.72 \mu\text{m}$. Cette distinction de taille pour les *Prochlorococcus* sur la verticale en régime oligotrophe est confirmée par les observations de Campbell *et al.* (1994a), de Sieracki *et al.* (1995) et de Partensky *et al.* (1996).

Nous avons proposé une estimation des rapports carbone/chlorophylle (θ^{-1}) pour le picophytoplancton et par classe d'algue. Les valeurs θ^{-1}_{Peu} à la station SPC et θ^{-1}_{Pro} dans les deux régimes sont semblables aux valeurs publiées dans la littérature pour le phytoplancton. Ces observations confirment la distinction de taille des *Prochlorococcus* entre les deux régimes et nous

permettent d'avoir confiance dans nos estimations de taille. Typiquement, ces rapports estimés sont voisins de 100 en surface et de 20 en profondeur.

Il est intéressant de noter que pour un éclaircissement donné, les rapports θ^{-1}_{Pro} sont semblables dans les deux régimes, ce qui suggère que le rapport θ^{-1}_{Pro} serait constant dans le Pacifique équatorial.

Dans la couche de mélange de la station SPC où s'effectue l'essentiel de la production primaire, le rapport θ^{-1}_{pico} est de $95 \pm 12 \text{ g C g } \Sigma\text{Chl}^* \cdot \text{a}^{-1}$.

Le maximum profond de chlorophylle présente de nombreuses similitudes avec les eaux équatoriales du Pacifique Central, similitudes non seulement en terme de biomasse en pigments, de composition du phytoplancton, de distribution en taille et d'indice de taille mais aussi en terme de contribution de la production nouvelle à la production totale. Nous pouvons également noter que pour les paramètres dépendant de la lumière (contenu cellulaire en pigment, rapport θ^{-1} , indice de productivité), les valeurs dans les deux régimes sont semblables pour un éclaircissement donné.

CHAPITRE 3:

III. DYNAMIQUE DU PICOPHYTOPLANKTON DANS LE PACIFIQUE CENTRAL :

ESTIMATION DES TAUX DE CROISSANCE ET DE BROUTAGE À
L'AIDE DES MESURES DE CYTOMÉTRIE EN FLUX

INTRODUCTION

Dans l'océan du large et plus particulièrement dans les régions équatoriales, le picophytoplancton occupe une place majeure au sein de la biomasse (Li *et al.*, 1983 ; Herbrand *et al.*, 1985 ; Peña *et al.*, 1990 ; Le Bouteiller *et al.*, 1992 ; Campbell *et al.*, 1994a) mais également au sein de la production primaire (e.g. Li *et al.*, 1993 ; Vaultot *et al.*, 1995, Liu *et al.*, 1997). Le chapitre précédent a permis de confirmer le rôle majeur du picophytoplancton dans le Pacifique équatorial non seulement dans la "warm pool" à 0° 167° E (station SPO) mais également dans l'upwelling équatorial à 0° 150° W (station SPC). Pendant longtemps, les océanographes considéraient le traditionnel couplage diatomées-copépodes-poissons comme la seule voie de circulation de la matière dans l'océan (Cushing, 1989). Le développement d'outils analytiques a permis de découvrir des cellules phytoplanctoniques de très petite taille, le picophytoplancton (0.2 - 2 µm, Sieburth, 1978). Dans le même temps est né un nouveau concept, la boucle microbienne où la matière circule entre le phytoplancton de petite taille, ses brouteurs les protistes et les bactéries (Azam *et al.*, 1983 ; Sherr & Sherr, 1994). La chaîne microbienne est généralement associée aux systèmes oligotrophes tandis que la chaîne classique prédomine dans les systèmes eutrophes (Legendre & Rassoulzadegan, 1995). Dans les eaux du large les protozoaires exercent un double contrôle au sein des petits producteurs primaires, un contrôle vers le bas par consommation du phytoplancton (Walsh, 1976 ; Banse, 1992 ; Cullen *et al.*, 1992a ; Landry *et al.*, 1995ab ; Liu *et al.*, 1995) et un contrôle vers le haut en recyclant rapidement les sels nutritifs indispensables au phytoplancton (Harrison, 1978 ; Glibert, 1982 ; Probyn, 1987; Caron & Goldman 1990; Ferrier & Rassoulzadegan, 1994 ; Landry *et al.*, 1997). Dans le Pacifique équatorial, différentes études indiquent un étroit couplage entre la production primaire et sa consommation par broutage (Cullen *et al.*, 1992a ; Landry *et al.*, 1995ab, Landry *et al.*, 1997). Dans un article de synthèse, Banse (1995) écrit: « Zooplankton: Pivotal role in the control of ocean production ».

Dans le contexte général du cycle du carbone et des processus biologiques qui en influencent la dynamique, on voit ici toute l'importance d'étudier le couplage très étroit entre le picophytoplancton et ses brouteurs. C'est dans ce but que depuis une dizaine d'années se sont développées diverses méthodes visant à quantifier i) le broutage des différents groupes du picophytoplancton et ii) leur taux de croissance. Ces approches sont variées (analyse du cycle de l'ADN par cytométrie en flux, dilution isotopique, broutage relatif, technique de l'inhibition sélective); chacune possède des avantages spécifiques mais également des limites propres ou des ambiguïtés (Landry, 1994).

Notre démarche propose une estimation des taux de croissance et des taux de broutage par un suivi *in situ* des abondances des trois groupes majeurs du picophytoplancton: les *Prochlorococcus*, les picoeucaryotes et les *Synechococcus*. Parce que le pas d'échantillonnage effectué à 0° 167° E (station SPO) n'est pas satisfaisant (§ III.B.3.2), ces estimations n'ont été réalisées qu'à partir des mesures obtenues à la station du Pacifique Central (0° 150° W, station SPC). Une première partie descriptive présente l'évolution des abondances et des propriétés optiques des trois groupes du picophytoplancton au cours de la station SPC (7 jours). Ces variations interprétées en terme de division cellulaire et de broutage nous ont permis de développer un modèle simple dans le but d'estimer des taux de croissance et de broutage pour chacun des trois groupes cellulaires analysés au cytomètre en flux. La deuxième partie présente successivement la méthode, les résultats et les limitations de ce modèle. Enfin une estimation de la production primaire pour les trois groupes du picophytoplancton est présentée. Les productions brutes et nettes estimées pour l'ensemble de la communauté picophytoplanctonique sont également comparées aux mesures classiques (¹⁴C). Cette approche de la production primaire est au coeur des préoccupations actuelles qui cherchent à estimer la production primaire en éliminant les incubations, sources d'artefacts (e.g. Vaulot *et al.*, 1995 ; Claustre *et al.*, 1999).

Dans ce chapitre, nous utilisons les données généreusement fournies par J. Blanchot pour la cytométrie en flux, Y. Dandonneau et A. Le Bouteiller pour la production primaire. Ils seront cités en tant que communication personnelle (comm. pers.). L'analyse des résultats a été effectuée par moi-même en collaboration avec J.-M. André, J. Blanchot, Y. Dandonneau et M.-H. Radenac.

Ce chapitre a fait l'objet de deux articles, l'un publié dans les *Comptes Rendus à l'Académie des Sciences* (article 1) le second soumis à *Journal of Geophysical Research* (article 2), et sont présentés en annexe (annexes B et C). Nous reprenons ici, avec plus de détails les résultats qui y sont présentés. D'autres points seront développés, en particulier les variations journalières de l'indice de taille (FS), la relation FS-taille et les limitations du modèle.

III.A. EVOLUTION AU COURS DES 7 JOURS DE LA STATION DU PACIFIQUE

CENTRAL (0° 150° W)

Les conditions générales et les profils moyens des paramètres physiques, chimiques et biologiques rencontrés à cette station longue durée ont été décrits dans la première partie du chapitre 2 (§ II.A.2.1). Nous décrivons maintenant les variations de ces paramètres au cours des 7 jours.

Puisque le mélange influence les variations d'abondance (§ III.B.2.5), nous commençons cette partie par la description de l'évolution de la densité au cours des 7 jours de la station SPC. Nous examinerons ensuite les variations des abondances et des propriétés optiques au cours de cette station.

III.A.1. DENSITÉ

Tous les jours, une stratification diurne apparaît en surface dès le lever du soleil (~ 6 h du matin). Le maximum de stratification concerne la couche 0-25m et est noté à 15 h (Figure III.1B). A 40 m, un signal plus faible et décalé dans le temps est également observé. A 19 h, la convection a déjà débuté: une destratification et un enfoncement de la thermocline diurne sont observés. Entre 0 et 25 m, le gradient vertical de densité est minimum entre 23 h et 3 h du matin. A 7 h, le matin suivant, la densité est homogène jusqu'à 50-60 m. D'autres observations dans le Pacifique Central indiquent également une couche de mélange profonde (e.g. Peters *et al.*, 1994 ; Lien *et al.*, 1995).

L'intensité de cette stratification diurne varie d'un jour à l'autre ; elle est maximum le jour 3 et minimum les deux premiers jours. Le maximum de stratification correspond à un minimum de vent et de couverture nuageuse et inversement. Sous la couche de mélange (50-60 m), la densité varie de façon irrégulière avec le temps (Figure III.1A). Cette variabilité est attribuable aux ondes internes, générées par les vents et les courants (Denman & Gargett, 1983). Une onde peut affecter la couche superficielle de l'océan sur une échelle de temps de quelques heures à plusieurs centaines d'heures

selon la stratification et le taux de dissipation de l'énergie. Les déplacements verticaux peuvent atteindre plusieurs dizaines de mètres. La Figure III.1A montre le passage d'ondes internes dont les amplitudes varient entre 10 et 20 mètres.

Les 3 derniers jours (5 à 7), la densité maximum de la couche de mélange est plus faible que les jours précédents et résulte d'une diminution de la salinité dans toute cette couche (Tableau III.1).

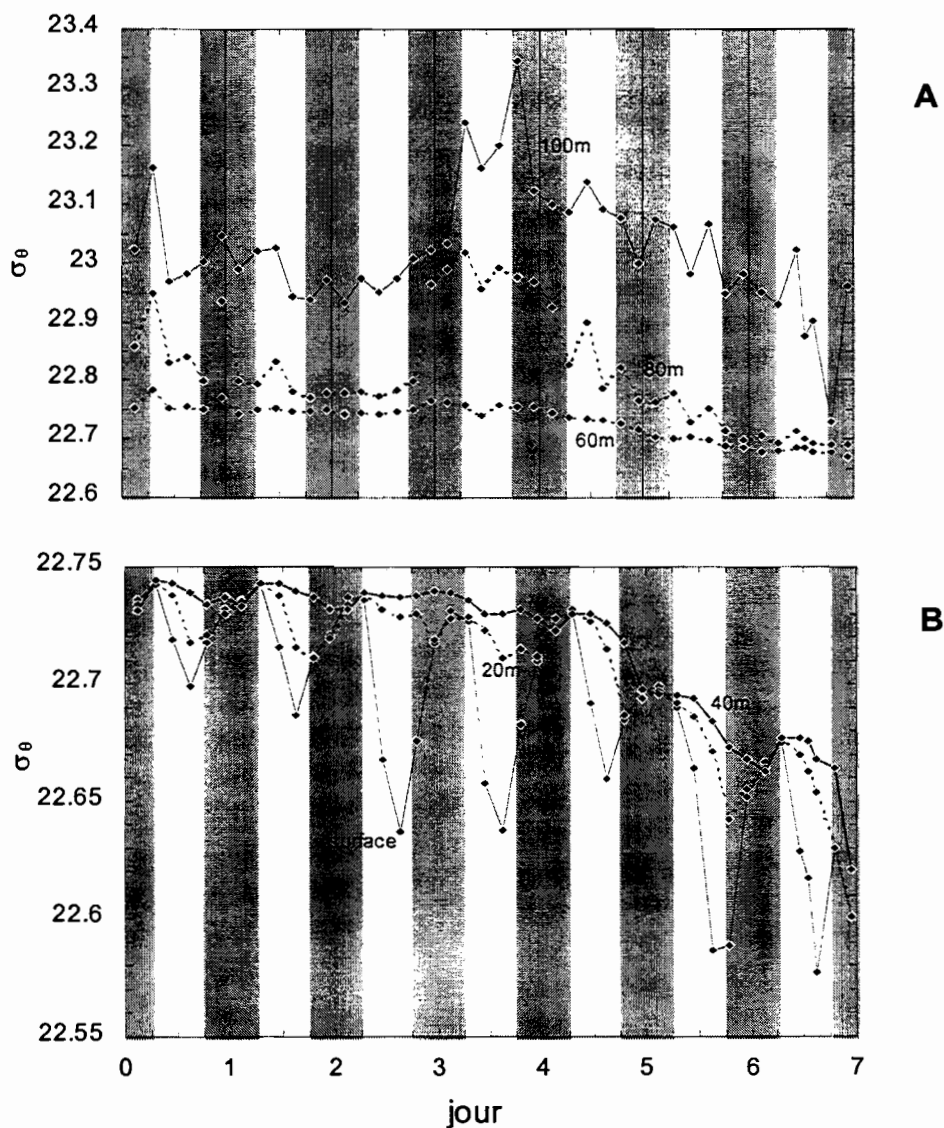


Figure III-1: Evolution de la densité (σ_θ) dans la couche de mélange (B) et en profondeur (A) au cours de la station SPC (0° 150° W). Cette figure est issue de la figure 2 de l'article 2.

Nous avons examiné l'évolution au cours du temps des paramètres chimiques et biologiques. Nous avons choisi de comparer les valeurs moyennes calculées sur la couche 0-40 m aux stations de

3 h du matin pour éliminer la variabilité de la journée. Les résultats sont présentés dans le Tableau III.1 en moyenne pour les 4 premiers jours (1-4), le 5ème jour et les deux derniers jours (6-7) de la station SPC. Les différents paramètres examinés présentent une différence notable entre les 4 premiers jours et les deux derniers jours. Notons également que le coefficient de variation associé à chaque valeur moyenne est généralement plus élevé pour les deux derniers jours. Sauf pour la chlorophylle *a* totale ($\Sigma\text{Chl-a}$), les valeurs moyennes du 5ème jour sont intermédiaires entre celles calculées pour les 4 premiers et les deux derniers jours. Ces variations suggèrent que nous avons échantillonné une masse d'eau légèrement différente à la fin de la station. Le jour 5 correspond au jour de transition. Comme nous le verrons dans le paragraphe suivant, les abondances cellulaires présentent également des variations notables avec l'arrivée de la nouvelle masse d'eau.

Tableau III-1: Valeurs moyennes de la salinité (S, psu), de la teneur en oxygène (O_2 , $\mu\text{mol kg}^{-1}$), en nitrate (NO_3 , μM), en nitrite (NO_2 , μM), et de la chlorophylle *a* totale ($\Sigma\text{Chl-a}$, $\mu\text{g l}^{-1}$) dans la couche 0-40 m, pour les 4 premiers, le 5ème jour et les deux derniers jours de la station SPC (0° 150° W). n: nombre de données associées aux moyennes et écart-types.

JOUR	S (psu)	O_2 ($\mu\text{mol kg}^{-1}$)	NO_3 (μM)	NO_2 (μM)	$\Sigma\text{Chl-a}$ ($\mu\text{g l}^{-1}$)	n
1 - 4	35.297 $\pm$ 0.009	184.5 $\pm$ 1.9	3.25 $\pm$ 0.05	0.54 $\pm$ 0.01	0.353 $\pm$ 0.023	20
5	35.260 $\pm$ 0.001	189.3 $\pm$ 1.3	3.15 $\pm$ 0.01	0.44 $\pm$ 0.01	0.370 $\pm$ 0.019	5
6 - 7	35.197 $\pm$ 0.035	191.6 $\pm$ 1.6	3.05 $\pm$ 0.22	0.28 $\pm$ 0.06	0.278 $\pm$ 0.019	10

III.A.2. ABONDANCES ET PROPRIÉTÉS OPTIQUES

Dans une synthèse, Sournia (1974) montre, à partir d'observations *in situ* et en laboratoire, que de nombreux processus relatifs au phytoplancton présentent des variations nycthémérales (par exemple la concentration en chlorophylle, la capacité photosynthétique, l'assimilation d'azote, le rythme de la division cellulaire) démontrant ainsi l'importance de cette échelle de temps pour les études du phytoplancton. Ces variations sont liées au cycle de la lumière. Par exemple, en culture, Stramski et Reynolds (1993) présentent pour les diatomées, les variations nycthémérales de la distribution en taille, de l'indice de réfraction, du contenu cellulaire en chlorophylle *a* et en carbone. Du point de vue des observations *in situ*, Le Bouteiller et Herbland (1982), dans l'océan Atlantique, montrent des variations nycthémérales importantes de la chlorophylle sur toute la colonne d'eau (figure

1 de ces auteurs). Récemment dans le Pacifique équatorial Central, Dandonneau et Neveux (1997) présentent un cycle journalier de la fluorescence *in situ*.

Les mesures de cytométrie en flux réalisées 4 fois par jour (3, 11, 19 et 23 h) à 0° 150° W pendant 7 jours à l'occasion de la campagne FLUPAC, nous permettent d'étudier *in situ* les variations nycthémérales des abondances et des paramètres cellulaires optiques (diffusion aux petits angles FS et fluorescence rouge RF) des trois groupes du picophytoplancton.

III.A.2.1. Description de l'évolution des abondances et des propriétés optiques

Commençons cette description par un exemple détaillé à l'occasion de l'échantillonnage "Haute Fréquence" en surface, réalisé entre 17 h le jour 5 et 17 h le jour 6. C'est l'objet de l'article 1. Lors de cette expérience horaire, les *Synechococcus* présentent un cycle peu marqué et les données sont bruitées. Les variations des paramètres (abondance et propriétés optiques) relatifs aux *Synechococcus* ne sont donc pas décrites dans cet exemple. Par contre pour le reste de la station SPC ces organismes seront traités comme les autres.

Pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes, cette expérience horaire nous permet de décrire un rythme nycthéméral (Figure III.2).

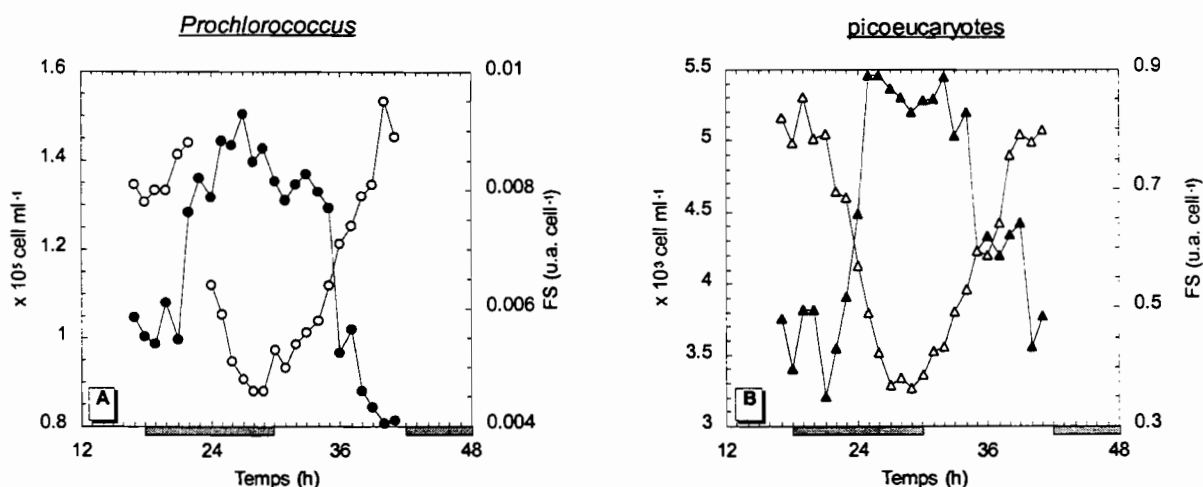


Figure III-2: Variations de l'abondance cellulaire (10^5 ou $10^3 \text{ cell ml}^{-1}$) et de la diffusion aux petits angles (FS, u.a. cell^{-1}) des *Prochlorococcus* (A) et des picoeucaryotes (B) à l'occasion d'un échantillonnage "Haute Fréquence" (horaire) en surface, de 17 h le jour 5 à 17 h le jour 6 de la station SPC (0° 150° W). Les symboles pleins représentent les abondances, les symboles vides la FS. Cette figure est issue de la figure 3 de l'article 1.

Pour les deux groupes, les abondances diminuent au cours de la journée pour atteindre un minimum aux environs de 18 h. Le nombre de cellules augmente alors brutalement jusqu'au milieu de la nuit (2-3 h) avec des variations relatives de 50% pour les *Prochlorococcus* et de 60% pour les picoeucaryotes. La FS montre des variations inverses de celles de l'abondance cellulaire. La FS augmente régulièrement au cours de la journée, d'un facteur 2, et diminue brutalement lorsque l'abondance augmente pour atteindre un minimum en fin de nuit.

Ces variations nycthémérales observées pour la surface sur un seul cycle "Haute Fréquence", se retrouvent tous les jours de la station au sein de la colonne d'eau, notamment dans la couche de mélange pour les trois groupes cellulaires du picophytoplancton (Figures III.3, III.4 et III.5). Dans la couche de mélange, l'abondance maximum (jusqu'à $2.1 \cdot 10^5$ cell ml⁻¹) des *Prochlorococcus* est généralement observée à 23 h et le minimum (jusqu'à 10^5 cell ml⁻¹) à 11 h sauf en surface où ce serait plutôt 19 h (4/7) (Figure III.3). A l'inverse la FS maximum est observée soit à 11 soit à 19 h et le minimum à 23 ou 3 h. Pour les picoeucaryotes (Figure III.4), indépendamment de la profondeur, l'abondance maximum (jusqu'à $7.5 \cdot 10^3$ cell ml⁻¹) est presque toujours observée à 3 h et le minimum ($3.9 \cdot 10^3$ cell ml⁻¹) à 19 h. Dans la couche mélangée, la FS maximum est toujours observée à 19 h et la FS minimum à 3 h. Pour les *Synechococcus* (Figure III.5), l'augmentation journalière en terme d'abondance apparaît toujours entre 11 h et 19 h (jusqu'à $13.4 \cdot 10^3$ cell ml⁻¹) tandis que le maximum de FS est observé à 11 h.

Quel que soit le groupe cellulaire, les abondances et les FS présentent, notamment dans les 40 premiers mètres, un cycle journalier bien marqué et répétitif. Ces deux paramètres varient de façon opposée. Il est à noter que, pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes, la FS continue à augmenter alors (au vu des abondances) que la division cellulaire a déjà commencé. Ce phénomène est très probablement lié à la déformation des cellules au moment de la division qui engendre une variation complexe du signal de la FS.

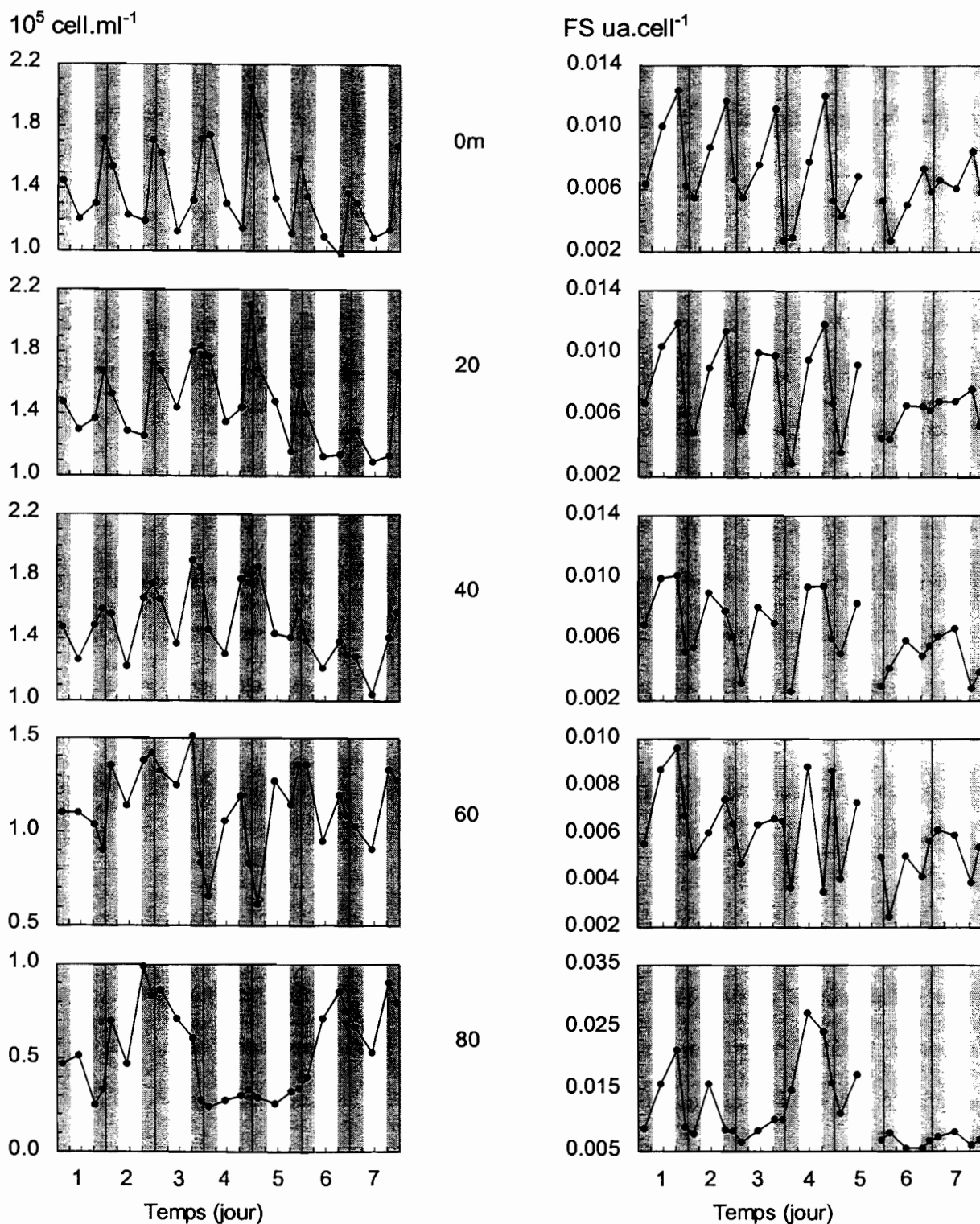
Prochlorococcus

Figure III-3: Evolution de l'abondance cellulaire ($10^5 \text{ cell ml}^{-1}$) et de la diffusion aux petits angles (FS, u.a. cell^{-1}) des *Prochlorococcus* au cours de la station SPC (7 jours, 0° 150° W). La nuit est représentée par les aires grisées. Cette figure est issue de la figure 3 de l'article 2.

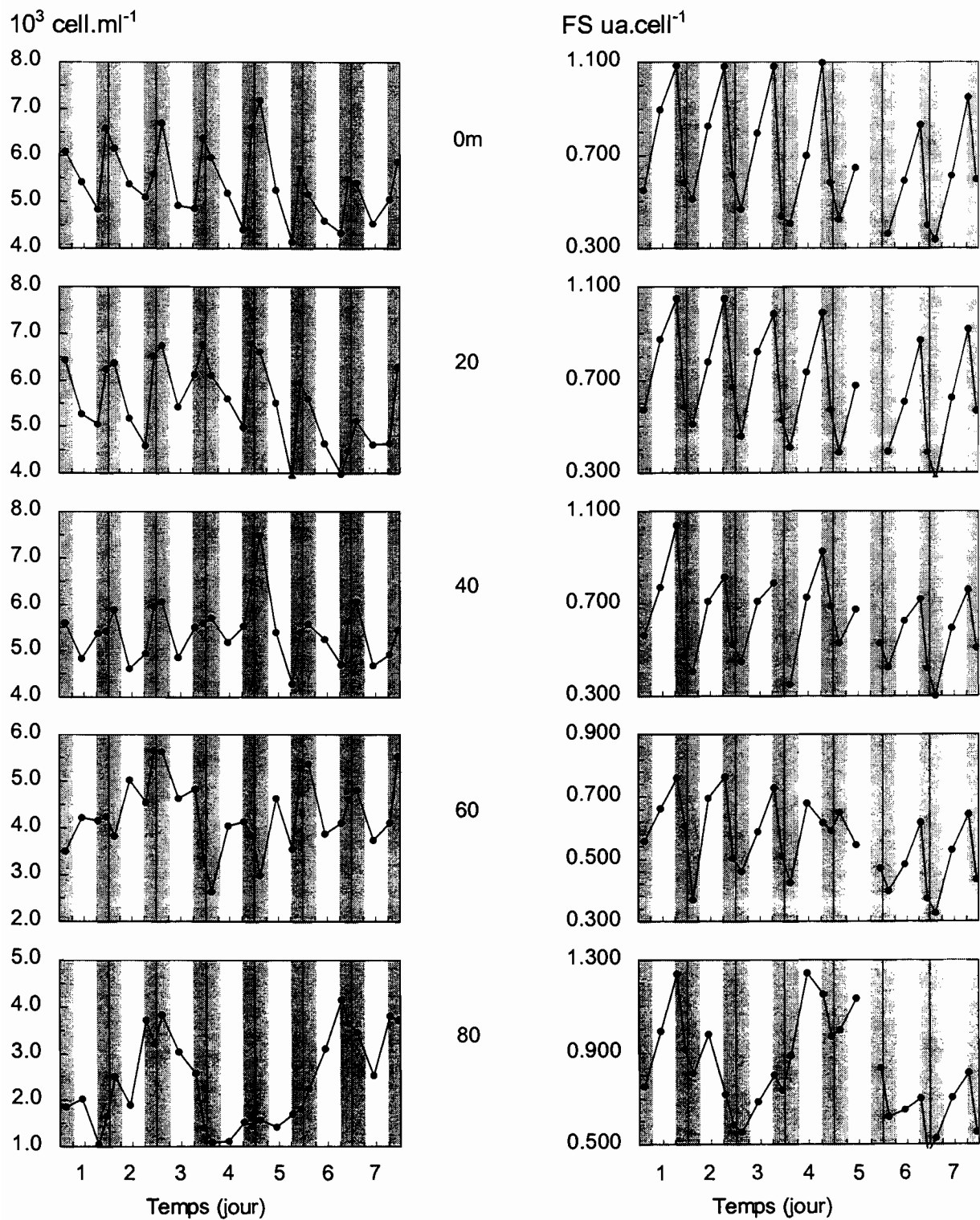
Picoeucaryotes

Figure III-4: Evolution de l'abondance cellulaire ($10^3 \text{ cell ml}^{-1}$) et de la diffusion aux petits angles (FS, u.a. cell^{-1}) des picoeucaryotes au cours de la station SPC (7 jours, 0° 150° W). La nuit est représentée par les aires grisées. Cette figure est issue de la figure 3 de l'article 2.

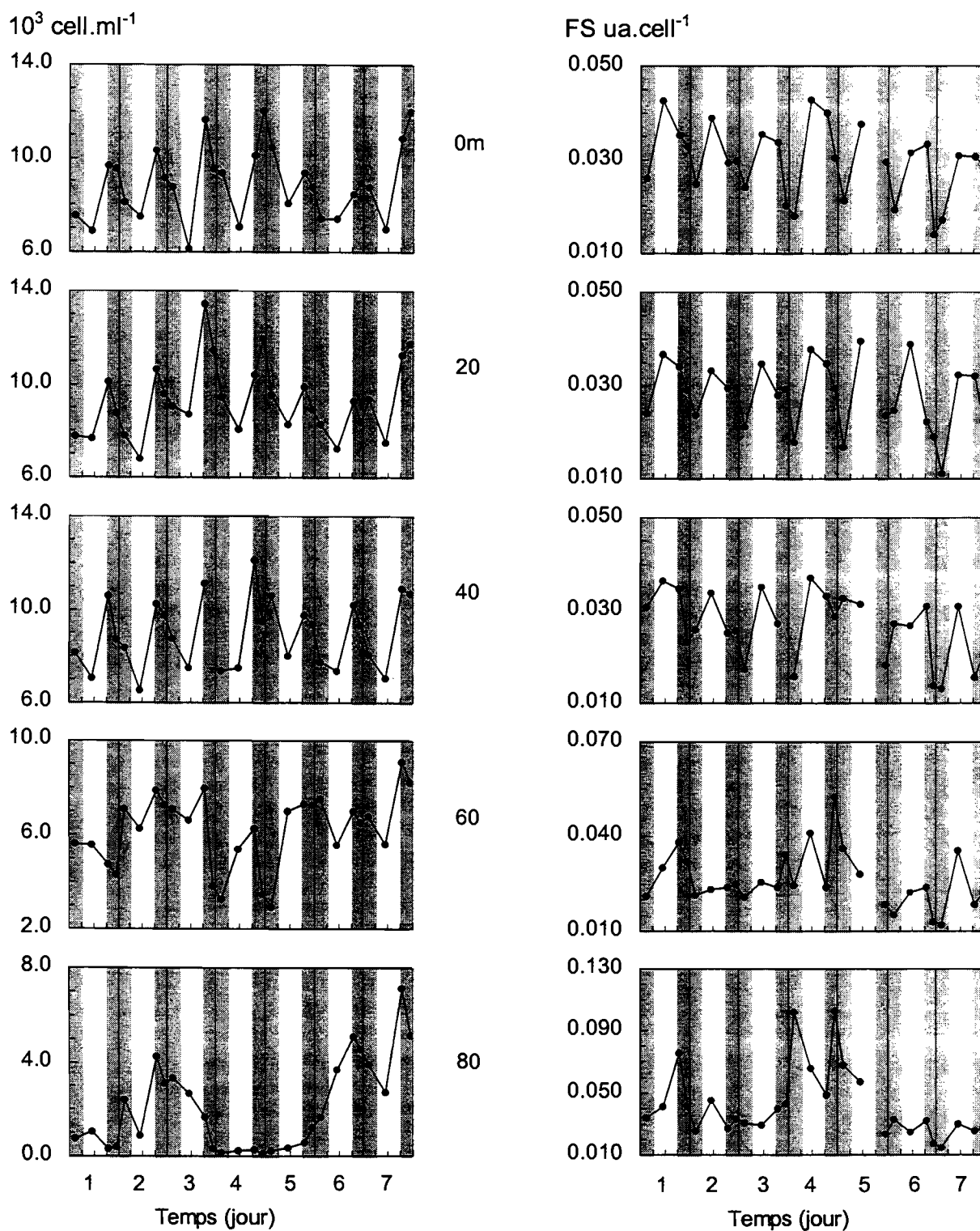
Synechococcus

Figure III-5: Évolution de l'abondance cellulaire ($10^3 \text{ cell ml}^{-1}$) et de la diffusion aux petits angles (FS, u.a. cell^{-1}) des *Synechococcus* au cours de la station SPC (7 jours, 0° 150° W). La nuit est représentée par les aires grisées. Cette figure est issue de la figure 3 de l'article 2.

Pour les trois groupes cellulaires, les variations relatives d'abondance les plus fortes sont généralement observées à proximité de la surface avec en moyenne à 0 m, $51 \pm 13\%$ pour les *Prochlorococcus*, $37 \pm 12\%$ pour les picoeucaryotes et $50 \pm 28\%$ pour les *Synechococcus*. Les amplitudes varient d'un jour à l'autre ce qui explique les forts écarts types associés aux valeurs moyennes. De même pour les FS, les variations maximales sont observées en surface avec en moyenne à 0 m, 2.4 ± 0.9 pour les *Prochlorococcus*, 2.4 ± 0.3 pour les picoeucaryotes et 1.8 ± 0.3 pour les *Synechococcus*.

Dans les 40 premiers mètres, les variations relatives d'abondance augmentent du premier au 4ème jour pour les trois groupes d'algues avec cependant des variations plus irrégulières pour les picoeucaryotes. Indépendamment du groupe cellulaire considéré, les abondances et leurs variations d'amplitude sont les plus faibles les jours 5 et 6. Bien que les variations soient plus irrégulières, comme pour les abondances, les variations relatives de la FS augmentent du jour 1 au jour 4 dans les 40 premiers mètres. Pour les trois groupes cellulaires, l'amplitude des variations le jour 6 est plus faible que celle observée le jour 4. Pour les picoeucaryotes et les *Synechococcus*, l'amplitude des variations de la FS le jour 7 est semblable à celle observée les 4 premiers jours.

Sous la couche de mélange, l'amplitude des signaux est plus faible et la variation journalière est fortement masquée par les mouvements verticaux de la masse d'eau. Nous avons tenté d'éliminer l'effet de ces mouvements verticaux en reportant les abondances en fonction de la densité. Malgré la projection sur la densité, les mesures ne montrent pas de tendance régulière ce qui suggère une réponse plus complexe qu'un simple déplacement vertical. Par exemple, si au cours de la journée, des cellules initialement présentes à 100 m se retrouvent à 80 m, ces cellules vont alors capter plus rapidement l'énergie lumineuse qui leur manque et par conséquent se diviseront en plus grand nombre. Ce phénomène est intéressant mais concerne une couche où les abondances sont faibles. Notons par ailleurs que l'essentiel de la production primaire s'effectue dans les 60 premiers mètres (> 80%, § II.C.2.1). Par la suite, nous nous attacherons aux variations dans la couche de mélange.

III.A.2.2. Interprétation des variations journalières

Examinons maintenant en détail les processus qui sont susceptibles d'expliquer les variations journalières des abondances des trois groupes du picophytoplancton. Ces processus sont la division

cellulaire, la mortalité par broutage et par lyse virale, la sédimentation, le mélange vertical et l'advection horizontale.

La division cellulaire du picophytoplancton

Dans la couche mélangée, les pics d'abondance se succèdent régulièrement d'un jour à l'autre (Figures III.3, III.4, III.5). Les plus fortes augmentations en terme d'abondance sont observées sur un intervalle de temps relativement court, de quelques heures (4 à 8 heures). Ce résultat suggère un relatif synchronisme de la division cellulaire pour les trois groupes du picophytoplancton. Cette idée est renforcée par les diminutions brutales de la FS comme nous le verrons plus loin.

Dans le Pacifique, ce synchronisme de la division cellulaire a déjà été rapporté pour les *Prochlorococcus* après l'analyse du cycle de l'ADN par cytométrie en flux. Cette méthode permet de suivre les différentes phases du cycle de l'ADN pour une population. Actuellement, cette méthode est principalement réalisée pour les *Prochlorococcus*. Seulement deux études en Méditerranée (Vaulot *et al.*, 1996 ; Jacquet *et al.*, soumis) font état de l'application de la méthode de l'analyse de l'ADN sur les *Synechococcus*. La limitation de cette approche réside dans le fait que: i) l'abondance cellulaire doit être suffisante pour permettre le comptage (Vaulot et Marie, 1998) ii) la coloration de l'ADN soit réalisable et iii) les phases de synthèse et de duplication de l'ADN soient facilement identifiables (Binder et Chisholm, 1995).

Dans le Pacifique Central Nord, Liu *et al.* (1997) montrent une division synchrone des *Prochlorococcus* sur toute la colonne d'eau. Des résultats similaires ont également été rapportés par Vaulot *et al.* (1995) ; Binder *et al.* (1996), Liu *et al.* (1997) et Vaulot et Marie (1998) dans le Pacifique équatorial. D'après ces études, la division cellulaire des *Prochlorococcus* s'effectue une seule fois par jour. Avant de se diviser, les cellules dupliquent leur ADN. Cette phase de duplication (ou phase G₂) débute en milieu d'après-midi en profondeur et 2 à 3 heures plus tard en surface (Vaulot *et al.*, 1995 ; Liu *et al.*, 1997). Plus particulièrement, l'analyse du cycle de l'ADN effectuée le 7ème jour de notre station SPC (0° 150° W) (Liu *et al.*, 1997), indique que la phase G₂ débute entre 16 et 17 h à partir de 20 m et environ 2 heures plus tard en surface. Aux environs de minuit, toutes les cellules sont en phase de repos, la division cellulaire est terminée (Liu, 1995 ; Vaulot *et al.*, 1995).

Le suivi des abondances au cours du temps permet également d'obtenir des informations quant aux horaires de la division. A 0° 150° W, nos mesures horaires d'abondance indiquent que la division cellulaire des *Prochlorococcus* débiterait aux environs de 18 h et se terminerait aux environs de 3 h du matin (Figure III.2). A 5° S 150° W, trois semaines après nos mesures, Vaultot et Marie (1998) ont étudié les variations journalières en surface de l'abondance cellulaire des trois groupes du picophytoplancton par cytométrie en flux pendant 5 jours consécutifs. Les variations d'abondance des *Prochlorococcus* présentées sur leur figure 2A suggèrent que la division cellulaire de ces organismes débiterait aux environs de 16 h et se terminerait entre 2 h et 3 h du matin. D'après DuRand et Olson (1996), à 0° 140° W, la division cellulaire des *Prochlorococcus* débiterait aux environs de 16 h et se terminerait entre 23 h et 3 h du matin pour les cellules présentes à 30 et 60 m. A 1° N 140° W, pendant des conditions El Niño, Landry *et al.* (1996) ont effectué deux mesures par jour, l'une à 6 h, la seconde à 18 h 30. Pendant cet intervalle de temps, ces auteurs notent une augmentation significative de l'abondance des *Prochlorococcus* à partir de 30 m. Ces observations suggèrent qu'à partir de 30 m, la division cellulaire des *Prochlorococcus* a déjà débuté à 18 h30 tandis qu'en surface ces organismes ne se sont pas encore divisés.

Dans le Pacifique, la méthode de l'analyse de l'ADN n'est actuellement réalisée que pour les *Prochlorococcus*. Pour les deux autres groupes cellulaires du picophytoplancton, *Synechococcus* et picoeucaryotes, la dynamique de leur division cellulaire est donc étudiée à partir des variations journalières des abondances et des FS. Notons cependant que Campbell et Carpenter (1986) observent à l'aide de la technique FDC (frequency dividing cells technique) un rythme journalier de la division cellulaire des *Synechococcus* en mer des Sargasses. Le plus fort pourcentage de cellules en division est observé 11 à 12 heures après le lever du soleil. Par ailleurs, en méditerranée, Vaultot *et al.* (1996) et Jacquet *et al.* (soumis) observent par la méthode de l'analyse de l'ADN, une division bien synchronisée chez les *Synechococcus*. L'analyse du cycle de l'ADN des *Synechococcus* indique que la phase G₂ débute le plus souvent entre 20 et 21 h (Jacquet *et al.*, soumis). D'après la Figure III.2, mesures réalisées à la fin de la station SPC, la division cellulaire des picoeucaryotes débiterait aux environs de 19 h et se terminerait aux environs de 1 h du matin. A 5° S 150° W, la figure 2C de Vaultot et Marie (1998) indique que la division cellulaire des picoeucaryotes débiterait aux environs de 22 h et se terminerait au lever du soleil (6 h du matin). A 0° 140° W, la figure 2 de DuRand et Olson (1996)

suggère également un synchronisme de la division de " l'ultraphytoplancton" (1-2 μm de diamètre), division qui débiterait aux environs de 18 h en surface et qui se terminerait aux environs de minuit. A $1^\circ \text{ N } 140^\circ \text{ W}$, aucune variation significative de l'abondance des picoeucaryotes n'est notée sur toute la colonne d'eau entre 6 h et 18 h 30 (Landry *et al.*, 1996), ce qui suggère que ces organismes ne se sont pas divisés pendant cette période dans la mesure où le broutage ne compense pas la division. Pour les *Synechococcus*, l'augmentation journalière des abondances débiterait aux environs de 14 h d'après Vaultot et Marie (1998), aux environs de midi selon DuRand et Olson (1996). Ces observations sont en accord avec celles de Landry *et al.* (1996) qui montrent qu'aux environs de 18 h, l'abondance des *Synechococcus* a augmenté de façon significative par rapport aux valeurs du matin. Les figures 2 et 5 de Vaultot et Marie (1998) et la figure 2 de DuRand et Olson (1996) suggèrent que la division cellulaire de ces organismes se terminerait entre 18 h et 20 h. Enfin, notons que des mesures horaires effectuées à $3^\circ \text{ S } 180^\circ$ en surface lors de la campagne EBENE (novembre 96) indiquent un début de division cellulaire pour les *Prochlorococcus* en fin de journée ($\sim 18 \text{ h}$) et aux environs de 22 h pour les picoeucaryotes (Blanchot, comm. pers.). La grande variabilité des heures de début et de fin de division cellulaire pour les picoeucaryotes selon les études pourrait s'expliquer par le fait qu'un grand nombre d'espèces est réuni dans ce groupe (e.g. Chisholm, 1992 ; Campbell *et al.*, 1994b).

La FS, en tant qu'indice de taille (§ III.C.1), doit varier en relation avec la croissance cellulaire (photosynthèse et division). Nous avons précédemment montré que la FS augmente au cours de la journée (Figure III.2) et reflète l'accumulation de matière organique par photosynthèse. Pendant la nuit, la décroissance de la FS reflète la division cellulaire. Les mesures horaires de surface (Figure III.2) montrent que les variations de la FS des *Prochlorococcus* entre 22 h et 2 h du matin sont inverses (facteur 1.7) de celles observées entre 6 h et 16 h. Pour les picoeucaryotes, une variation de FS d'un facteur 2.3 se déroule entre 19 et 3 h du matin et entre 5 h et 17 h. Les brutales décroissances de la FS se retrouvent à toute profondeur dans la couche de mélange (Figures III.3, III.4 et III.5) et confortent l'hypothèse du synchronisme de la division cellulaire pour les trois groupes du picophytoplancton. Des résultats similaires ont été observés pour les *Synechococcus* dans l'Atlantique Nord et la mer des Sargasses par Olson *et al.* (1990a) et pour les trois groupes cellulaires par DuRand et Olson (1996) dans le Pacifique équatorial à 140° W . Ajoutons que Vaultot et Marie (1998) à 5° S

150° W observent des caractéristiques semblables avec la diffusion latérale (SS) qui est aussi un indice de taille.

Le rapport FS_{23h}/FS_{3h} est en moyenne sur les 40 premiers mètres de 1.23 ± 0.35 pour les *Prochlorococcus* et de 1.11 ± 0.20 pour les picoeucaryotes. Pour les *Synechococcus*, le rapport FS_{19h}/FS_{23h} est en moyenne sur les 40 premiers mètres de 1.26 ± 0.41 . Ces résultats suggèrent que la taille évolue peu entre 23 h et 3 h pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes et entre 19 h et 23 h pour les *Synechococcus*. Cette analyse de la FS confirme les observations précédentes, à savoir que la division cellulaire se terminerait au milieu de la nuit pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes et en début de nuit pour les *Synechococcus*. D'après la figure 2 de DuRand et Olson (1996), l'indice de taille ('scattering cross section') varie peu entre 23 h et 6 h pour les *Prochlorococcus* et "l'ultraphytoplankton" (~ nos picoeucaryotes). Pour les *Synechococcus*, la valeur minimum est obtenue dès la fin de la journée sauf en surface. A 5° S 150° W en surface, les mesures horaires de diffusion latérale (SS) de Vaultot et Marie (1998) sont minimum entre 1 et 3 h pour les *Prochlorococcus*, entre 23 h et 2 h pour les *Synechococcus* et entre 23 h et 6 h pour les picoeucaryotes. Ces auteurs présentent des valeurs minimums de SS pour les *Synechococcus* aux environs de 18 h dès 25m.

Il est plus que probable que, comme pour les *Prochlorococcus*, les picoeucaryotes et les *Synechococcus* se divisent de façon synchrone. Pour différentes espèces une division cellulaire plus ou moins synchronisée a également été observée en culture et dans le milieu naturel (table 1, Sournia, 1974, revue). Ce synchronisme de la division cellulaire semblerait donc être une caractéristique générale de la dynamique du phytoplancton dans un environnement stable, comme le Pacifique équatorial et les zones tropicales stratifiées en général.

Les heures de début et de fin de division cellulaire observées pour les trois groupes étudiés sont résumées dans le Tableau III.2. Comme nous l'avons indiqué précédemment, la division cellulaire des *Synechococcus* débiterait en début d'après-midi, entre nos mesures de 11 et de 19 h. Le suivi de la division pour ces organismes est donc moins bon que pour les deux autres groupes cellulaires.

Tableau III-2: Valeurs publiées et estimées (voir plus loin) des heures de début et de fin de division en fonction de la profondeur pour les trois groupes cellulaires étudiés lors de la station SPC (0° 150° W). Les chiffres pour les valeurs publiées correspondent aux références ci-après: 1 Vaultot *et al.* (1995), 2 DuRand & Olson (1996), 3 Landry *et al.* (1996), 4 Liu *et al.* (1997), 5 article 1, 6 Vaultot & Marie (1998).

		<i>PROCHLOROCOCCUS</i>		PICOEUCARYOTES		<i>SYNECHOCOCCUS</i>	
		publiées 1,2,3,4,5,6	estimées	publiées 2,3,5,6	estimées	publiées 2,3,6	estimées
0 m	t_{di}	16-20	16.4 $\pm$ 0.8	19-22	18.3 $\pm$ 0.7	12-14	11.5 $\pm$ 0.5
	t_{df}	24-27	23.7 $\pm$ 0.8	25-30	25.1 $\pm$ 0.9	19-24	22.7 $\pm$ 0.9
40 m	t_{di}	16	15.2 $\pm$ 0.3	19-22	17.9 $\pm$ 0.5	12-14	11.1 $\pm$ 0.6
	t_{df}	24-27	23.4 $\pm$ 0.6	25-30	25.4 $\pm$ 0.7	19-24	22.0 $\pm$ 0.6

La mortalité par broutage

La mortalité par broutage est un processus important à l'échelle de la journée, les taux de broutage étant généralement voisins des taux de croissance (e.g. Landry *et al.*, 1995ab). Les protozoaires sont les principaux prédateurs du picophytoplancton (e.g. Vørs *et al.*, 1995 ; Verity *et al.*, 1996). Le rapport de taille optimal entre algues et herbivores est de l'ordre de 3 pour les flagellés et d'environ 8 pour les ciliés (e.g. Hansen *et al.*, 1994), ce qui suggère que les flagellés consommeraient plutôt des procaryotes ($< 1 \mu\text{m}$, tableau II.6) et les ciliés des picoeucaryotes ($1 \text{ à } 3 \mu\text{m}$, tableau II.6). Du point de vue des observations dans le Pacifique Central, les petits flagellés dominent le nanoplancton hétérotrophe (Vørs *et al.*, 1995 ; Verity *et al.*, 1996). A 0° 140° W, ces auteurs montrent que le nanoplancton hétérotrophe est constitué de deux grands groupes de prédateurs, les nanoflagellés hétérotrophes ($3 \text{ à } 4 \mu\text{m}$, $10^2 \text{ à } 10^3 \text{ nanoflagellés.ml}^{-1}$) et les dinoflagellés ($4 \text{ à } 7 \mu\text{m}$, $3 \text{ à } 30 \text{ dinoflagellés.ml}^{-1}$). Les ciliés constituent un composant mineur de la communauté du microzooplancton (tableau 5, Verity *et al.*, 1996).

Cherchons le temps caractéristique à un flagellé pour englober une particule. Ce temps est d'une dizaine de minutes (Kuuppo-Leinikki & Kuosa, 1990). Dans le Pacifique Central, l'abondance moyenne des nanoflagellés est d'environ $500 \text{ organismes.ml}^{-1}$ (Vørs *et al.*, 1995 ; Verity *et al.*, 1996), l'abondance des *Prochlorococcus* d'environ $10^5 \text{ cell ml}^{-1}$ (Figure III.3). Comme nous le verrons plus loin, les taux de division des *Prochlorococcus* sont proches de 0.69 j^{-1} (Tableau III.3), soit un

doublement par jour. Etant donné que les abondances des *Prochlorococcus* se retrouvent constantes d'un jour à l'autre (Figure III.3), environ 10^5 *Prochlorococcus* sont consommés en 24 heures par les nanoflagellés, soit 1 *Prochlorococcus* par nanoflagellé toutes les 7 minutes. On peut donc penser que le taux de broutage est susceptible d'augmenter suite à une variation de la densité des proies, consécutive à la division cellulaire. La relation statistique de Peters (1994) indique que le taux d'ingestion (nombre de proies ingérées/prédateur/h) varie avec la densité respective des proies et des prédateurs. En considérant une densité constante pour les prédateurs, le taux d'ingestion augmente d'un facteur 1.4 lorsque 100% des cellules proies se divisent en supposant que les brouteurs répondent en temps réel à la variation d'abondance.

Différents auteurs ont également montré un effet de la taille des proies, effet cependant variable selon les études. Différents travaux en laboratoire montrent que le taux de broutage augmenterait pour des proies de plus grande taille (Monger & Landry, 1991 ; Sherr *et al.*, 1992 ; Strom & Loukos, soumis), tandis que Peters (1994) montre un effet inverse. Dans les études en laboratoire, les proies sont des bactéries marquées, d'une taille très inférieure à celle de leurs prédateurs ce qui ne représente pas très bien les situations réelles où proies et prédateurs sont de taille voisine (Hansen *et al.*, 1994). La relation statistique proposée par Peters (1994), obtenue à partir de données publiées dans la littérature, indique une augmentation du taux d'ingestion lorsque la taille des proies est plus petite. Cette relation semble réaliste. En effet, un prédateur doit capturer, et manger sa proie. Le temps nécessaire est donc plus faible lorsque la proie est plus petite. Notons que des mesures récentes effectuées par Verity *et al.* (1996) dans le Pacifique équatorial Central (0° 140° W) indiquent un résultat cohérent avec cette analyse: le microzooplancton consomme l'essentiel de la production journalière du picophytoplancton mais seulement la moitié de la production effectuée par les diatomées. La statistique de Peters (1994) indique une augmentation d'un facteur 1.3 du taux d'ingestion lorsque le volume des proies est deux fois plus faible. Au cours d'un cycle journalier, le volume cellulaire varie en liaison avec l'accumulation de matière organique par photosynthèse et avec la division cellulaire. Dans la mesure où la cellule se divise, le volume cellulaire est à peu près divisé par 2. La relation de Peters est basée sur des mesures *in situ* où se côtoient différents groupes cellulaires, il n'est cependant pas certain que cette relation soit applicable à la variation de volume au cours d'un cycle journalier pour un groupe cellulaire.

Pour une population où l'ensemble des cellules se divise, la relation de Peters (1994) indique une augmentation du taux d'ingestion d'un facteur 1.8 lorsque l'on prend en compte la variation d'abondance et la variation de volume.

Les flagellés hétérotrophes ont des taux de division semblables à ceux de leurs proies (Banse, 1982 ; Sherr & Sherr, 1983 ; Goldmann & Caron, 1985 ; Cushing 1989 ; Wikner *et al.*, 1990 ; Caron & Goldman, 1990 ; Kuosa, 1991). Les travaux de Wikner *et al.* (1990) et de Christoffersen (1994) mettent en évidence des variations importantes de l'activité de broutage des nanoflagellés hétérotrophes. Ces auteurs indiquent que les taux de broutage les plus élevés sont observés au cours de la journée. Wikner *et al.* (1990) relie l'activité de prédation des nanoflagellés à leur cycle de division. L'activité de prédation serait minimum pendant leur propre division. Au contraire, dans une expérience en culture, Sherr *et al.* (1992) démontrent l'élimination préférentielle de bactéries en train de se diviser par les flagellés hétérotrophes. Notons cependant que les observations de Sherr *et al.* (1992) sont effectuées sur des populations en culture où un faible pourcentage de cellules se divise (~ 6%). Il n'est pas du tout certain que cette préférence soit également observée dans nos environnements où généralement une grande fraction des cellules de la population se divise (§ III.B.2). Dans le Pacifique équatorial, des observations *in situ* indiquent également des variations du broutage. Par exemple selon les calculs de Liu *et al.* (1997), les taux de mortalité des *Prochlorococcus* en régime oligotrophe (station ALOHA, 22° N 158° W et 0° 167° E, 6ème jour de notre station SPO) sont 1.5 à 2 fois plus grands pendant la phase de division cellulaire tandis qu'à la station SPC (jour 7, 0° 150° W) le taux de broutage est 2.5 fois plus faible pendant cette même période. Dans le Pacifique Central, à l'occasion de la campagne OLIPAC (5° S 150° W, trois semaines après notre campagne FLUPAC), Claustre *et al.* (1999) calculent un broutage deux fois plus grand pendant la nuit. L'annexe B (ou article 1) Blanchot *et al.* (1997) et Vaultot et Marie (1998) observent une décroissance plus rapide de l'abondance des *Prochlorococcus* et des picoeucaryotes au cours de la matinée. Enfin, nous verrons dans le paragraphe III.B.2.4 que le broutage en fin de nuit et/ou en début de matinée (3-11 h) ne diffère pas du taux de broutage estimé sur la période suivante 11 h-11 h.

La température peut également jouer un rôle (Peters, 1994 ; Banse 1995). Elle doit cependant intervenir peu car nous avons une température relativement constante d'environ 27° C dans la couche de mélange (§ II.A.2.1).

Les organismes hétérotrophes possèdent des systèmes propres adaptés pour la capture de leurs proies (Vørs *et al.*, 1995). Par exemple, les appendices de type flagelle permettent au prédateur une certaine motilité et de générer des courants à sa proximité de façon à augmenter le taux de rencontre prédateur-proie. Dans la mesure où la convection nocturne dégage suffisamment d'énergie pour induire une turbulence à une échelle d'espace de l'ordre des distances prédateurs-proies, on peut penser que la convection nocturne pourrait induire un broutage plus important pendant la nuit. Cette hypothèse est cohérente avec les travaux de Hill *et al.* (1992). Ces auteurs ont montré que pour des distances prédateurs-proies inférieures au millimètre, comme dans notre cas, le mouvement relatif reste significatif. Cependant la réponse du taux d'ingestion à une modification de la turbulence a été examinée en laboratoire par Peters et Gross (1994) et Shimeda *et al.* (1995). Le résultat est que la réponse est variable (positive, neutre ou négative) selon les espèces.

La variabilité du broutage est donc complexe. Il est difficile de paramétriser l'ensemble de ces processus compte tenu des contradictions et des nombreuses incertitudes. Par exemple, il n'est pas sûr que l'énergie libérée par la convection nocturne soit suffisante pour augmenter le taux de rencontre prédateur-proie à des échelles inférieures au millimètre. Enfin, à FLUPAC, aucune reconnaissance et mesure sur les protozoaires n'ont été effectuées.

La mortalité par lyse virale

Des observations montrent que la lyse virale a peu d'impact. En milieu côtier, Suttle (1994) montre qu'environ 3 % en moyenne des *Synechococcus* disparaîtraient par lyse virale. Dans l'Atlantique Nord Ouest et le Gulf Stream, les teneurs en cyanophages sont faibles et moins de 2 % des *Synechococcus* seraient en contact avec ces virus, pourcentage qui doit être voisin chez les *Prochlorococcus*. Dans divers environnements marins, Proctor et Furhman (1990) montrent que seulement 5 % des cyanobactéries contiennent des phages matures. Par ailleurs, le caractère répétitif des variations d'abondance ne suggère pas que la lyse virale, qui a priori s'effectuerait tout au long de la journée, soit importante dans le processus de mortalité. Enfin, la diminution des abondances à des heures différentes pour les trois groupes d'algues suggère plutôt l'action de différents brouteurs que l'action de virus.

La sédimentation

La vitesse de sédimentation d'une particule vivante est influencée par différents caractères biologiques (taille, forme, composition chimique des cellules et colonies) et des facteurs physiques (advection et mélanges turbulents) (Smayda, 1970 ; Malone, 1980). Malone (1980) calcule des vitesses de sédimentation selon la loi de Stokes pour différentes classes de taille du phytoplancton. La vitesse de sédimentation est d'autant plus faible que les cellules sont plus petites. Si la vitesse de sédimentation d'une grosse algue comme une diatomée (50-200 μm) est importante, d'environ 100 m j^{-1} , par contre des cellules de plus petite taille (nano- et/ou picophytoplancton) chuteraient à une vitesse inférieure à 1 m j^{-1} . Selon la régression de Moloney et Field (1991), les vitesses de sédimentation prédites pour le picophytoplancton (0.2-2 μm) et le nanophytoplancton (2-20 μm) seraient respectivement de $6.10^{-4} \text{ m j}^{-1}$ et 0.1 m j^{-1} . Aux échelles de temps où nous travaillons (quelques jours), une sédimentation d'au plus 1 m j^{-1} retirerait une fraction insignifiante de cellules de la couche de surface (<1 %). A ces considérations, ajoutons que le matériel présent dans les trappes à sédiments à 150m ne renferme qu'une très faible fraction du picophytoplancton (2 à 3%, Blanchot, comm. pers.). Nous pouvons donc considérer que la sédimentation n'intervient pas dans le phénomène que nous allons analyser.

Le mélange vertical

En fin de journée, les échanges de chaleur avec l'atmosphère induisent un refroidissement des eaux de surface ce qui engendre un "forçage" convectif qui réhomogénéise toute la couche de mélange (§ III.A.1). Cette homogénéisation nocturne peut redistribuer les cellules au sein de la couche de mélange mais ne peut en aucun cas expliquer l'augmentation et la diminution du nombre de cellules dans l'ensemble de la couche de mélange. On s'attend donc à ce que le mélange vertical engendre un certain "bruit" en milieu de nuit sur les signaux de division.

L'advection horizontale

Au cours de la station SPC, nous avons suivi le mouillage des pièges à sédiments dont la dérive était influencée par la circulation dans les 300 premiers mètres. Dans les 250 premiers mètres, le courant était faible et dirigé vers l'est. Aux environs de 300 m, le courant était très faible et dirigé

vers l'ouest. On peut donc penser que la dérive du mouillage des pièges à sédiments était faible et s'est principalement effectuée sous l'influence du courant présent dans les 250 premiers mètres. Par ailleurs, l'étude de l'évolution des paramètres physiques, chimiques et biologiques indique que nous aurions suivi la même masse d'eau les 4 premiers jours et que nous aurions échantillonné une masse d'eau légèrement différente les deux derniers jours (§ III.A.1). L'advection n'a donc pu avoir qu'une faible influence sur les observations. Il faut également noter que les abondances, le jour 5, influencées par la nouvelle masse d'eau (§ III.A.2) présentent néanmoins un rythme journalier. Ajoutons, en outre, que les hétérogénéités de petite échelle (essaim de cellules) sont toujours présentes et ont probablement engendré un certain "bruit" dans nos données (Liu *et al.*, 1997).

En résumé, deux grands processus expliquent les variations d'abondance des populations picophytoplanctoniques observées au cours de la journée, la division cellulaire et la mortalité par broutage. Les autres processus sont négligeables et/ou engendrent du bruit sur les données. Leur influence sera discutée lors de l'analyse des résultats. Les gammes des abondances pour les trois groupes cellulaires varient peu pour une heure donnée d'un jour à l'autre pendant plusieurs jours (Figures III.3, III.4 et III.5). Ceci suggère que le broutage et la division s'équilibrent à l'échelle de la journée.

III.B. ESTIMATION DES TAUX DE CROISSANCE ET DE BROUTAGE PAR MODÉLISATION

Dans ce paragraphe, nous reprenons avec plus de détails la méthode de calcul et les résultats décrits dans l'article 2 (ou annexe C).

III.B.1. MÉTHODE

Dans la partie précédente, nous avons expliqué les variations journalières des abondances par l'existence de deux processus, la division cellulaire et le broutage. Sur cette base, un modèle simple, que nous présentons maintenant, a été élaboré dans le but d'estimer l'intensité de ces deux processus affectant les trois groupes cellulaires.

L'abondance cellulaire, $N(t)$, varie sur l'intervalle de temps, dt , d'une quantité dN selon l'équation III.1:

$$dN(t) = [\mu_d(t) + g(t)] \cdot N(t) \cdot dt \quad (\text{III.1})$$

Le taux de division instantané, μ_d (% h⁻¹) est défini par trois paramètres : le maximum ($\mu_{d\max}$) et les heures de début et de fin de division (respectivement t_{di} et t_{df}). Compte tenu du nombre limité de mesures (5/j) et du nombre de grandeurs à déterminer, nous allons supposer que le taux de broutage (g) est constant. On testera dans la discussion l'effet de cette hypothèse sur la base d'observations (§ III.B.3.2, p. 208-210).

Plusieurs études suggèrent que le taux de division $\mu(t)$ obéit à une fonction en cloche représentée par plusieurs auteurs par une gaussienne (McDuff et Chisholm, 1982 et Vaultot, 1992).

Nous écrivons donc:

$$\mu_d(t) = \mu_{dmax} \exp\left(-(t - t_{dm})^2 / 2\sigma^2\right) \quad (\text{III.2})$$

avec $t_{dm} = (t_{di} + t_{df}) / 2$ où t_{di} et t_{df} représentent respectivement les heures de début et de fin de division cellulaire.

$\sigma = (t_{di} - t_{df}) / 2e$ tel que 99 % des divisions cellulaires s'effectuent entre t_{di} et t_{df} .

Dans le cadre des formes considérés pour g (constant) et μ (gaussienne), les paramètres que nous devons estimer sont donc μ_{dmax} , g , t_{di} et t_{df} . Nous avons effectué 4 mesures par jour à 3, 11, 19 et 23 h pendant 7 jours. Compte tenu du fait que les processus se déroulent sur 24 heures, nous avons considéré la période 11-11 h parce qu'elle encadre largement la période de division cellulaire. Cette dernière débute bien après la fin de la division cellulaire du jour précédent et s'achève avant le début de la division suivante. Ceci est mieux vérifié pour les *Prochlorococcus* ($14.5 \text{ h} \geq t_{di} \geq 17.5 \text{ h}$, $23 \text{ h} \geq t_{df} \geq 25 \text{ h}$) et les picoeucaryotes ($16 \text{ h} \geq t_{di} \geq 19 \text{ h}$, $24 \text{ h} \geq t_{df} \geq 26.5 \text{ h}$) que pour les *Synechococcus* ($11 \text{ h} \geq t_{di} \geq 13 \text{ h}$, $t_{df} \sim 22 \text{ h}$) (Tableaux III.3, III.4, III.5)

La méthode appliquée consiste à prédire les abondances et à les comparer aux mesures. On détermine les paramètres en minimisant les écarts prédictions-mesures au sens des moindres carrés. En détail, le principe de calcul est le suivant:

1) On donne initialement à la division cellulaire les valeurs des heures de début (t_{di}) et de fin (t_{df}) de division directement suggérées par les variations d'abondance (Tableau III.2).

2) Une valeur initiale est donnée à g (en pratique 0). L'équation III.1 est alors intégrée entre 2 mesures parmi les 5 disponibles de la période 11-11 h. Une première estimation de μ_{dmax} est alors obtenue. A l'aide de ces deux estimations μ_{dmax} et g , nous avons prédit l'abondance cellulaire aux temps des trois mesures restantes. Les valeurs prédites sont alors comparées aux valeurs mesurées en calculant une distance quadratique relative, Δ (%).

$$\text{avec} \quad \Delta = \frac{1}{3} \sqrt{\sum_{i=1}^3 \left(\frac{N_{\text{modèle}}(i) - N_{\text{mesure}}(i)}{N_{\text{mesure}}(i)} \right)^2} \quad (\text{III.3})$$

3) Une itération sur g , de 0 à 0.10 avec un pas de 0.02 % h⁻¹, est alors effectuée de façon à obtenir la plus petite valeur possible pour Δ . A cette valeur Δ correspond une valeur de μ_{dmax} et donc de μ .

4) Cette itération est effectuée pour chaque intégration de l'équation III.1 entre 2 mesures. L'ensemble des estimations de μ et de g sont moyennées. Les dispersions autour de ces moyennes sont une indication de la qualité de l'ajustement, au même titre que la valeur de Δ .

5) Les opérations 2 à 4 sont répétées en faisant varier t_{di} et de t_{df} à l'intérieur d'un intervalle de ± 1 h autour de leurs valeurs initiales avec un pas de 0.25 h. Le jeu de valeurs finalement sélectionné (t_{di} , t_{df} , Δ , g et μ_{dmax}) est celui qui présente la plus petite valeur moyenne pour Δ ainsi que la plus faible dispersion des taux de division. La Figure III.6 illustre l'approche du minimum recherché de dispersion au cours de l'itération sur g pour diverses valeurs de t_{di} et t_{df} .

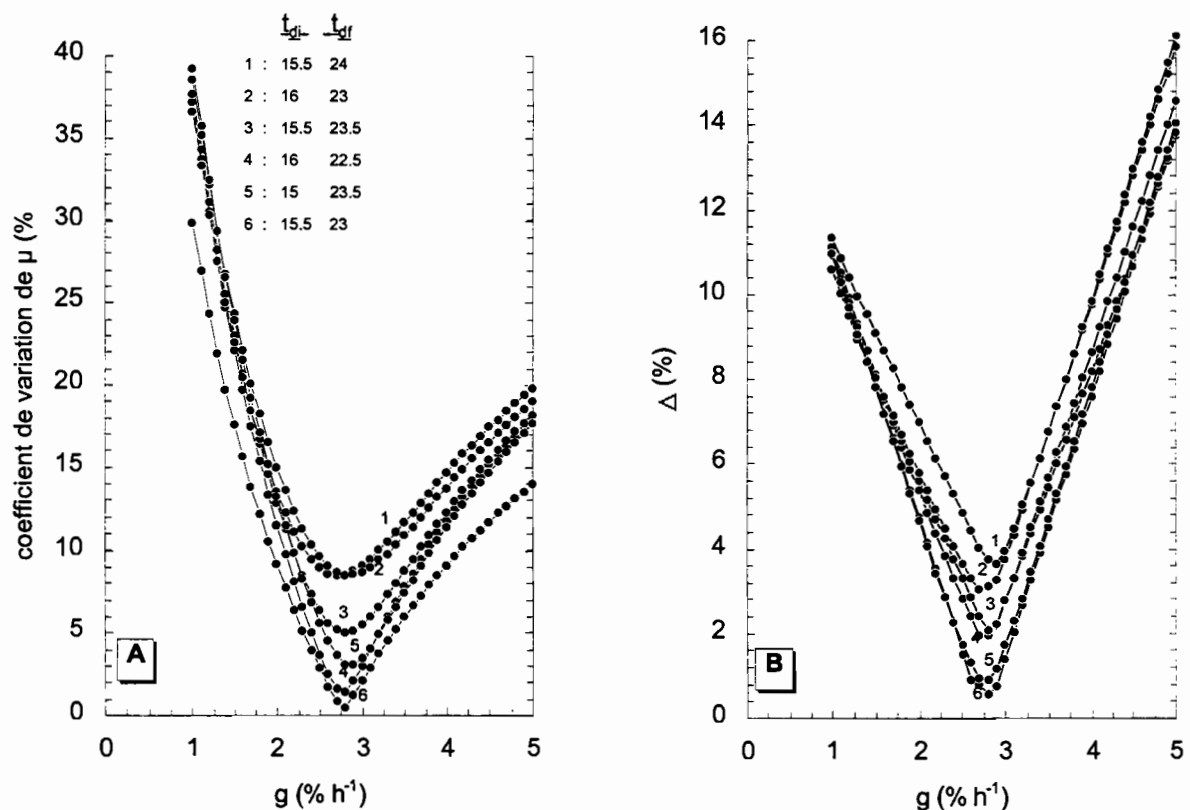


Figure III-6: Coefficients de variation du taux de division estimé μ (%) (A) et de la distance quadratique relative Δ (%) (B) en fonction du taux de broutage g (% h⁻¹). Les résultats sont issus du modèle (voir texte). Les différentes courbes (1 à 6) correspondent à des heures différentes du début (t_{di}) et de la fin (t_{df}) de la division cellulaire. Les mesures d'abondance utilisées pour cet exemple correspondent aux abondances des *Prochlorococcus* le jour 1 à 0 m. Résultat: le meilleur ajustement est réalisé pour $g = 2.77$ % h⁻¹, $\mu = 0.65$ j⁻¹, $t_{\text{di}} = 15.5$ h, $t_{\text{df}} = 23$ h et la distance quadratique relative Δ est 0.41 %.

III.B.2. RÉSULTATS

III.B.2.1. Un exemple du fonctionnement de la méthode

Comme exemple, nous présentons le cycle journalier des *Prochlorococcus*, mesuré le premier jour en surface. Le résultat des paramètres estimés est indiqué sur la Figure III.7. L'écart entre les abondances mesurées et les abondances prédites est inférieur à 1 %. Notons par ailleurs une très faible dispersion des taux estimés, μ_{dmax} et g . Les coefficients de variation sont respectivement d'environ 3 et de 5 %. La méthode appliquée est donc parfaitement capable de simuler les valeurs mesurées.

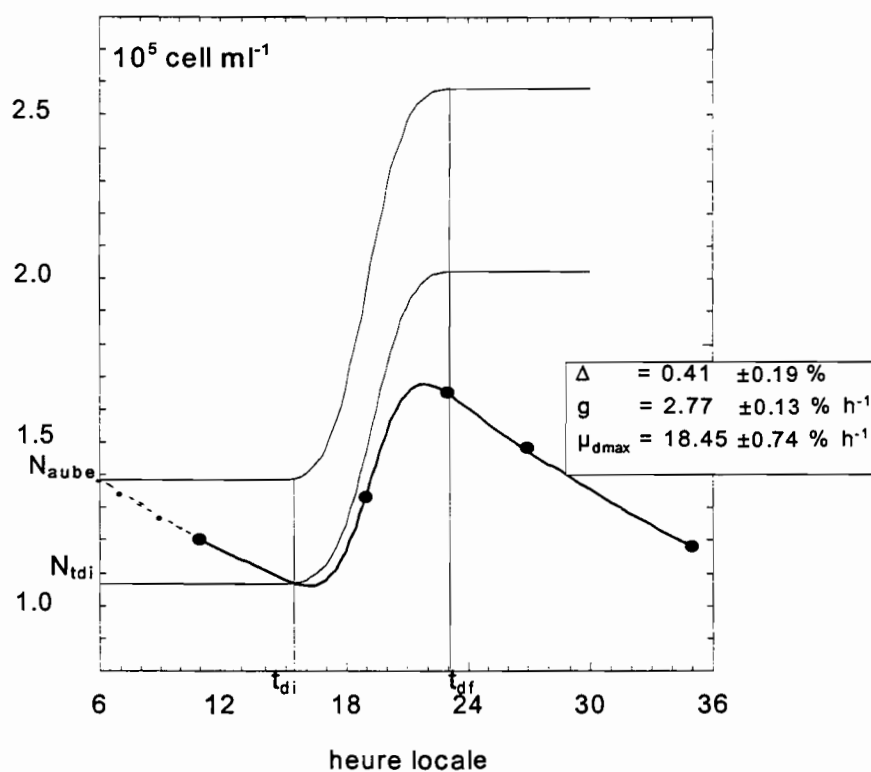


Figure III-7: Abondance des *Prochlorococcus* ($10^5 \text{ cell ml}^{-1}$) à 0 m au cours du premier jour de la station SPC (0° 150° W). Les points représentent les mesures, la courbe en gras le cycle reconstruit, les courbes en ligne fine les prédictions des abondances en l'absence de broutage, pendant la division cellulaire (milieu) et à partir du lever du soleil (en haut). Cette figure est issue de la figure 4 de l'article 2.

Ces estimations sont obtenues pour une division cellulaire des *Prochlorococcus* ayant lieu entre 15.5 et 23 h, valeurs qui minimisent la distance quadratique relative Δ et la dispersion des taux individuels μ et g . Le taux de croissance correspondant aux résultats présentés dans le Tableau III.3 est $\mu = 0.65 \pm 0.03 \text{ j}^{-1}$ et ne diffère pas significativement du taux de mortalité $0.66 \pm 0.03 \text{ j}^{-1}$. Notons que ce résultat était suggéré par la périodicité des abondances ce jour là (Figure III.3). A partir de ces estimations, nous avons pu reconstruire un cycle journalier (Figure III.7)

Les mesures effectuées à 11 h sont nettement supérieures (20 %) au minimum d'abondance prédit, apparaissant à 16 h 30 soit une heure après le début de la division cellulaire. Notons que nos mesures ne permettent pas d'approcher le minimum d'abondance prédit. Les mesures de 23 h sont proches du maximum d'abondance prédit. En l'absence de broutage pendant la phase de division cellulaire (courbe du milieu), l'augmentation relative est uniquement due à la division cellulaire correspondant à 92 % de cellules qui se divisent soit un taux de croissance de 0.65 j^{-1} (Tableau III.3). Si maintenant nous considérons les mesures d'abondance à 11 et à 23 h (points), l'augmentation relative entre ces mesures résulte de la division cellulaire et du broutage et n'est que de 42 %. La correction relative au broutage effectuée par la méthode proposée est donc significative. Si aucune mortalité par broutage n'apparaît au cours du cycle (journée et phase de division cellulaire), l'abondance serait environ 30 % plus élevée au début de la période de division cellulaire et environ 1.5 fois plus grande en fin de division par rapport à notre estimation.

Lorsque l'on fait varier t_{di} et t_{df} indépendamment de $\pm 0.5 \text{ h}$ par rapport aux heures estimées (15.5 et 23 h), la distance moyenne Δ passe de 0.41 % à quelques pour cent (Figure III.6). Dans le même temps, les taux individuels estimés μ_{dmax} (ou μ) et g diffèrent des résultats précédents de moins de 10 %. Pour des variations de t_{di} et t_{df} plus importantes ($\pm 1 \text{ h}$), les augmentations sont plus importantes, jusqu'à 16 % pour les taux estimés et 7 % pour la valeur moyenne Δ . Pour une sensibilité de $\frac{1}{2}$ heure pour les heures de la division, les taux sont estimés avec une précision de $\pm 10 \%$. En se rappelant que la précision des comptages est de l'ordre de quelques pour cent, il est difficile d'envisager que nous puissions atteindre une meilleure précision. Par ailleurs, comme nous le verrons dans la discussion (§ III.B.3) les heures de la division cellulaire estimées à partir des signaux dégradés diffèrent de $\pm \frac{1}{2} \text{ h}$ par rapport aux heures estimées pour le signal initial. Dans le cas de l'étude de la sensibilité à un broutage variable, un écart de $\pm \frac{1}{2} \text{ h}$ est également observé.

En conséquence une différence d'environ $\pm 1/2$ h sur les heures de la division cellulaire et de ± 10 % sur les taux estimés ne pourra pas être considérée comme significative mais toute différence supérieure pourra l'être. Ce résultat est important pour étudier la variabilité temporelle de la division cellulaire à une profondeur donnée d'un jour à l'autre, les variations de ces taux sur la profondeur et pour établir le bilan croissance-broutage au cours du temps.

III.B.2.2. Résultats détaillés

La méthode décrite (§ III.B.1) a été appliquée à chaque profondeur pour les 6 premiers jours de la station SPC et pour les 3 groupes picophytoplanctoniques étudiés. Les résultats détaillés sont présentés dans les Tableaux III.3, III.4, III.5 respectivement pour les *Prochlorococcus*, les picoeucaryotes et les *Synechococcus*. Le 7ème jour, du fait que les mesures s'arrêtent à 23 h, aucune estimation n'a pu être réalisée. Dans la couche 0-40 m, l'estimation des 4 paramètres est rendue possible tous les jours. En revanche, sous 40 m, les variations des abondances et des FS sont irrégulières (dus à des ondes internes) (Figures III.3, III.4, III.5) et nous ne pouvons pas toujours les interpréter. En profondeur (sous 40 m), seules quelques estimations des 4 paramètres sont réussies (3-5 sur 18). Sur 42 cycles journaliers obtenus à 7 profondeurs pendant 6 jours, 27 à 29 selon le groupe cellulaire considéré ont fait l'objet du traitement proposé.

Distance relative moyenne Δ

Les valeurs de Δ varient typiquement entre 0.3 et 12.3 % pour les *Prochlorococcus*, entre 0.2 et 10.9 % pour les picoeucaryotes et entre 0.8 et 14.8 % pour les *Synechococcus*. Pour les picoeucaryotes, un écart plus important est noté à 100 m ($\Delta = 22.7$ %). Notons qu'à cette profondeur, l'abondance des picoeucaryotes est faible (~ 500 cellules ml^{-1}), du même ordre de grandeur que la limite d'abondance nécessaire pour les comptages au cytomètre en flux (Blanchot, com. pers.). Sur l'ensemble des variations traitées, la valeur moyenne de Δ est de 5 ± 3 %. Cet écart moyen entre les abondances prédites et les abondances mesurées est du même ordre de grandeur que la précision des comptages au cytomètre en flux.

Heures de la division cellulaire

Les *Prochlorococcus* présentent un décalage significatif des heures de début de division cellulaire avec la profondeur, à 0 m $t_{di} = 16.4 \pm 0.8$ h et $t_{df} = 23.7 \pm 0.8$ h et, à 40 m, $t_{di} = 15.2 \pm 0.3$ et $t_{df} = 23.4 \pm 0.6$ h en moyenne sur les 6 jours. Ce retard de la division cellulaire en surface pour les *Prochlorococcus* a déjà été rapporté dans le Pacifique équatorial par Vaultot *et al.* (1995), Liu *et al.* (1997) et Vaultot et Marie (1998) grâce à l'analyse du cycle de l'ADN de ces organismes. Ce retard de la division cellulaire est attribué à une surexposition lumineuse, notamment aux UV, dont les effets sont connus pour inhiber la photosynthèse et endommager l'ADN des bactéries et du phytoplancton (Cullen *et al.*, 1992b ; Smith *et al.*, 1992 ; Neale *et al.*, 1993 ; Jeffrey *et al.*, 1996). Le 7ème jour de notre station SPC, Liu *et al.* (1997) montrent un décalage dans les étapes du cycle de l'ADN (phase de synthèse, S et phase de duplication, G2) d'environ 2.5 heures pour les eaux de surface par rapport aux eaux en dessous de 20 m. A l'aide d'une étude en culture sur 3 souches différentes de *Prochlorococcus*, Partensky *et al.* (1993) montrent une photoinhibition de la croissance de ces organismes sous de forts éclaircements. Ajoutons que Dandonneau et Neveux (1997) notent une dépression significative de la fluorescence en milieu de journée, fluorescence principalement attribuée aux *Prochlorococcus*, dans les eaux de surface du Pacifique équatorial. A 5° S 150° W, Vaultot et Marie (1998) montrent également une très forte dépression de la fluorescence des *Prochlorococcus* en surface aux environs de midi.

Par ailleurs, il est intéressant de noter que l'heure de début de division cellulaire de ces organismes varie au cours des 6 jours, notamment dans les 20 premiers mètres, avec en moyenne $t_{di} = 15.8 \pm 0.4$ h sur les trois premiers jours et $t_{di} = 16.9 \pm 0.6$ h sur les trois derniers jours.

Pour les *Synechococcus*, l'heure de début de division cellulaire ne varie pas significativement au cours des 6 jours de la station. Le début de la division cellulaire est situé aux environs du midi solaire. Ces organismes pourraient effectuer leur synthèse d'ADN en dépit des forts éclaircements, ce qui suggère une moins grande sensibilité aux forts éclaircements de surface. D'après Morel *et al.* (1993) et Claustre et Marty (1995), les *Synechococcus* seraient bien adaptés à la couche de mélange. Cependant, à 5° S 150° W, Vaultot et Marie (1998) indiquent que les *Synechococcus* se diviseraient environ 2 heures plus tard en surface (augmentation des abondances et maximum de FS en surface retardés par rapport aux échantillons profonds).

Tableau III-3: Taux de division μ (j^{-1}), taux de broutage g (j^{-1}), heures de début (t_{di} , h) et de fin (t_{df} , h) de la division cellulaire estimés pour les *Prochlorococcus*. Δ (%) représente l'écart moyen entre les abondances prédites et les mesures.

<i>PROCHLOROCOCCUS</i>		JOUR : 1	2	3	4	5	6
μ (j^{-1}) g (j^{-1}) $t_{di}; t_{df}$ (h) / Δ (%)	0 m	0.65 $\pm$ 0.03 0.66 $\pm$ 0.03 15.5;23.0 / 0.4	0.72 $\pm$ 0.05 0.82 $\pm$ 0.07 16.0;24.0 / 5.1	0.68 $\pm$ 0.16 0.62 $\pm$ 0.11 15.5;23.0 / 8.0	0.87 $\pm$ 0.03 0.86 $\pm$ 0.06 17.0;23.5 / 2.8	0.52 $\pm$ 0.04 0.77 $\pm$ 0.02 17.5;23.5 / 2.3	0.53 $\pm$ 0.01 0.56 $\pm$ 0.01 17.0;25.0 / 0.3
	20	0.44 $\pm$ 0.04 0.50 $\pm$ 0.03 15.5;23.5 / 2.1	0.56 $\pm$ 0.03 0.46 $\pm$ 0.02 16.5;23.5 / 0.9	0.59 $\pm$ 0.08 0.68 $\pm$ 0.08 15.5;23.0 / 6.7	0.72 $\pm$ 0.02 0.67 $\pm$ 0.00 16.0;23.0 / 4.3	0.45 $\pm$ 0.05 0.76 $\pm$ 0.05 17.5;23.5 / 3.1	0.17 $\pm$ 0.03 0.17 $\pm$ 0.07 16.5;24.5 / 5.6
	30	0.50 $\pm$ 0.02 0.53 $\pm$ 0.02 15.0;24.0 / 0.5	0.54 $\pm$ 0.05 0.53 $\pm$ 0.05 15.0;23.5 / 3.1	0.71 $\pm$ 0.05 0.73 $\pm$ 0.05 15.5;23.0 / 9.7	0.68 $\pm$ 0.10 0.65 $\pm$ 0.10 15.5;23.0 / 9.1	0.16 $\pm$ 0.02 0.37 $\pm$ 0.03 15.5;23.5 / 3.1	0.26 $\pm$ 0.01 0.42 $\pm$ 0.01 15.5;23.0 / 3.3
	40	0.54 $\pm$ 0.06 0.60 $\pm$ 0.06 15.0;24.0 / 6.8	0.62 $\pm$ 0.03 0.53 $\pm$ 0.04 15.0;24.0 / 7.6	0.63 $\pm$ 0.02 0.72 $\pm$ 0.03 15.0;23.0 / 12.3	0.54 $\pm$ 0.05 0.47 $\pm$ 0.05 15.0;23.5 / 11.8	0.26 $\pm$ 0.07 0.48 $\pm$ 0.08 15.5;22.5 / 3.1	0.30 $\pm$ 0.08 0.47 $\pm$ 0.07 15.5;23.5 / 7.3
	60	— — 15.0;23.0 / 5.6	0.31 $\pm$ 0.05 0.23 $\pm$ 0.06 15.0;23.0 / 5.6	— — —	— — —	0.40 $\pm$ 0.02 0.76 $\pm$ 0.04 15.0;25.0 / 3.8	0.30 $\pm$ 0.01 0.37 $\pm$ 0.01 15.0;23.5 / 7.0
	80	— — —	— — —	— — —	0.35 $\pm$ 0.09 0.51 $\pm$ 0.08 14.5;23.5 / 6.3	— — —	— — —
	100	— — —	— — —	— — —	0.20 $\pm$ 0.04 0.31 $\pm$ 0.04 15.0;25.0 / 4.2	— — —	— — —

Tableau III-4: Taux de division μ (j^{-1}), taux de broutage g (j^{-1}), heures de début (t_{di} , h) et de fin (t_{df} , h) de la division cellulaire estimés pour les picoeucaryotes. Δ (%) représente l'écart moyen entre les abondances prédites et les mesures.

PICOEUCARYOTES		JOUR : 1	2	3	4	5	6
μ (j^{-1}) g (j^{-1}) $t_{di}; t_{df}$ (h) / Δ (%)	0 m	0.39 $\pm$ 0.01 0.41 $\pm$ 0.01 18.0;24.0 / 0.2	0.41 $\pm$ 0.05 0.50 $\pm$ 0.15 18.5;27.0 / 9.1	0.44 $\pm$ 0.02 0.42 $\pm$ 0.01 17.0;25.0 / 1.3	0.69 $\pm$ 0.07 0.67 $\pm$ 0.10 18.5;25.5 / 5.4	0.40 $\pm$ 0.03 0.58 $\pm$ 0.08 19.0;24.0 / 4.0	0.35 $\pm$ 0.06 0.36 $\pm$ 0.08 18.5;25.0 / 3.9
	20	0.31 $\pm$ 0.04 0.29 $\pm$ 0.11 18.0;24.5 / 5.5	0.53 $\pm$ 0.04 0.50 $\pm$ 0.04 18.0;25.0 / 2.8	0.29 $\pm$ 0.08 0.33 $\pm$ 0.06 16.5;24.0 / 5.7	0.41 $\pm$ 0.01 0.43 $\pm$ 0.02 18.0;24.0 / 1.8	0.64 $\pm$ 0.09 0.92 $\pm$ 0.15 19.0;24.5 / 5.6	0.30 $\pm$ 0.06 0.32 $\pm$ 0.13 19.0;26.0 / 4.9
	30	0.21 $\pm$ 0.02 0.23 $\pm$ 0.08 18.5;26.0 / 3.1	0.53 $\pm$ 0.08 0.49 $\pm$ 0.06 17.0;24.5 / 9.9	0.40 $\pm$ 0.06 0.42 $\pm$ 0.05 16.5;25.0 / 4.8	0.56 $\pm$ 0.02 0.62 $\pm$ 0.03 17.0;26.0 / 10.9	0.18 $\pm$ 0.03 0.11 $\pm$ 0.01 17.5;26.0 / 3.4	0.53 $\pm$ 0.11 0.67 $\pm$ 0.20 19.0;26.5 / 6.6
	40	0.37 $\pm$ 0.00 0.46 $\pm$ 0.00 18.0;26.0 / 9.0	0.49 $\pm$ 0.04 0.42 $\pm$ 0.03 17.5;24.5 / 7.6	0.30 $\pm$ 0.02 0.24 $\pm$ 0.04 17.0;25.0 / 5.3	0.56 $\pm$ 0.02 0.55 $\pm$ 0.03 18.0;25.0 / 9.3	0.40 $\pm$ 0.03 0.46 $\pm$ 0.19 18.0;26.0 / 5.8	0.42 $\pm$ 0.10 0.54 $\pm$ 0.13 18.5;26.0 / 4.9
	60	— — 17.0;25.0 / 2.1	0.36 $\pm$ 0.03 0.45 $\pm$ 0.04 —	— — —	— — —	— — —	0.30 $\pm$ 0.09 0.38 $\pm$ 0.20 16.0;24.0 / 8.3
	80	— — —	— — —	— — —	0.42 $\pm$ 0.07 0.19 $\pm$ 0.07 16.0;26.0 / 10.3	— — —	— — —
	100	— — —	— — —	— — —	0.23 0.02 16.0;24.5 / 22.7	— — —	— — —

Tableau III-5: Taux de division μ (j^{-1}), taux de broutage g (j^{-1}), heures de début (t_{di} , h) et de fin (t_{df} , h) de la division cellulaire estimés pour les *Synechococcus*. Δ (%) représente l'écart moyen entre les abondances prédites et les mesures.

<i>SYNECHOCOCCUS</i>		JOUR : 1	2	3	4	5	6
μ (j^{-1}) g (j^{-1}) $t_{di}; t_{df}$ (h) / Δ (%)	0 m	0.54 $\pm$ 0.01 0.50 $\pm$ 0.01 11.0;22.0 / 3.0	0.60 $\pm$ 0.05 0.85 $\pm$ 0.08 11.0;22.0 / 4.7	0.89 $\pm$ 0.14 0.82 $\pm$ 0.16 11.0;22.0 / 7.1	0.88 $\pm$ 0.03 0.82 $\pm$ 0.03 12.0;24.0 / 0.9	0.25 $\pm$ 0.05 0.37 $\pm$ 0.06 12.0;22.0 / 6.1	0.41 $\pm$ 0.01 0.52 $\pm$ 0.01 12.0;24.0 / 2.1
	20	0.41 $\pm$ 0.09 0.62 $\pm$ 0.12 11.0;22.0 / 5.5	0.51 $\pm$ 0.12 0.30 $\pm$ 0.13 12.0;22.0 / 6.6	0.66 $\pm$ 0.12 0.89 $\pm$ 0.23 11.0;22.0 / 7.8	0.67 $\pm$ 0.03 0.69 $\pm$ 0.03 13.0;23.0 / 4.0	0.30 $\pm$ 0.06 0.48 $\pm$ 0.07 12.0;22.0 / 3.2	0.41 $\pm$ 0.00 0.41 $\pm$ 0.00 11.0;22.0 / 6.0
	30	0.50 $\pm$ 0.07 0.53 $\pm$ 0.11 11.0;22.0 / 4.5	0.63 $\pm$ 0.01 0.67 $\pm$ 0.04 11.0;22.0 / 1.1	0.63 $\pm$ 0.03 0.75 $\pm$ 0.08 12.0;22.0 / 5.0	0.84 $\pm$ 0.02 0.83 $\pm$ 0.08 11.0;22.0 / 2.7	0.47 $\pm$ 0.14 0.63 $\pm$ 0.32 11.0;22.0 / 9.6	0.36 $\pm$ 0.08 0.49 $\pm$ 0.10 11.0;22.0 / 4.9
	40	0.60 $\pm$ 0.12 0.74 $\pm$ 0.13 11.0;22.0 / 6.1	0.67 $\pm$ 0.04 0.60 $\pm$ 0.08 11.0;22.0 / 2.6	0.67 $\pm$ 0.02 0.73 $\pm$ 0.02 11.0;22.0 / 14.8	0.79 $\pm$ 0.01 0.78 $\pm$ 0.03 12.0;23.0 / 9.2	0.37 $\pm$ 0.01 0.50 $\pm$ 0.01 11.0;22.0 / 4.4	0.53 $\pm$ 0.07 0.68 $\pm$ 0.16 11.0;22.0 / 5.0
	60	— — 12.0;22.0 / 3.4	0.27 $\pm$ 0.08 0.23 $\pm$ 0.09 12.0;22.0 / 3.4	— — —	— — —	0.24 $\pm$ 0.04 0.46 $\pm$ 0.09 12.0;22.0 / 7.4	0.35 $\pm$ 0.04 0.35 $\pm$ 0.07 11.0;22.0 / 4.6
	80	—	—	—	—	—	—
	100	—	—	—	—	—	—

Pour les picoeucaryotes, l'heure de début de la division cellulaire est située en fin de journée. Elle ne varie ni avec la profondeur, ni avec le temps.

Sur l'ensemble des variations traitées, les estimations des heures de début et de fin de division cellulaire indiquent que les *Synechococcus* se diviseraient en premier ($t_{di} = 11.4 \pm 0.6$ h et $t_{df} = 22.1 \pm 0.6$ h) suivis par les *Prochlorococcus* ($t_{di} = 15.6 \pm 0.8$ h et $t_{df} = 23.6 \pm 0.7$ h) et par les picoeucaryotes ($t_{di} = 17.7 \pm 0.9$ h et $t_{df} = 25.1 \pm 0.8$ h) ce que suggéraient les figures III-3, III-4 et III-5. A 5° S 150° W, Vaultot et Marie (1998) donnent un résultat semblable.

Taux individuels de division et de mortalité (par broutage)

Pour les procaryotes (*Prochlorococcus* et *Synechococcus*), les taux de division et de mortalité estimés varient entre 0.2 et 0.9 j⁻¹ (Tableaux III.3 et III.5). Pour les picoeucaryotes, les taux de division estimés varient entre 0.2 à 0.7 j⁻¹ tandis que les taux de mortalité estimés varient entre 0.1 et 0.9 j⁻¹ (Tableau III.4). Les plus faibles valeurs sont généralement observées en profondeur. Le coefficient de variation des taux individuels est en moyenne de 10 % pour les *Prochlorococcus*, de 15 % pour les picoeucaryotes et de 14 % pour les *Synechococcus*. La qualité des estimations est généralement moins bonne les deux derniers jours (jour 5 et 6) coïncidant avec le changement de masse d'eau, et en profondeur où les variations sont irrégulières. A une profondeur donnée, les taux individuels estimés varient significativement d'un jour à l'autre (Tableaux III.3, III.4 et III.5). Les variations les plus importantes apparaissent entre le jour 4 et le jour 5 en liaison avec le changement de masse d'eau. Indépendamment du groupe cellulaire considéré, les valeurs des taux individuels de division et de mortalité (par broutage) sont généralement semblables pour un jour donné à une profondeur donnée. Ceci suggère un étroit couplage entre la croissance et la mortalité par broutage.

En moyenne sur toute la colonne d'eau et sur toute la durée de la station, les taux de division et de broutage pour un groupe cellulaire donné sont, respectivement 0.49 ± 0.19 j⁻¹ et 0.56 ± 0.17 j⁻¹ pour les *Prochlorococcus*, 0.41 ± 0.12 j⁻¹ et 0.43 ± 0.18 j⁻¹ pour les picoeucaryotes et 0.52 ± 0.20 j⁻¹ et 0.60 ± 0.18 j⁻¹ pour les *Synechococcus*.

Raccordement entre deux cycles consécutifs

Comme nous l'avons vu, la méthode développée prend en compte 5 mesures par jour, de 11 h à 11 h. Il convient d'examiner comment se raccordent les cycles d'un jour à l'autre. Pour cela, nous comparons les abondances prédites à 11 h du matin entre 2 cycles consécutifs. Comme l'indiquent les Tableaux III.3, III.4 et III.5, les comparaisons sont possibles tous les jours (1 à 6) dans les 40 premiers mètres. L'écart entre les abondances prédites à 11 h pour deux cycles consécutifs (fin du premier, début du second) est en moyenne de $4 \pm 5 \%$ pour les *Prochlorococcus*, de $3 \pm 3 \%$ pour les picoeucaryotes et de $7 \pm 5 \%$ pour les *Synechococcus*. Pour les trois groupes cellulaires l'écart entre les abondances prédites à 11 h entre deux cycles consécutifs est semblable à la précision des mesures au cytométrie en flux ($\sim 5 \%$, chapitre 1). La Figure III.8 présente les abondances prédites des *Prochlorococcus* à 0 m pour les 6 cycles journaliers. Dans cet exemple, l'écart entre les abondances prédites à 11 h pour deux cycles consécutifs varie entre 1 et 6 %.

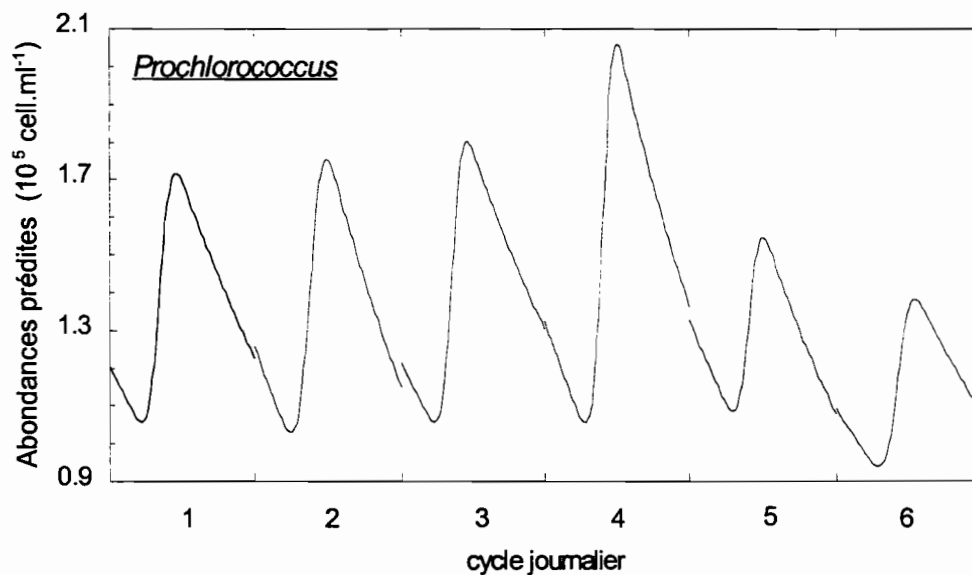


Figure III-8: Abondances prédites à 0 m pour les *Prochlorococcus* pour chaque cycle journalier 11 h-11 h de la station SPC (0° 150° W).

III.B.2.3. Valeurs moyennes

Profils moyens

Les profils moyens (sur 6 jours) des taux de division et de broutage pour les trois groupes cellulaires sont semblables (Figure III.9 et Figure 6 de l'article 2).

Les taux de division moyens varient peu entre 0 et 40 m. Notons cependant que le taux de division des *Prochlorococcus* et des *Synechococcus* présentent des valeurs un peu plus élevées en surface. Les écarts types associés aux valeurs moyennes sont grands (15 à 40 % en moyenne) et reflètent la variabilité de ces taux au cours des 6 jours comme nous l'avons précédemment noté. En profondeur (sous 40 m), bien que les moyennes soient calculées seulement sur quelques valeurs (1 à 3), les taux de division indiquent une diminution avec la profondeur.

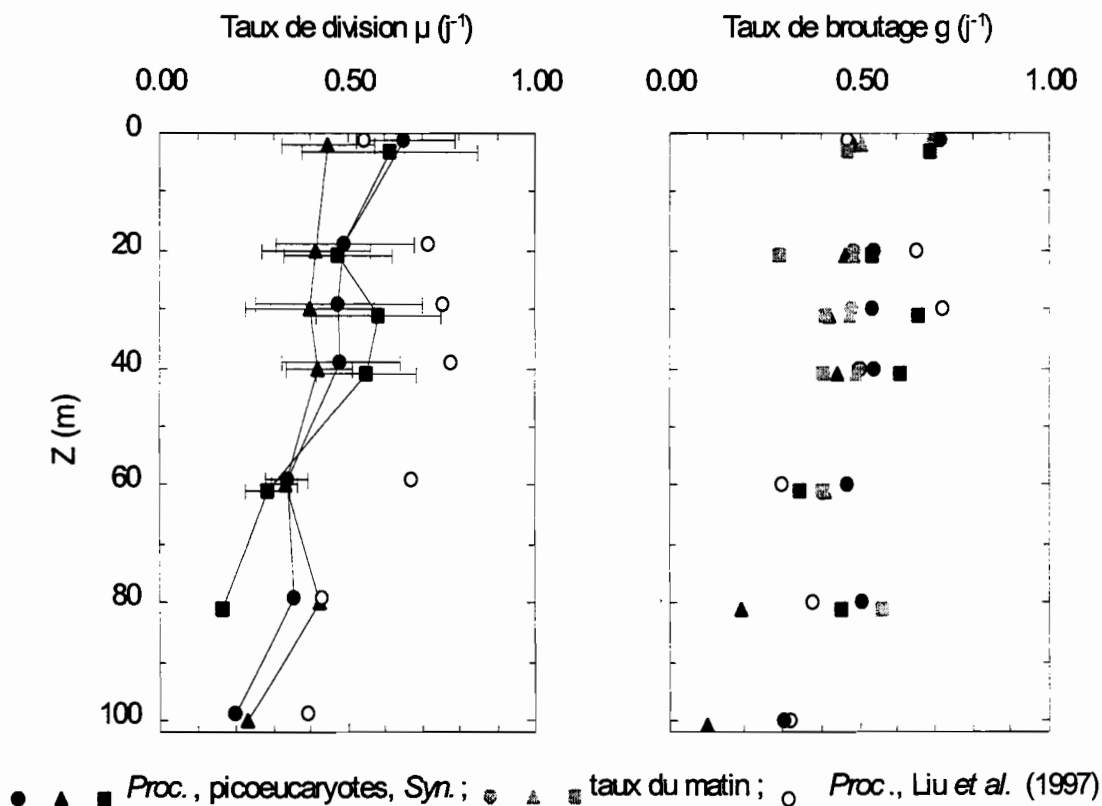


Figure III-9: Profils verticaux moyens des taux de division et de broutage (j^{-1}) estimés à l'aide d'un modèle (voir texte). La moyenne est effectuée sur l'ensemble des taux individuels obtenus pendant les 6 premiers jours de la station SPC (0° 150° W). Les barres représentent l'écart type ($\pm 1s$). Les mesures de Liu et al. (1997) sont issues de l'analyse de l'ADN. La figure est issue de la figure 6 de l'article 2.

Comme nous l'avons déjà noté, les taux de mortalité sont voisins des taux de division à toutes les profondeurs et présentent donc un profil semblable, à savoir des taux de mortalité relativement constant dans les 40 premiers mètres et des taux plus faibles en profondeur. La dispersion des taux de mortalité par broutage est du même ordre de grandeur que celle des taux de division et n'est pas portée sur la figure pour ne pas la surcharger.

Quel que soit le groupe étudié, la division cellulaire est terminée à 3 h du matin (Tableaux III.3, III.4 et III.5). En accord avec nos hypothèses de calcul, les variations d'abondance entre 3 h et 11 h du matin résultent uniquement du broutage, ce qui nous permet d'estimer directement un taux de broutage (appelé g_{matin} pour g du matin). Les taux de mortalité du matin (g_{matin}) ne diffèrent pas des taux de mortalité (g) estimés sur 24 h à chaque profondeur.

Cycle journalier moyen

Compte tenu de la grande variabilité des taux estimés au cours des 6 jours, il est difficile de comparer les taux entre eux à une profondeur donnée. Pour nous affranchir de cette variabilité, nous avons calculé pour chacun des trois groupes cellulaires, un cycle journalier moyen d'abondance pour les couches 0-40 m, 60-80 m et 100-120 m. Les valeurs des taux estimés à partir d'un cycle journalier moyen sont du même ordre de grandeur que les valeurs moyennes obtenues à partir des valeurs individuelles (Tableau III.6).

Tableau III-6: Comparaison des paramètres estimés entre un cycle journalier moyen (CJM) et la moyenne des taux individuels (M) sur les couches 0-40 m, et 60-80 m pour les trois groupes cellulaires (*Prochlorococcus*, picoeucaryotes et *Synechococcus*).

	<i>PROCHLOROCOCCUS</i>		PICOEUCARYOTES		<i>SYNECHOCOCCUS</i>	
	0-40 m	60-80 m	0-40 m	60-80 m	0-40 m	60-80 m
μ (j^{-1})						
M	0.53 ± 0.18	0.34 ± 0.05	0.42 ± 0.13	0.36 ± 0.06	0.57 ± 0.18	0.27 ± 0.07
CJM	0.53 ± 0.05	0.39 ± 0.04	0.32 ± 0.07	0.27 ± 0.02	0.56 ± 0.03	0.26 ± 0.07
g (j^{-1})						
M	0.58 ± 0.16	0.47 ± 0.23	0.46 ± 0.17	0.34 ± 0.13	0.63 ± 0.16	0.38 ± 0.11
CJM	0.60 ± 0.04	0.41 ± 0.03	0.30 ± 0.10	0.27 ± 0.03	0.63 ± 0.09	0.27 ± 0.07
t_d (h)						
M	15.8 ± 0.8	14.9 ± 0.3	17.8 ± 0.8	16.5 ± 0.6	11.3 ± 0.6	11.7 ± 0.6
CJM	15.5	15	18	18	11	11
t_{br} (h)						
M	23.5 ± 0.6	23.8 ± 0.9	25.2 ± 0.9	25.0 ± 1.0	22.2 ± 0.6	22 ± 0.6
CJM	24	23	25	24	21	21.5

Les résultats pour les taux des cycles journaliers moyens sont présentés sur la Figure III.10.

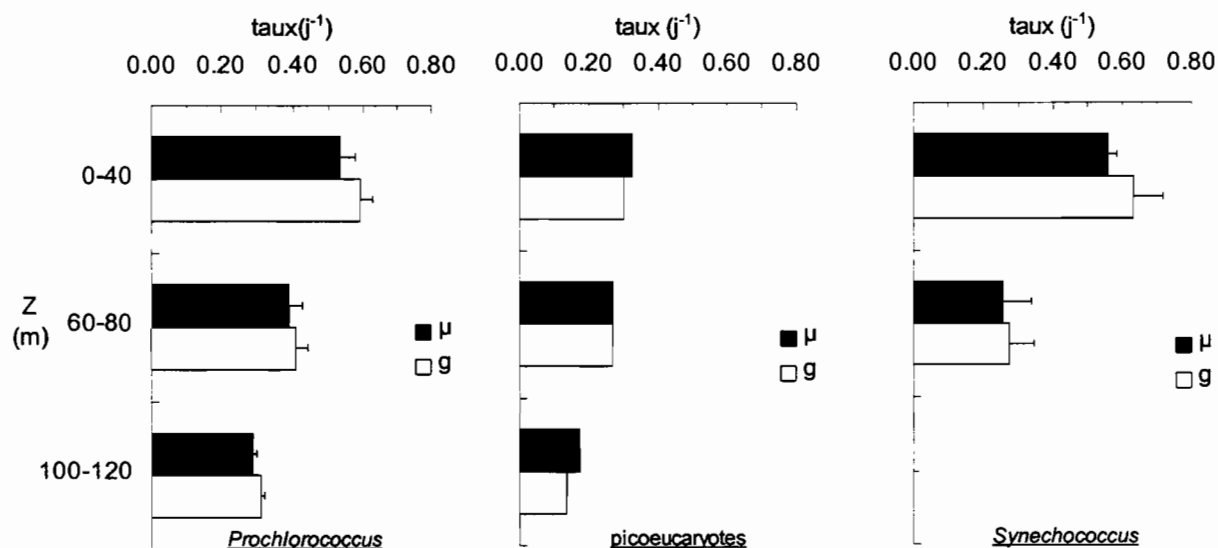


Figure III-10: Profils verticaux par couches des taux de division et de broutage (j^{-1}) estimés pour un cycle journalier moyen.

Dans la couche 0-40 m, les taux de croissance des *Prochlorococcus* et des *Synechococcus* ne diffèrent pas significativement ($\mu_{\text{Syn}}/\mu_{\text{Pro}} = 1.06$). En profondeur, par contre, les *Prochlorococcus* présentent des taux de division plus élevés ($\mu_{\text{Syn}}/\mu_{\text{Pro}} = 0.67$). Ce résultat est en accord avec la rapide diminution des *Synechococcus* sous la couche de mélange en liaison avec la disponibilité en lumière décrite dans le chapitre 2 (§ II.A.2.3). Pour les picoeucaryotes, indépendamment de la couche étudiée, les taux de division sont significativement plus faibles que ceux des *Prochlorococcus*, avec $\mu_{\text{Peu}}/\mu_{\text{Pro}} = 0.60$ dans les 40 premiers mètres, $\mu_{\text{Peu}}/\mu_{\text{Pro}} = 0.69$ pour le couche intermédiaire (60-80 m) et $\mu_{\text{Peu}}/\mu_{\text{Pro}} = 0.59$ en profondeur. Notons que les taux de division des picoeucaryotes sont du même ordre de grandeur que ceux des *Synechococcus* dans la couche intermédiaire.

Tout comme nous l'avons noté sur les valeurs individuelles et les profils moyens, les taux de croissance et de broutage diminuent avec la profondeur. Cette diminution avec la profondeur est généralement observée dans le Pacifique Central par Liu *et al.* (1997), Landry *et al.* (1995a) et Verity *et al.* (1996).

Pour chaque couche considérée, les taux de broutage sont semblables aux taux de croissance, confirmant l'équilibre croissance broutage déjà noté avec les valeurs individuelles. Cet équilibre était suggéré par les variations d'abondance sur 24 heures (figures III.3, III.4 et III.5). Des résultats semblables sont donnés par Liu *et al.* (1997) et pendant un El Niño par Landry *et al.* (1995a) et Verity *et al.* (1996). Il est intéressant de noter que le rapport g/μ n'est pas plus élevé dans la couche 0-40 m qu'en profondeur (100-120 m pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes, 60-80 m pour les *Synechococcus*). Ce résultat est cohérent avec la faible motilité des protozoaires.

III.B.2.4. Variabilité de μ et de g au cours de la station

Examinons maintenant la dynamique de la croissance et de la mortalité pendant les 6 jours dans la couche 0-40 m, où nous disposons tous les jours de valeurs individuelles pour les taux de division et de mortalité (par broutage).

Les taux de division et de broutage moyens sur la couche 0-40 m sont obtenus en moyennant pour un jour donné les différents taux individuels estimés pour la couche 0-40 m (Tableaux III.3, III.4 et III.5). Une seconde estimation de ces taux sur la couche 0-40 m a été effectuée en appliquant notre méthode définie dans le paragraphe III.B.1 aux abondances moyennes sur la couche 0-40 m. Pour un jour donné, la moyenne des taux estimés à chaque profondeur entre 0 et 40 m et les taux estimés à partir des abondances moyennes 0-40 m ne sont pas significativement différents. Ceci aide à penser que le mélange vertical qui influence les comptages nocturnes n'introduit pas de biais majeurs dans l'estimation d'un taux moyen pour la couche de mélange.

Heures de la division cellulaire

Comme nous l'avons déjà noté lors de l'analyse des résultats individuels (§ III.B.2.2), les *Prochlorococcus* présentent une variation de l'heure de début de division cellulaire au cours des 6 jours, avec une valeur moyenne d'environ 15.5 h sur les 3 premiers jours et d'environ 16.5 h sur les 3 derniers jours. Pour les *Synechococcus* et les picoeucaryotes, aucune variation significative des heures de début et de fin de division cellulaire n'est observée au cours des 6 jours, $t_{di} = 11.3 \pm 0.6$ h et $t_{df} = 22.2 \pm 0.6$ h pour les *Synechococcus* et $t_{di} = 17.8 \pm 0.8$ h et $t_{df} = 25.2 \pm 0.9$ h pour les picoeucaryotes.

Taux de division

Les taux de division moyens sur la couche 0-40 m sont portés sur la Figure III.11. En parallèle, nous avons porté les rapports moyens g/μ . La Figure III.11B présente les mêmes paramètres obtenus avec l'abondance moyenne sur 0-40 m. Notons qu'indépendamment du mode de calcul, l'évolution des taux au cours du temps est la même pour les deux estimations.

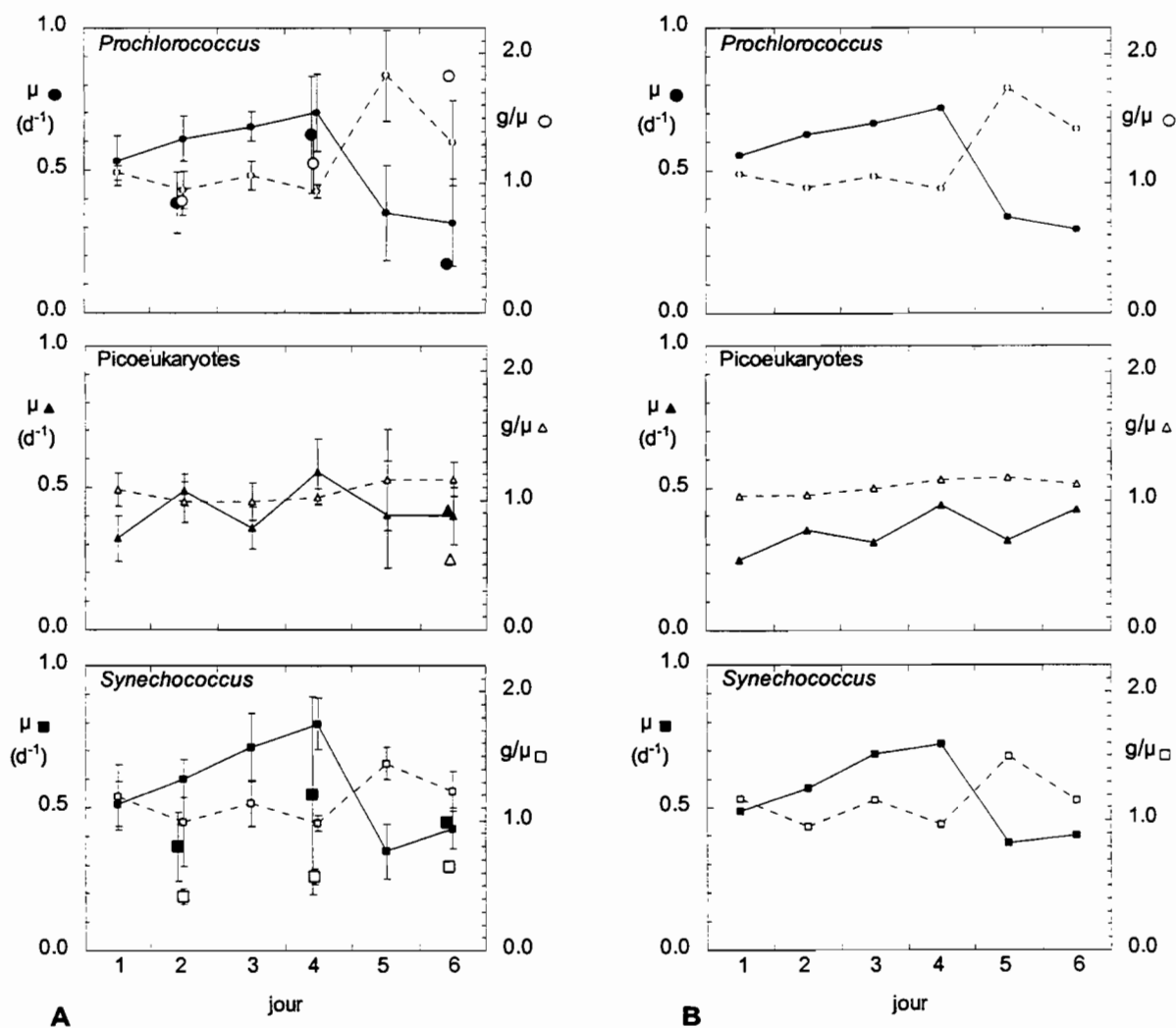


Figure III-11: Taux de division μ (d^{-1}) et rapport mortalité sur croissance (g/μ) moyens sur la couche 0-40 m pour les 6 premiers jours de la station SPC (0° 150° W). A: la moyenne est effectuée sur toutes les estimations des taux individuels, B: les valeurs sont obtenues à partir d'une simulation sur les abondances moyennes 0-40 m. Les symboles plus gros et isolés représentent les mesures effectuées par Liu (1995) à l'aide de la technique d'inhibition (jour 2 et 4) et la technique de dilution (jour 6). Cette figure est issue de la figure 5 de l'article 2.

Sur la couche 0-40 m, les taux de division moyens des procaryotes augmentent du jour 1 au jour 4, d'un facteur 1.3 et 1.6 respectivement pour les *Prochlorococcus* et les *Synechococcus*. Les taux de croissance des procaryotes sont significativement plus faibles les jours 5 et 6, de l'ordre d'un facteur 2 par rapport aux jours précédents. Ces résultats étaient attendus car les variations d'abondance au cours de la station longue durée (Figures III.3, III.4 et III.5) présentent les mêmes tendances. Sur les 4 premiers jours, les coefficients de variation associés aux taux de division moyens des procaryotes sont faibles, d'environ 15 %, indiquant des taux homogènes sur toute la couche 0-40 m. Par contre, ils augmentent significativement les deux derniers jours, de l'ordre de 50 % et 35 %, respectivement pour les *Prochlorococcus* et les *Synechococcus*. Les taux individuels estimés (Tableaux III.3 et III.5) varient entre 0.16 et 0.53 j⁻¹ pour les *Prochlorococcus* et entre 0.25 et 0.53 j⁻¹ pour les *Synechococcus* lors des deux derniers jours.

Pour les picoeucaryotes, les variations des taux de division sont moins marquées que pour les deux autres groupes cellulaires. Toutefois, comme pour les *Prochlorococcus* et les *Synechococcus*, les taux de division augmentent d'un facteur 1.7 entre le premier et le quatrième jour et diminuent le jour 5. Comme pour les deux autres groupes cellulaires, la dispersion des taux de division moyens augmente les deux derniers jours. Les taux individuels estimés (Tableau III.4) varient entre 0.18 et 0.64 j⁻¹.

Pour les trois groupes étudiés, l'augmentation de la dispersion des valeurs moyennes correspond au fait que les abondances sont moins régulièrement variables les jours 5 et 6 (Figures III.3, III.4 et III.5) ce qui coïncide avec l'arrivée de la nouvelle masse d'eau (§ III.A.1).

Rapports μ_{Syn}/μ_{Pro} et μ_{Pcu}/μ_{Pro}

Dans le paragraphe "cycle journalier moyen" (§ III.B.2.3), nous avons vu que les taux de croissance des picoeucaryotes étaient significativement plus faibles que ceux des *Prochlorococcus* et des *Synechococcus* en moyenne sur les 6 jours mais aucune différence n'était observée entre les *Prochlorococcus* et les *Synechococcus*. Examinons maintenant les différents rapports des taux de croissance jour par jour (Figure III.12)

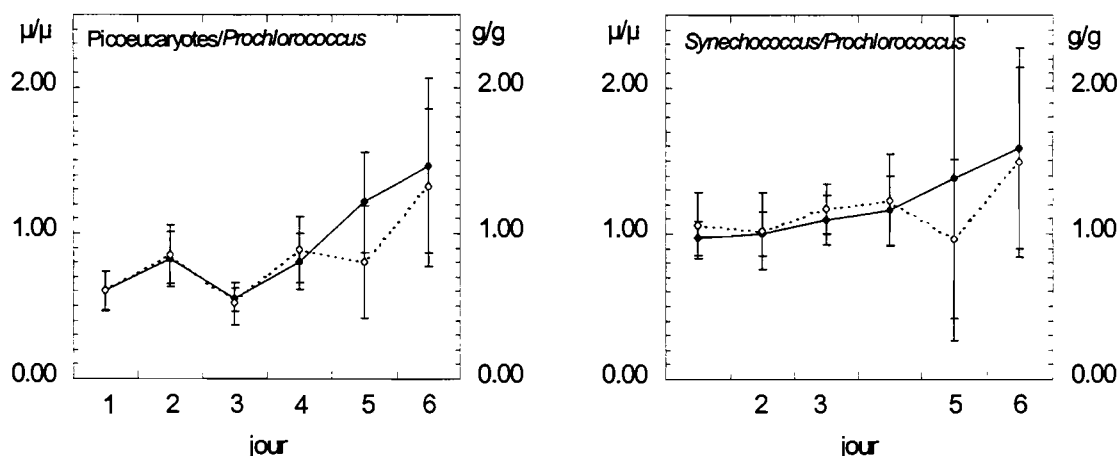


Figure III-12: Rapports moyens des taux de division et de broutage dans la couche 0-40 m pour les 6 premiers jours de la station SPC (0° 150° W). Les symboles pleins représentent les rapports des taux de division, les symboles vides les rapports des taux de broutage. Les rapports moyens sont obtenus en moyennant les taux individuels estimés et présentés dans les Tableaux III.3, III.4 et III.5.

Durant les 4 premiers jours, les taux de croissance des *Prochlorococcus* et des *Synechococcus* ne sont pas significativement différents. Le rapport moyen μ_{Syn}/μ_{Pro} sur l'ensemble des taux estimés les 4 premiers jours dans la couche 0-40 m est de 1.06 ± 0.18 . Pour les picoeucaryotes, les taux de croissance sont significativement plus faibles que ceux des *Prochlorococcus* les 4 premiers jours (avec en moyenne $\mu_{Peu}/\mu_{Pro} = 0.69 \pm 0.19$). Pour les deux derniers jours, ces rapports sont très variables, avec en moyenne sur les 40 premiers mètres μ_{Syn}/μ_{Pro} de 1.48 ± 0.87 et $\mu_{Peu}/\mu_{Pro} = 1.34 \pm 0.47$. La perturbation engendrée par la nouvelle masse d'eau (à partir du jour 5) nous interdit d'interpréter ces variations en terme de processus biologiques.

Rapports g/μ

Durant les 4 premiers jours, le rapport moyen g/μ est proche de 1, 1.01 ± 0.11 pour les *Prochlorococcus* et 1.07 ± 0.23 pour les *Synechococcus* et 1.02 ± 0.12 pour les picoeucaryotes (Figure III.11). Rappelons nous par ailleurs que les taux de division augmentent les 4 premiers jours de la station SPC. Ces résultats suggèrent que le broutage est susceptible de répondre à une variation du taux de division à l'échelle de la journée et que le broutage équilibre la croissance chaque jour au cours des 4 premiers jours pour les trois groupes d'algues. Au contraire, les deux derniers jours, les rapports moyens g/μ sont de 1.83 ± 0.35 , 1.44 ± 0.12 , 1.16 ± 0.39 le 5ème jour et 1.31 ± 0.33 , 1.23

± 0.16 , 1.16 ± 0.13 le 6ème jour, respectivement pour les *Prochlorococcus*, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes. Comme nous l'avons vu pour les taux de division, la dispersion des rapports moyens g/μ pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes est plus grande les deux derniers jours. Elle est en moyenne de 9 et 12 % sur les 4 premiers jours et de 22 et 23 % les deux derniers jours, respectivement pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes.

Taux de broutage g et g_{matin}

Selon nos hypothèses seul le broutage influence les abondances entre deux périodes successives de division. Nous comparons le taux de broutage g_{matin} , obtenu à l'aide des abondances 3-11 h et le taux de broutage journalier estimé sur la période qui suit (11 h-11 h). Pour nous affranchir de la variabilité sur la profondeur, nous avons fait les calculs pour des abondances moyennées sur la couche 0-40 m (là où nous disposons d'une estimation pour les six jours).

Pour les 4 premiers jours, les taux de broutage des *Prochlorococcus* estimés sur 24 h (période 11 h-11 h) ne diffèrent pas des taux de broutage du matin précédent (Figure III.13).

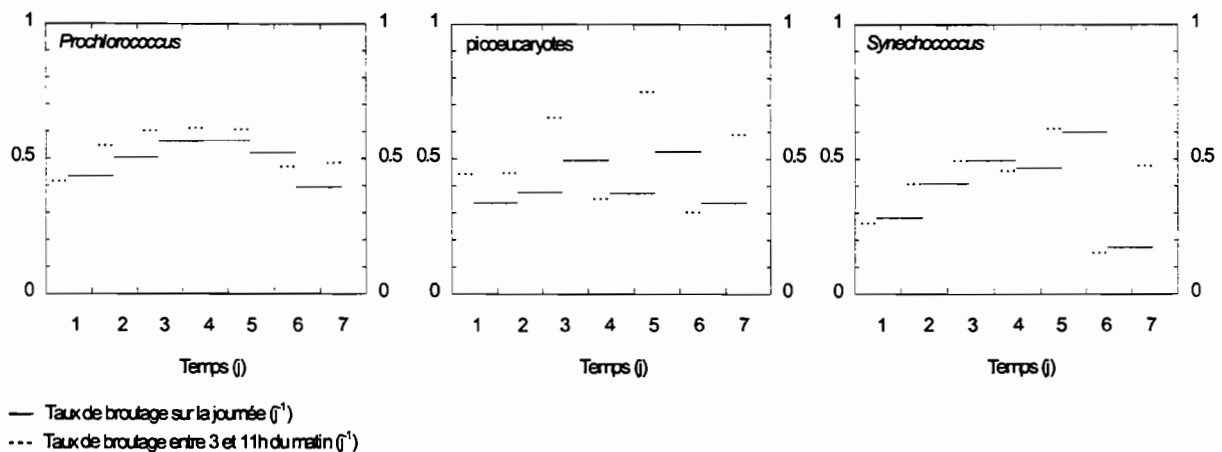


Figure III-13: Taux de broutage moyens sur la couche 0-40 m à 0° 150° W. Les taux de broutage sur la journée (g, j^{-1}) sont estimés à partir des abondances moyennes sur la couche 0-40 m. Les taux de broutage du matin (g_{matin}, j^{-1}) sont calculés à partir des variations d'abondances entre 3 et 11 h du matin sur la couche 0-40 m.

En fin de station, les différences sont de 16 à 20 % pour les *Prochlorococcus* respectivement les jours 5 et 6. Pour les *Synechococcus*, les taux de broutage estimés sur 24 h ne diffèrent pas de ceux calculés entre 3 et 11 h et ce pour tous les jours de la station. Pour les picoeucaryotes, des différences notables entre les deux taux apparaissent les jours 1, 2, 3 et 5 (20 à 42 %). Ces différences reflètent le fait que la rythmicité des abondances des picoeucaryotes est moins régulière d'un jour à l'autre.

Sur la couche 0-40 m, les rapports g_{matin}/g sont en moyenne sur les 6 jours de 1.09 ± 0.08 pour les *Prochlorococcus*, de 1.18 ± 0.21 pour les picoeucaryotes et de 0.97 ± 0.05 pour les *Synechococcus*. Le broutage pourrait être supérieur en fin de nuit et/ou en matinée à ce qu'il est en moyenne sur un cycle de 24 h.

III.B.2.5. Comparaison avec d'autres estimations

Heures de début et de fin de la division cellulaire

Dans notre étude, les heures de début et de fin de division (t_{di} et t_{df}) sont définies en accord avec la représentation mathématique (équation III.2) avec une erreur de $\pm \frac{1}{2}$ h (§ III.B.2.1). Les abondances prédites ne varient pas de plus de 5 % au cours de la première et de la dernière heure de la période de division (Figure III.2). De telles variations correspondent à la précision des comptages au cytomètre en flux. L'utilisation de mesures continues (25 mesures) nous a permis de valider à $\pm \frac{1}{2}$ h l'estimation des heures de la division cellulaire selon notre méthode (§ III.B.3.3). Pour les *Prochlorococcus*, les heures estimées de début et de fin de division (Tableau III.3) sont en moyenne sur les 6 jours de 16.4 ± 0.9 h et 23.7 ± 0.8 h pour la surface et de 15.1 ± 0.3 h et 23.6 ± 0.7 h pour une profondeur supérieure ou égale à 30 m (Tableau III.2). Comparons maintenant ces estimations aux valeurs fournies par l'analyse de l'ADN.

Dans le cas de l'analyse de l'ADN, l'estimation des heures de la division résulte de l'observation des cellules dans les phases S (synthèse d'ADN) et G_2 (réplication d'ADN). La division cellulaire a lieu juste après la phase G_2 . Le 7ème jour de la station SPC, Liu *et al.* (1997) indiquent qu'à partir de 20 m, les *Prochlorococcus* entrent en phase G_2 aux environs de 16 h et, en surface, aux environs de 18 h. A minuit, les cellules sont de nouveau en phase G_1 (phase de repos) ce qui indique

que la division cellulaire est quasiment terminée (Liu, 1995). Comme le citent Liu *et al.* (1997), l'estimation des heures de début et de fin de la division cellulaire présente également des incertitudes liées au pas de l'échantillonnage. A FLUPAC, les mesures ont été effectuées à 14, 16, 18 et 20 h pour estimer le début de la division cellulaire et aux environs de 22 et 24 h pour la fin de la division cellulaire. Nous pouvons noter que les heures de la division cellulaire estimées par la méthode à l'ADN ne correspondent pas exactement à la période pendant laquelle l'abondance des *Prochlorococcus* augmente. Un décalage d'environ 1 heure est observé entre les deux méthodes. Cette différence peut rendre compte d'une imprécision des heures de mesure. En effet, pour l'analyse de l'ADN, les échantillons prélevés sont fixés et congelés après prélèvement (~ 1h). Un laps de temps de 1 à 2 h peut s'écouler entre l'heure du prélèvement et le moment où l'échantillon est analysé au cytomètre en flux. Par ailleurs, le prélèvement peut influencer les organismes planctoniques en perturbant probablement les processus de division et de broutage. Ajoutons également que les deux méthodes ne mesurent pas exactement la même chose, la phase G₂ précédant la division cellulaire proprement dite. En outre, il n'est pas certain que la méthode à l'ADN soit suffisamment sensible pour prendre en compte un faible pourcentage ($\leq 5\%$) de cellules dans l'une ou l'autre des phases du cycle cellulaire (S ou G₂) (Liu, 1995). Or au cours de la première et de la dernière heure de la division cellulaire, les variations d'abondances prédites par notre modèle sont de l'ordre de quelques pour cents (Figure III.2).

Enfin pour une même région et pendant des conditions environnementales semblables (5° S 150° W, 19-21/11/94, Vaultot & Marie, 1998 et 0° S 150° W 26/10/94 Liu, 1995), les maximums des phases S et G₂ peuvent varier de 1 à 2 h. Par exemple, en surface, le pic de cellules en phase S se situe aux environs de 20 h selon les mesures de Vaultot et Marie (1998) et aux environs de 18 h selon la figure 3 de Liu (1995). Rappelons également qu'au cours de cette station longue, nous avons mis en évidence une variabilité de l'heure de début de la division cellulaire chez les *Prochlorococcus* (15.5 sur les 3 premiers jours et environ 16.5 sur les 3 derniers jours dans la couche 0-40m).

En tenant compte non seulement de toutes les incertitudes mais aussi de la variabilité naturelle, nous pouvons considérer que les estimations des heures de la division cellulaire sont en bon accord avec les observations effectuées dans le Pacifique équatorial.

Tandis que l'estimation des heures de la division cellulaire, du taux de division et du taux de broutage par la méthode de l'analyse de l'ADN est principalement réalisée pour les *Prochlorococcus*, notre méthode nous permet d'estimer ces paramètres pour chacun des trois groupes cellulaires du picophytoplancton.

Gamme des taux de division

Les taux de division estimés pour les procaryotes varient entre 0.2 et 0.9 j⁻¹ sur l'ensemble de la colonne d'eau considérée (0-100 m). Pour les picoeucaryotes, les taux de division varient de 0.2 à 0.7 j⁻¹.

A 0° 140° W, Vaultot *et al.* (1995) présentent pour l'ensemble de la colonne d'eau un taux de division moyen pour les *Prochlorococcus* (méthode: ADN) de 0.58 j⁻¹ et des valeurs maximums à 30 m variant entre 0.73 et 0.93 j⁻¹. Pour le même site et avec la même méthode, Binder *et al.* (1996) obtiennent des taux de division maximums pour les *Prochlorococcus* variant entre 0.49 et 0.64 j⁻¹ entre 15 et 30 m. A 5° S 150° W, Vaultot et Marie (1998) présentent sur la figure 12, les profils des taux de division des *Prochlorococcus* (méthode: ADN) obtenus le 19 et le 21 novembre 1994. Si la gamme de variation est semblable (0.1 à 0.9 j⁻¹), d'importantes différences apparaissent entre les deux profils. Le profil du 19 nov. présente deux maximums, l'un à 35m (~ 0.8 j⁻¹) et le deuxième à 95m (~ 0.6 j⁻¹). Le 21 nov., le maximum est observé à 45m (~ 0.9 j⁻¹), à 95m, le taux de division est d'environ 0.2 j⁻¹. Les conditions environnementales peuvent être également une source de variabilité des taux de division. Par exemple, dans les eaux de surface à 0° 140° W, les taux de croissance de la chlorophylle, mesurés par la technique de dilution, varient entre 0.2 et 0.73 j⁻¹ pendant des conditions El Niño et entre 0.50 et 1.14 j⁻¹ sous des conditions dites "normales" (Landry *et al.*, 1995b). Une variabilité semblable est obtenue par Verity *et al.* (1996). Une autre source de variabilité est la méthode utilisée. Prenons comme exemple les mesures de Liu (1995) et Liu *et al.* (1997) effectuées à 20 m à la station SPC. A 20 m, les taux de division des *Prochlorococcus*, varient entre 0.46 et 0.77 j⁻¹ dans le cas de la technique de l'inhibition sélective et ils sont de 0.33 j⁻¹ avec la technique de dilution et de 0.72 j⁻¹ dans le cas de l'analyse de l'ADN.

Les taux de division estimés par notre modèle sont dans la gamme des valeurs publiées dans la littérature (Tableau III.7).

Gamme des taux de broutage et équilibre division-broutage

Les taux de broutage estimés sont le plus souvent très proches des taux de division estimés (§ III.B.2.2) suggérant un équilibre étroit entre croissance et mortalité et ce pour les trois groupes cellulaires du picophytoplancton. A partir des taux de division des *Prochlorococcus* estimés par analyse de l'ADN, Liu *et al.* (1997) calculent des taux de mortalité. Les taux de broutage estimés par ces auteurs varient entre 0.2 et 0.9 j⁻¹ à la station SPO (jour 6) et entre 0.25 et 0.7 à la station SPC (jour 7). Ces auteurs montrent qu'indépendamment du régime et du site, le broutage équilibre généralement la croissance sur l'ensemble de la colonne d'eau. A la station ALOHA, Liu *et al.* (1995) montrent à l'aide de la technique de l'inhibiteur sélectif que la mortalité par broutage varie de 20 à plus de 100 % de la croissance des *Prochlorococcus* et de 43 à 87 % de la croissance des *Synechococcus*. Entre 2° N et 2° S le long de 140° W, les taux de mortalité du phytoplancton estimés par la technique de la dilution varie entre 0.21 et 0.72 j⁻¹ pendant des conditions El Niño et entre 0.18 et 0.56 j⁻¹ sous des conditions dites "normales" (Landry *et al.*, 1995b). Pour cette zone, environ 85 % de la croissance de la chlorophylle sont consommés chaque jour par broutage pendant un El Niño tandis que seulement 55 % sont consommés lors des conditions "normales". Entre 1° N et 1° S le long de 140° W pendant des conditions "normales", par les techniques de dilution et du broutage relatif, Landry *et al.* (1995a) estiment des taux de broutage de 0.7 j⁻¹ pour les procaryotes et de 0.6 j⁻¹ pour les picoeucaryotes. Pour les procaryotes, la mortalité cellulaire par broutage est supérieure à la croissance tandis que pour les picoeucaryotes elle représente environ 80 % de la croissance.

Comme dans le cas des taux de division, les taux de broutage présentent une large gamme de variation en fonction des conditions environnementales et de la méthode utilisée.

Les taux moyens de broutage estimés avec notre méthode sont dans la gamme des valeurs relevées dans la littérature (Tableau III.8).

Tableau III-7: Revue des taux de division (μ , j^{-1}) du phytoplancton et des trois groupes du picophytoplancton publiés pour l'océan Pacifique.

LIEU	RÉFÉRENCES	MÉTHODES	CONDITIONS	Z (M)	μ (j^{-1})			
					<i>PROCHLOROCOCCUS</i>	<i>SYNECHOCOCCUS</i>	PICOEUCARYOTES	CHLOROPHYLLE
5° S-5° N 150° W	Chavez <i>et al.</i> (1991)	ΔC ($-^{14}C$)/C		surface				0.64 - 0.65
5° S-5° S 110° W-140° W		----						0.72 - 0.74
5° S-5° N 150° W		dilution						0.77 $\pm$ 0.10
1° S-1° N 140° W	Landry <i>et al.</i> (1995a)	inhibiteur sélectif	'normales'	0-40	0.26 $\pm$ 0.26	0.61 $\pm$ 0.21	0.79 $\pm$ 0.20	0.92 $\pm$ 0.31
		broutage relatif			0.22 $\pm$ 0.26	0.57 $\pm$ 0.19	0.73 $\pm$ 0.15	0.87 $\pm$ 0.26
0° 140° W	Landry <i>et al.</i> (1995b)	inhibiteur sélectif	El Niño	10-70				0.09 - 0.73
			'normales'	10-80				0.24 - 1.14
22° N 158° W	Liu <i>et al.</i> (1995)	inhibiteur sélectif	oligotrophie	0-175	0.11 - 0.59	0.17 - 1.06		
15° S-4° N 165° E-174° W	Liu (1995)	dilution	oligotrophie	20 - 70	0.19 - 1.25	0.13 - 1.13	0.16 - 1.13	0.45 - 1.15
0° 167° E		inhibiteur sélectif	----	0-150	0.01 - 0.75	0.10 - 1.88		
0° 150		dilution	onde de downwelling	20	0.33	0.44	0.29	1.20
0° 150° W		inhibiteur sélectif	----	20-150	0.11 - 0.77	0.12 - 0.79		
0° 140° W	Vaulot <i>et al.</i> (1995)	ADN	El Niño	0-150	0.1 - 0.93			
0° 140° W	Binder <i>et al.</i> (1996)	ADN	El Niño et non El Niño	0-150	0.12 - 0.64			
5° S-5° N 110° W-170° W	Chavez <i>et al.</i> (1996)	ΔC ($-^{14}C$)/C	El Niño	100-1%				0.58
		----	'normales'					0.55
5° N 140° W, 8° S 95° W		dilution	'normales'					1.14 $\pm$ 0.15
0° 140° W	Verity <i>et al.</i> (1996)	dilution	El Niño	15-60				0.17-0.65
			'normales'					0.58-1.10
0° 150° W	Blanchot <i>et al.</i> (1997)		onde de downwelling	0	~ 0.6		~ 0.6	
0° 140° W	Landry <i>et al.</i> (1997)	ΔC ($-^{14}C$)/C	El Niño					0.46 $\pm$ 0.09
		----	'normales'					0.57 $\pm$ 0.08
		dilution	El Niño					0.43 $\pm$ 0.12
		----	'normales'					0.79 $\pm$ 0.11

Suite du Tableau III.7

0° 150° W	Liu <i>et al.</i> (1997)	ADN	onde de downwelling	0-150	0.2 - 0.8			
0° 167° E, 22° N 158° W	Liu <i>et al.</i> (1997)	ADN	oligotrophie	0-150	0.1 - 0.8			
5 S 150° W	Vaulot et Marie (1998)	ADN	onde de downwelling	0-150	0.1 - 0.90			
0° 150° W	cette étude	modèle	onde de downwelling	0-100	0.2 - 0.90	0.2 - 0.9	0.2 - 0.7	

Tableau III-8: Revue des taux de broutage (g, j^{-1}) du phytoplancton et des trois groupes du picophytoplancton publiés pour l'océan Pacifique.

LIEU	RÉFÉRENCES	MÉTHODES	CONDITIONS	Z (M)	g (j^{-1})			
					PROCHLOROCOCCUS	SYNECHOCOCCUS	PICOEUCARYOTES	CHLOROPHYLLE
5° S-5° N 150° W	Chavez <i>et al.</i> (1991)	dilution		surface				0.49 ± 0.14
1° S-1° N 140° W	Landry <i>et al.</i> (1995a)	inhibiteur sélectif broutage relatif	'normales'	0-40	0.73 ± 0.21 0.69 ± 0.10	0.76 ± 0.20 0.72 ± 0.15	0.62 ± 0.17 0.58 ± 0.14	0.55 ± 0.19 0.51 ± 0.13
0° 140° W	Landry <i>et al.</i> (1995b)	inhibiteur sélectif	El Niño 'normales'	10-70 10-80				0.23 - 1.10 0.18 - 0.56
22° N 158° W	Liu <i>et al.</i> (1995)	inhibiteur sélectif	oligotrophie	0-175	0.05 - 0.50	0.09 - 0.73		
15° S-4° N 165° E-174° W	Liu (1995)	dilution	oligotrophie	20 - 70	0.09 - 0.60	0.09 - 0.78	0.06 - 1.68	0.09 - 0.40
0° 167° E		inhibiteur sélectif	----	0-150	0.05 - 0.69	0.05 - 1.36		
0° 150		dilution	onde de downwelling	20	0.54	0.36	0.25	0.50
0° 150° W		inhibiteur sélectif	----	20-150	0.05 - 0.76	0.02 - 0.43		
5° N 140° W, 8° S 95° W	Chavez <i>et al.</i> (1996)	dilution	'normales'	1% lo				0.43 ± 0.11
0° 140° W	Verity <i>et al.</i> (1996)	dilution	El Niño 'normales'	15-60				0.15-0.97 0.50-0.80
0° 150° W	Liu <i>et al.</i> (1997)	ADN	onde de downwelling	0-120	0.25 - 0.7			
0° 167° E, 22° N 158° W	Liu <i>et al.</i> (1997)	ADN	oligotrophie	0-150	0.1 - 0.9			

Comparaison des différentes méthodes employées pendant la station longue durée

Pendant notre station longue durée, différentes méthodes ont été utilisées pour estimer les taux de croissance et les taux de broutage. Les jours 2 et 4, Liu (1995) détermine des taux de croissance et de mortalité à l'aide de la technique de l'inhibiteur sélectif à 20 et 30 m pour les *Prochlorococcus* et les *Synechococcus*. Le jour 6, Liu (1995) utilise la technique de dilution à 20 m pour les trois groupes cellulaires. Les résultats moyennés sur les profondeurs sont portés sur la Figure III.11A. Dans ce paragraphe, nous ne traiterons pas les résultats issus de l'analyse de l'ADN (traités ultérieurement) puisque qu'aucune estimation avec notre méthode n'a pu être réalisée ce jour là.

Pour les jours 2 et 4, les taux de croissance des *Prochlorococcus* estimés avec la technique de l'inhibition donnent des valeurs 10 à 20 % plus faibles que les nôtres. Notons que la variabilité est importante le jour 4 (~30 %). Pour les *Prochlorococcus*, le rapport g/μ est voisin de 1, 0.85 le jour 2 et 1.11 le jour 4, ce qui confirme l'équilibre entre la croissance et la mortalité par broutage. Par contre, pour les *Synechococcus*, la mortalité ne représente que 50 % de la croissance. Le 6ème jour, les taux de croissance mesurés sont du même ordre de grandeur que les nôtres pour les *Synechococcus* et les picoeucaryotes mais environ 2 fois plus faibles pour les *Prochlorococcus*. Pour les *Synechococcus* et les picoeucaryotes, la croissance excède la mortalité par broutage (avec $g/\mu = 0.6$). A l'inverse pour les *Prochlorococcus*, la mortalité par broutage est 1.8 fois plus élevée que la croissance. Indifféremment de la technique utilisée (inhibition sélective ou dilution), les taux de broutage sont toujours plus faibles (~ 50 %) que nos estimations. Entre le jour 2 et le jour 4, les abondances sur la couche 0-40 m augmentent pour une heure donnée d'environ 10 % en moyenne indiquant que les taux de croissance et de mortalité doivent être proches, comme l'indiquent les rapports g/μ des *Prochlorococcus*. Les faibles valeurs g/μ pour les *Synechococcus* et d'une façon générale les faibles taux de mortalité sont peut-être des artefacts liés à l'incubation. Différents auteurs ont montré que le confinement pourrait perturber l'activité des brouteurs (stress, e.g. Venrick *et al.*, 1977 ; Price *et al.*, 1991 ; Cullen *et al.*, 1992a, ou diminution du broutage par suppression de la turbulence, Peters & Gross, 1994). Ajoutons également que selon Landry (1994) et Liu *et al.* (1995), les inhibiteurs spécifiques pourraient avoir un impact sur les fonctions motrices des brouteurs.

En dépit des écarts observés entre les taux mesurés par Liu (1995) et nos estimations, il est important de noter que l'augmentation des taux de division des *Prochlorococcus* et des

Synechococcus les premiers jours de la station longue durée et les valeurs plus faibles pour les 3 groupes cellulaires le 6ème jour ont également été observées par Liu (1995).

Mélange vertical

Les taux de croissance et de broutage obtenus par l'analyse de l'ADN (jour 7, station SPC, Liu *et al.*, 1997) sont environ 60 % plus élevés que les taux moyens obtenus par modèle sur les 6 jours de station, sauf en surface où ils sont 20 % plus faibles (Figure III.9). Notons que notre profil moyen présente des taux maximum en surface tandis que Liu *et al.* (1997) observent des taux maximum entre 30 et 40 m. Ajoutons qu'avec la même méthode, Vaultot *et al.* (1995) et Binder *et al.* (1996) à 0° 140° W présentent également des taux de division maximum pour les *Prochlorococcus* entre 30 et 40 m. Cette dépression des taux de division en surface est probablement réelle car elle est compatible avec ce que l'on sait de la physiologie des isolats des *Prochlorococcus* (Partensky, comm. pers.) et ce d'autant plus qu'une stratification des eaux de surface apparaît pendant la journée. Pour nos estimations, nous avons considéré comme négligeable la convection nocturne bien qu'il soit fort probable que les abondances de surface mesurées la nuit soient influencées par ce processus. Dans la mesure où les taux de division à 30-40 m seraient réellement plus élevés qu'en surface comme l'écrivent Liu *et al.* (1997), le mélange nocturne pourrait accroître l'abondance en surface tandis que les profondeurs 30 et 40 m verraient un appauvrissement en nombre de cellules. Une conséquence de cet effet serait une surestimation par notre méthode des taux de surface et une sous estimation des taux à 30 et 40 m (les valeurs maximums d'abondance, observées la nuit, déterminent l'amplitude de la gaussienne μ_{dmax} , § III.B.1). Cet effet ne peut être quantifié en raison des variations d'un jour à l'autre de la stratification et de la convection nocturne (Figure III.1). Les mesures à l'ADN sont probablement aussi influencées par cette convection mais dans une moindre mesure du fait que la plupart des mesures (6/10) sont effectuées en dehors de la période de convection. Compte tenu de cet effet, il est plus raisonnable de comparer les taux moyens pour la couche 0-40 m comme nous l'avons fait dans les paragraphes précédents.

III.B.2.6. Interprétations des variations des taux au cours de la station fixe

Taux de division

Comme le suggéraient les variations d'abondance, les taux de division des trois groupes cellulaires augmentent du jour 1 au jour 4. Pendant la même période, une augmentation d'environ 25 % de l'éclairement est observée (Le Bouteiller, com. pers.). Cette augmentation de l'éclairement se traduit donc par une plus forte production puisque plus de cellules se divisent. Or les mesures au ^{14}C n'indiquent pas de variations significatives de la production primaire au cours des 4 premiers jours (Figure III.14).

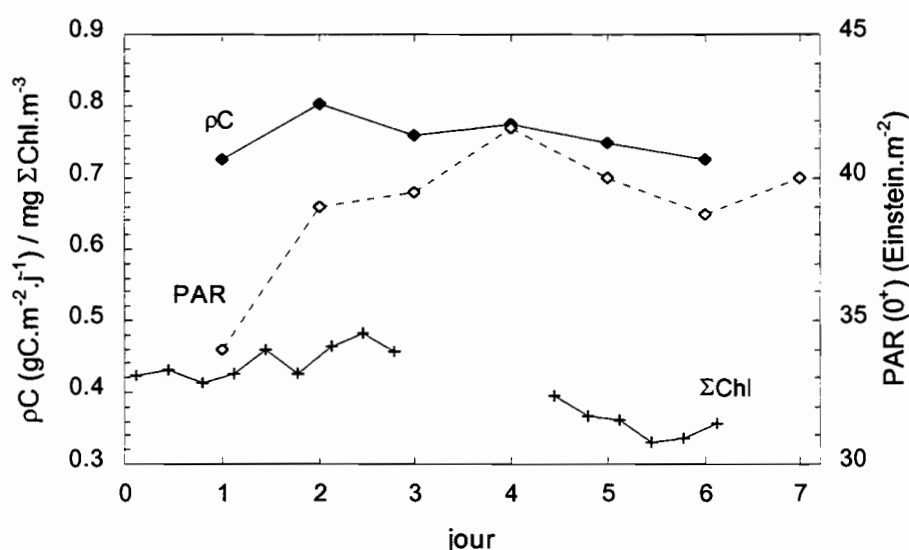


Figure III-14: Variation de la production primaire ($\text{mgC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, 6 et 12 heures d'incubation), de l'éclairement solaire (PAR 0° , Einstein.m^{-2}), et de la chlorophylle totale ($\text{mg } \Sigma\text{Chl m}^{-3}$) au cours de la station SPC ($0^\circ 150^\circ \text{ W}$). Les mesures de ΣChl sont moyennées sur la couche 0-40 m. Les mesures de production primaire (A. Le Bouteiller) sont intégrées sur la couche 0-40 m. Les incubations débutent au lever du soleil.

Dans les flacons d'incubation, les cellules sont parfaitement stables, et stables tous les jours alors que dans le milieu naturel les cellules sont soumises à des mouvements verticaux (Figure III.1). On peut alors penser que l'augmentation de l'éclairement combinée à une augmentation de la stabilité favoriserait la croissance des trois groupes cellulaires.

Le taux de division et la production primaire présentent, en outre, des dynamiques différentes. La production primaire est une mesure continue de l'assimilation de carbone au cours de la journée tandis que le taux de division estimé est un processus qui rend compte uniquement du nombre de

cellules qui se sont divisées. Les évolutions différentes de la production primaire mesurée et du taux de division estimé peuvent s'expliquer par un découplage des deux processus. Examinons ce découplage à l'aide de deux exemples. Une cellule pour pouvoir se diviser doit, au cours de la journée, doubler son contenu cellulaire en carbone en supposant tous les autres effets négligeables (respiration exudation...). Appelons P cette quantité de carbone. Supposons qu'en fin de journée, toutes les cellules possèdent $0.99P$ de carbone. Dans ce cas, aucune cellule ne peut se diviser ($\mu = 0$). Par contre la production primaire mesurée au ^{14}C indique le carbone assimilé tout au long de la journée soit $0.99P$. Supposons maintenant que toutes les cellules possèdent en fin de journée P carbone. Le pourcentage de cellules qui se divisent est alors de 100 %, la mesure au ^{14}C indique une valeur de P . Ainsi entre ces deux cas, pour une variation de 1 % de la production primaire mesurée au ^{14}C , il correspond une variation de 100 % du taux de division. Par ailleurs, notons que la méthode au ^{14}C prend aussi en compte l'assimilation des cellules qui ne se divisent pas.

Taux de broutage

L'augmentation des taux de division au cours des 4 premiers jours ne se traduit pas par une augmentation significative de la biomasse moyenne en chlorophylle du milieu (Figure III.14) ou de l'abondance cellulaire (Figures III.3, III.4 et III.5) ce qui conforte nos résultats à savoir que la mortalité par broutage répondrait à des variations des taux de croissance sur une échelle de temps de la journée ($g/\mu \sim 1$) pour les trois groupes cellulaires (§ III.B.2.4).

Le jour 5, les rapports g/μ sont significativement supérieurs à 1 pour les *Prochlorococcus* et les *Synechococcus*. La méthode interprète les plus faibles abondances mesurées le jour 5 en terme d'un broutage plus grand alors que nous avons probablement affaire à de nouvelles populations associées au changement de masse d'eau (§ III.A.1). Les taux calculés sont donc biaisés et non réellement interprétables en terme de broutage et de division.

Rapports μ_{Peu}/μ_{Pro}

Au cours des 4 premiers jours de la station longue durée, les taux de division des picoeucaryotes sont significativement plus faibles que ceux des *Prochlorococcus*. Ce résultat était préalablement suggéré par les variations relatives des abondances sur 24 h. Un résultat semblable a

été obtenu lors de l'analyse d'un cycle journalier moyen. Les taux mesurés le 6ème jour à 20 m par Liu (1995) à l'aide de la technique de dilution donne un résultat très voisin ($\mu_{Pro} = 0.33 \text{ j}^{-1}$ et $\mu_{Peu} 0.29 \text{ j}^{-1}$). Dans le chapitre 2 (§ II.C.2.3), l'hypothèse de la limitation par le fer a été invoquée pour expliquer la prédominance du picophytoplancton et la faible absorption de nitrate dans les eaux du Pacifique Central. Dans ce même chapitre, nous avons vu que la production primaire est principalement basée sur l'absorption de sels régénérés, NH_4 et fer, sels régénérés par le microzooplancton. Cependant les travaux de Coale *et al.* (1996) indiquent une augmentation substantielle de la croissance du phytoplancton avec seulement un enrichissement en fer de l'ordre de la picomole. Cet enrichissement effectué ($\sim$ picomole) correspond aux apports en fer par les eaux de l'upwelling. On peut donc penser que les plus faibles taux de division estimés pour les picoeucaryotes à la station SPC pourraient résulter de la diminution des apports en fer conséquence de l'inhibition de l'upwelling un mois avant la campagne FLUPAC. Cette question mériterait d'être approfondie.

III.B.3. SENSIBILITÉ DE LA MÉTHODE

Dans ce paragraphe, la méthode est tout d'abord testée du point de vue d'un certain nombre d'hypothèses, notamment la fréquence des mesures et la variabilité du broutage. La méthode est ensuite examinée du point de vue de l'hypothèse du synchronisme de la division cellulaire et du pas d'échantillonnage.

III.B.3.1. Application de la méthode à des données simulées

Plusieurs cycles journaliers sont simulés pour des valeurs fixées de μ_{dmax} , de g , de t_{di} et de t_{df} . L'intégration de l'équation III.1 avec ces paramètres nous a permis de calculer les abondances cellulaires correspondant à ces variables fixées. Nous avons ensuite sélectionné les abondances correspondantes à nos heures d'échantillonnage et nous avons réinjecté ces données fictives dans le modèle (étape 1 à 4). La méthode ainsi appliquée à des pseudo données permet de retrouver parfaitement les paramètres imposés initialement dans la mesure où le pas de temps est suffisamment petit (< 5 minutes). En pratique, le pas de temps choisi pour les simulations est de 2 minutes.

III.B.3.2. Sensibilité au broutage

Dans notre modèle, nous avons considéré un taux de broutage constant ce qui est très probablement une simplification. En liaison avec les observations de la littérature (§ III.A.2.2), nous avons considéré 5 scénarios de façon à tester la sensibilité de notre méthode à un broutage variable sur la période de temps prise en compte (11-11 h). Le premier cas correspond aux observations de Liu *et al.* (1997), de Wikner *et al.* (1990) et de Christoffersen (1994) où le taux de broutage est plus faible pendant la période de division. Dans ce cas, nous avons choisi un cas extrême où le taux de broutage varie brutalement d'un facteur 2 d'une période à l'autre. Le deuxième cas correspond aux observations de Liu *et al.* (1997) en régime oligotrophe et de Claustre *et al.* (1999) dans le Pacifique Central. Le taux de broutage augmente brutalement d'un facteur 2 pendant la phase de la division cellulaire. Les cas 3, 4 et 5 découlent de la relation statistique de Peters (1994). Le broutage varie continûment avec l'abondance (cas 3), avec le volume moyen des cellules (cas 4) et avec ces deux paramètres conjugués (cas 5). Pour chacun de ces scénarios, nous simulons un cycle journalier avec des valeurs fixées de N_{di} ($10^5 \text{ cell ml}^{-1}$) de t_{di} (18 h) et t_{dr} (24 h) et μ (0.69 j^{-1}). La valeur μ égale à 0.69 j^{-1} a été choisie de façon à avoir des effets notables. Quel que soit le scénario, le taux de broutage moyen ($\langle g \rangle$) sur l'ensemble de la période considérée (11-11 h) équilibre la croissance. Pour les 5 scénarios, les variations du taux de broutage sur la période 11-11 h sont représentées sur la Figure III.15.

Pour chacun des 5 scénarios, les abondances prédites correspondant à nos heures d'échantillonnage sont injectées dans le modèle. Les valeurs des paramètres estimés (t_{di} , t_{dr} , μ et g) sont comparées aux valeurs imposées initialement (Tableau III.9).

Quel que soit le scénario opéré, l'écart entre les pseudo abondances, obtenues avec un broutage variable $g(t)$, et les abondances prédites, à partir du modèle dans lequel le broutage est supposé s'effectuer à un taux constant, est inférieur à 1 %. Les heures de la division cellulaire estimées varient typiquement de $\pm \frac{1}{2}$ heure par rapport aux heures initialement fixées. Quel que soit le scénario, les valeurs de μ ne diffèrent pas de plus de 20 % par rapport à la valeur initiale fixée. Les taux de broutage calculés pour l'ensemble de la période 11-11 h ne diffèrent pas de plus de 20 % des taux de broutage moyens imposés initialement. Typiquement la valeur de g estimée est semblable à la

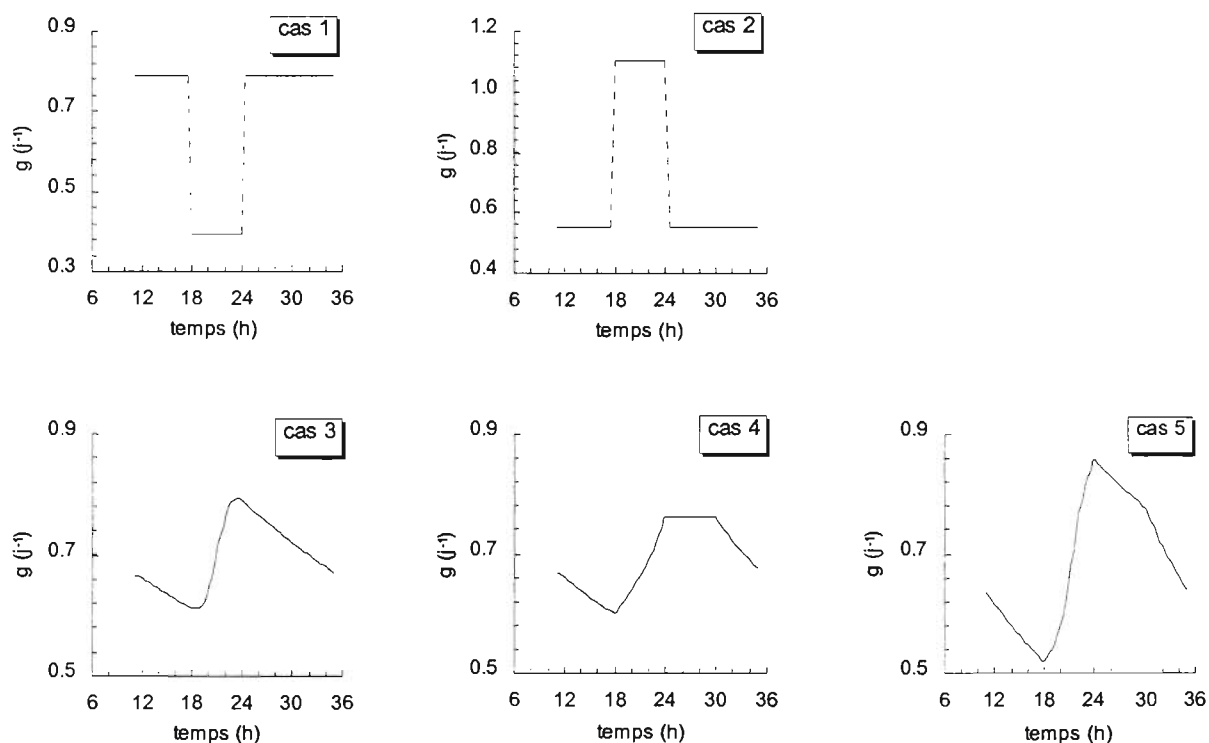


Figure III-15: Variations du taux de broyage g (j^{-1}) au cours du temps selon 5 scénarios: 1, $g_{div} = \frac{1}{2} g_{ndiv}$; 2, $g_{div} = 2 g_{ndiv}$; 3, $g(t) \equiv N(t)$; 4, $g(t) \equiv V(t)$; 5, $g(t) \equiv N(t)V(t)$. Pour chaque cas, les courbes sont obtenues par simulation d'un cycle journalier en imposant: N_{tdi} (10^5 cell ml^{-1}), t_{di} (18 h), t_{df} (24 h) et μ ($0.69 j^{-1}$). Le broyage moyen sur l'ensemble de la période considérée (11 h-11 h) est le même dans tous les cas.

Tableau III-9: Comparaison entre les paramètres estimés par le modèle (g constant) et les paramètres initialement imposés (g variable, 5 scénarios) (valeurs dans les cases grisées) de façon à tester la sensibilité de notre méthode au broyage. La valeur initiale du taux de broyage représente la valeur moyenne du taux de broyage sur un cycle journalier (11 h-11 h). Dans la première colonne sont indiqués les différents scénarios envisagés, les valeurs du taux de broyage sont données en j^{-1} .

	μ (j^{-1})	$\langle g \rangle$ (j^{-1})	$t_{di} - t_{df}$ (h)
	0.69	0.69	18 - 24
(1) $g_{div} = 0.5 g_{ndiv}$ $g_{div} = 0.39, g_{ndiv} = 0.78$	0.82	0.84	17.6 - 24.5
(2) $g_{div} = 2 g_{ndiv}$ $g_{div} = 1.10, g_{ndiv} = 0.55$	0.58	0.61	18.0 - 24.1
(3) $g(t) = g_{tdi} N(t)^{0.49}$ $0.61 < g(t) < 0.79$	0.70	0.70	17.8 - 23.5
(4) $g(t) = g_{tdi} V(t)^{0.34}$ $0.60 < g(t) < 0.76$	0.73	0.72	17.5 - 23.8
(5) $g(t) = g_{tdi} N(t)^{0.49} V(t)^{0.34}$ $0.52 < g(t) < 0.86$	0.73	0.72	17.5 - 23.6

valeur moyenne de $g(t)$ sur 24 heures. Nous pouvons noter que les écarts les plus importants entre les taux calculés et les taux initiaux correspondent aux scénarios les moins réalistes, c'est à dire dans les cas où le taux de broutage varie brutalement d'un facteur 2 avec la période de division cellulaire. Pour les trois autres scénarios plus réalistes s'inspirant de la relation proposée par Peters (1994), les écarts entre les taux initiaux et les taux calculés sont faibles, inférieurs à la précision des estimations ($\sim 10\%$, § III.B.2.1). Le même type de simulations est répété pour différentes valeurs des paramètres de contrôle, les résultats sont semblables à ceux présentés ci dessus (Tableau III.9). Par ailleurs, sur le schéma des cas 1 et 2, nous avons également répété le même type de simulations en considérant comme périodes, 12 heures de jour et 12 heures de nuit. Les résultats sont voisins de ceux obtenus pour les cas 1 et 2.

La réponse de la méthode à différents scénarios de broutage variable indique que les différents paramètres, taux de division et de broutage, heures de début et de fin de division cellulaire sont estimés de façon satisfaisante. Le taux de broutage estimé est représentatif de la valeur moyenne sur 24 heures.

III.B.3.3. Validation de la méthode

Les 4 paramètres (μ , g , t_{di} et t_{dr}) ont été estimés à l'aide de 5 mesures d'abondance par 24 h. Il est donc important de tester l'influence de la fréquence des mesures sur les résultats des paramètres estimés. Lors de la campagne OLIPAC (Novembre 1994), Vaultot et Marie (1998) mesurent à l'aide d'un pompage continu en surface à 5° S 150° W pendant 5 jours consécutifs l'abondance des trois groupes du picophytoplancton avec un pas de temps de 1 heure. Parallèlement à ces mesures, un échantillonnage avec la rosette, toutes les deux heures entre 6 h et 22 h, est effectué pour les *Prochlorococcus* les 2ème et 4ème jour dans le but de déterminer le taux de croissance de ces organismes par la méthode de l'analyse de l'ADN. Un événement advectif étant suspecté à la fin du 4ème jour, nous avons choisi de travailler sur les mesures horaires de surface effectuées entre 11 h le jour 2 et 11 h le jour 3, par analogie à notre méthode.

La méthode définie dans le paragraphe III.B.1 est tout d'abord appliquée à l'ensemble des mesures (signal initial généreusement fourni par D. Vaultot). Nous avons ensuite dégradé le signal en ne prenant en compte qu'une mesure toutes les trois heures et toutes les six heures. Dans chacun des cas, les heures de mesures sont choisies de façon à débuter la simulation aux environs de 11 h du matin (Tableau III.10). Considérer une mesure toutes les six heures revient à avoir 5 mesures d'abondance sur 24 heures. Enfin une dernière simulation est réalisée en choisissant les heures de mesure correspondant à nos heures d'échantillonnage. Les résultats de l'ensemble des simulations, signal initial et signal dégradé sont présentés dans le Tableau III.10.

A partir du signal initial (11 h-11 h), les valeurs des paramètres estimés sont 0.70 j^{-1} pour le taux de croissance μ , 0.55 j^{-1} pour le taux de broutage g et 16.0 et 27.9 h respectivement pour les heures de début et de fin de la division cellulaire. Ces différentes estimations sont en accord avec celles de Vaultot et Marie (1998). En effet, le taux de division mesuré à l'aide de la méthode de l'analyse de l'ADN est de 0.62 j^{-1} , valeur semblable à celle que nous avons estimée. Le début de la division cellulaire est localisé aux environs de 16 h et la fin aux environs de 2 h du matin. Aucune estimation du taux de broutage n'est effectuée par ces auteurs. Cependant nous pouvons noter que la valeur estimée est cohérente avec les plus fortes abondances notées le 20 novembre à 11 h comparées à celles de la veille (figure 2A de Vaultot et Marie (1998)). Ce bon accord entre nos estimations et l'ADN donne confiance dans la qualité de nos estimations.

Tableau III-10: Sensibilité des paramètres estimés à la fréquence des mesures, taux de division $\mu \text{ (j}^{-1}\text{)}$, taux de broutage $g \text{ (j}^{-1}\text{)}$, heures de début et de fin de la division cellulaire $t_{di} - t_{df} \text{ (h)}$, distance quadratique relative $\Delta \text{ (%)}$. Les données sont issues des mesures effectuées par Vaultot et Marie (1998) à $5^\circ \text{ S } 150^\circ \text{ W}$, 11 h le 19 à 11 h le 20 nov. 1994. 1: signal initial, 2 à 4: signaux dégradés, 4: les heures choisies correspondent à nos heures d'échantillonnage. Dans la colonne 2 sont indiquées les heures choisies pour le début du cycle journalier.

	heure début du cycle	DONNÉES			ESTIMATIONS			
		échantillonnage	mesures par cycle	nombres de cycles	$\mu \text{ (j}^{-1}\text{)}$	$g \text{ (j}^{-1}\text{)}$	$t_{di} - t_{df} \text{ (h)}$	$\Delta \text{ (%)}$
1	11	1/h	25	1	0.70	0.55	16.0 - 27.9	6.5
2	10,11,12	1/3 h	9	3	0.69 ± 0.08	0.51 ± 0.06	$15.5 \pm 0.5 - 28.2 \pm 0.3$	5.9 ± 1.6
3	8,9,10,11,12,13	1/6 h	5	6	0.67 ± 0.07	0.50 ± 0.08	$15.4 \pm 0.6 - 27.5 \pm 0.7$	7.3 ± 1.1
4		11,19,23,3,11	5	1	0.69	0.56	15.4 - 27.8	5.5

A partir d'un sous échantillonnage de 1 mesure toutes les 3 heures, 3 cycles sont obtenus, à partir d'une mesure toutes les 6 heures 6 cycles sont obtenus. Pour chacun des cycles correspondants, l'heure de la 1ère mesure choisie est indiquée dans la colonne 2 du Tableau III.10.

Pour les signaux dégradés 2 et 3, les valeurs des taux estimés sont proches (écart $\leq 10\%$) des valeurs estimées pour le cycle initial. Les heures de début et de fin de la division cellulaire sont également semblables à celles estimées pour le signal initial ($\sim \pm \frac{1}{2} h$). Pour simplifier le tableau, nous n'avons pas reporté les résultats obtenus pour des sous échantillonnages avec 1 mesure/2 et 1 mesure/4. Les paramètres moyens estimés sont semblables aux précédents (respectivement $\mu = 0.71$, $g = 0.53$ et 0.56 , $t_{di} = 15.8$ et 15.9 , $t_{df} = 28.0$ et 27.5). Pour la simulation correspondant aux heures des mesures de la campagne FLUPAC, les taux estimés ne diffèrent pas de plus de 6% par rapport aux taux estimés sur le cycle initial. L'heure du début de la division cellulaire diffère d'environ $0.5 h$. Par contre la même heure est obtenue pour la fin de la division cellulaire. Quel que soit le nombre de mesures sur 24 heures, la distance moyenne Δ est faible, inférieure à 10% .

Lorsque seulement 4 mesures par 24 h sont utilisées (1 mesure sur 8, 8 cycles de 4 points), les taux moyens estimés sont semblables aux taux estimés pour le signal initial ($\mu = 0.71$, $g = 0.59$, $t_{di} = 16.5$ et $t_{df} = 27.8$) mais présentent une forte dispersion ($\sim 20\%$ pour μ et 30% pour g). Les heures sont estimées avec un écart de $\pm 1 h$. Dans le cas de 4 mesures par jour, la méthode ne peut être utilisée.

A l'issue de ces résultats, nous pouvons accorder toute confiance dans les valeurs des paramètres estimés à partir des 5 mesures d'abondance par jour pendant la station longue du Pacifique Central.

III.B.3.4. Hypothèse du synchronisme de la division cellulaire

Pour les *Prochlorococcus*, les analyses d'ADN permettent de conclure à un synchronisme de la division cellulaire, division qui se déroule sur un intervalle de temps de quelques heures. L'analogie entre les variations d'abondance et de FS des *Synechococcus* et des picoeucaryotes par rapport aux *Prochlorococcus*, nous a conduit à étendre l'hypothèse du synchronisme cellulaire aux *Synechococcus*

et aux picoeucaryotes. Cependant, si une part des cellules se divise tout au long de la journée, alors nos estimations en terme de taux de division et de broutage pourraient être sous estimées. En effet, si nous faisons l'hypothèse que le pic de division cellulaire se superpose à un taux de division constant de $2\% \text{ h}^{-1}$, les taux division et de broutage pour les picoeucaryotes, par exemple, serait deux fois plus élevés que ceux que nous avons calculés. Notons que ce biais concernerait aussi bien les mesures d'ADN car un taux de $2\% \text{ h}^{-1}$ serait difficile à mesurer.

III.B.3.5. Pas de l'échantillonnage

Au cours de notre campagne FLUPAC, une station longue durée de 6 jours a été effectuée dans le Pacifique Ouest à $0^\circ 167^\circ \text{ E}$. A cette station, les abondances cellulaires des trois groupes du picophytoplancton ont été mesurées 3 fois par jour, à 3, 11 et 19 h.

En dépit des variations d'abondance particulièrement bruitées (Figure III.16), nous leur avons néanmoins appliqué notre méthode. Sur l'ensemble des simulations effectuées, la dispersion des taux estimés est grande ainsi que la distance quadratique relative ($> 20\%$), ce qui n'est pas acceptable. Par ailleurs, nous avons vu, dans le paragraphe précédent que les taux estimés à partir de 4 mesures par jour présentaient une grande dispersion.

En dépit des abondances bruitées, la mesure à 23 h (réalisée à la station SPC) apparaît comme une mesure capitale car elle lève l'ambiguïté et permet de diminuer la dispersion.

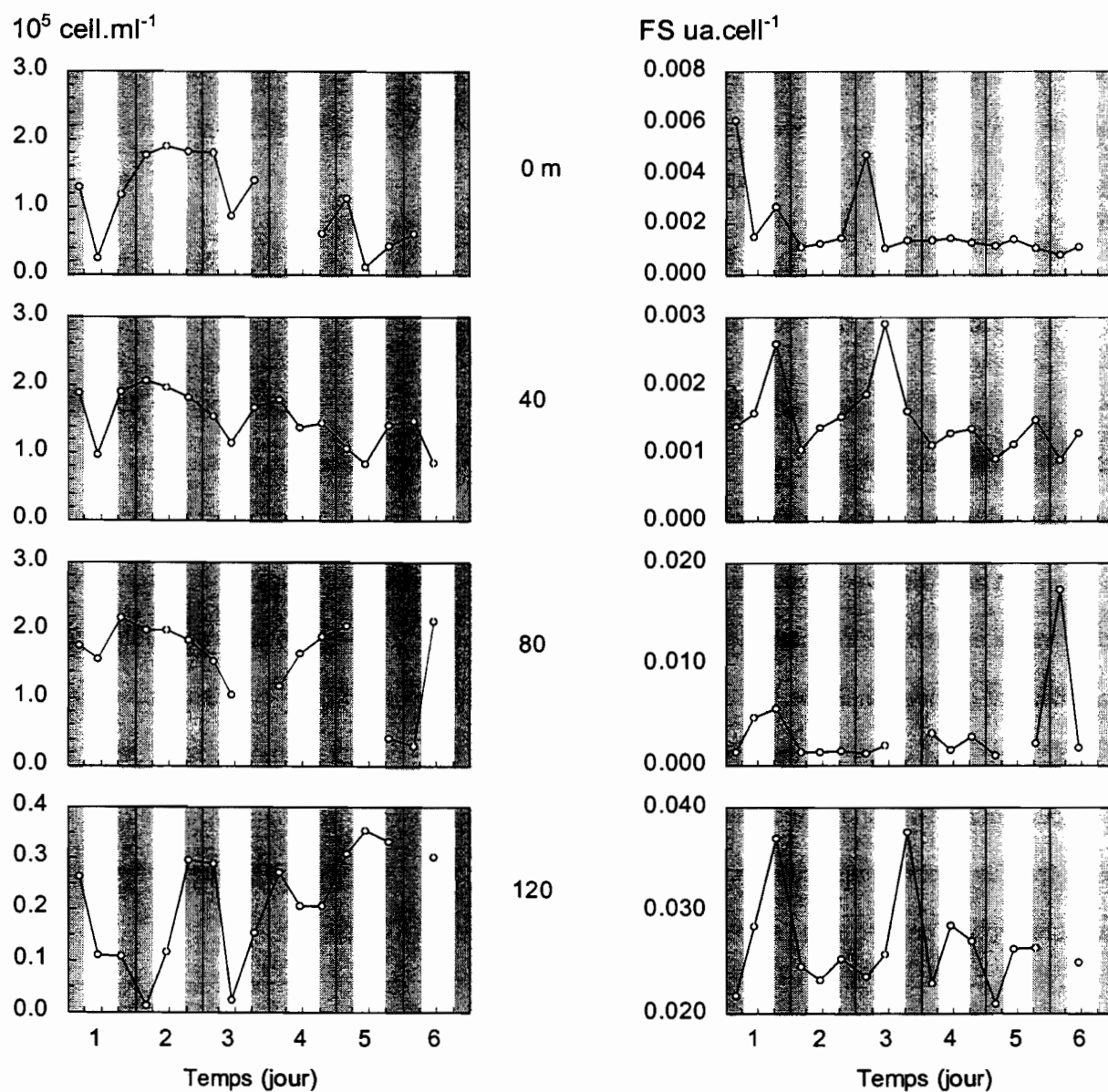
Prochlorococcus

Figure III-16: Evolution de l'abondance cellulaire ($10^5 \text{ cell ml}^{-1}$) et de la diffusion avant (FS, u.a. cell^{-1}) des *Prochlorococcus* à la station Ouest ($0^\circ 167^\circ \text{ E}$). La nuit est représentée par les aires grisées.

III.C. RESULTATS ANNEXES

III.C.1. RELATION FS-TAILLE

Dans la couche 0-40 m, les variations journalières de la diffusion aux petits angles (FS) par cellule suivent la dynamique de cette cellule, à savoir la croissance cellulaire au cours de la journée suivie de la division cellulaire (§ III.A.2, Figures III.3, III.4 et III.5). Ceci est vrai pour les trois groupes cellulaires, les *Prochlorococcus*, les *Synechococcus* et les picoeucaryotes.

Plusieurs études (Olson *et al.*, 1990a ; Morel, 1991 ; Chisholm, 1992) prévoient que la diffusion aux petits angles (FS) varie en d^n avec n entre 4 et 6 selon la taille considérée et les valeurs de l'indice de réfraction (chapitre 1). La diffusion latérale (SS) mesurée au cytomètre en flux pourrait également être utilisée comme indice de taille (Vaulot & Marie, 1998). Elle est cependant moins utilisée dans la littérature. Dans nos calculs, nous n'avons considéré que la diffusion aux petits angles.

Dans le Pacifique central à 0° 140° W, Binder *et al.* (1996) montrent une bonne corrélation entre les variations de la diffusion aux petits angles des *Prochlorococcus* entre l'aube et le crépuscule et le taux de division de ces organismes la nuit suivante. Vaulot et Marie (1998) présentent pour ces mêmes organismes une relation similaire entre les taux de division et la diffusion latérale (SS). Pour une population où toutes les cellules se divisent, Binder *et al.* (1996) relient la variation de la FS et la variation du volume cellulaire des *Prochlorococcus*. Selon ces auteurs, pour une population qui se divise de façon synchrone, une seule fois par jour, à un taux de 0.69 j^{-1} (soit un doublement par jour), les variations de FS avant et après la division cellulaire sont proportionnelles à la variation d'un facteur 2 du volume, conséquence de la division cellulaire. En effectuant un raisonnement similaire à celui de Binder *et al.* (1996), et en supposant les cellules sphériques, on peut écrire:

$$\frac{FS_{\max}}{FS_{\min}} = \left(\frac{V_{\max}}{V_{\min}} \right)^{\alpha} \quad \text{et} \quad V_{\max} = V_{\min} + fV_{\min} \quad (\text{III.4})$$

avec f : proportion des cellules qui se divisent [$f = \exp(\mu) - 1$, μ taux de division cellulaire (j^{-1})]

On peut donc écrire:

$$\frac{FS_{\max}}{FS_{\min}} = (1 + f)^{\alpha} \quad \text{et} \quad \alpha = \frac{\ln(FS_{\max} / FS_{\min})}{\ln(1 + f)} = \frac{\ln(FS_{\max} / FS_{\min})}{\mu} \quad (\text{III.5})$$

Une première analyse simple à partir des mesures horaires de surface nous a permis d'estimer une valeur α d'environ 1.6 pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes (article 1).

Dans le cas des mesures "Basse Fréquence", une analyse plus fine a été réalisée. La relation permettant d'obtenir α , à partir des FS et du taux de division, est vraie dans la mesure où la $FS_{\max}$ mesurée est proche du maximum réel et la $FS_{\min}$ proche du minimum réel. Pour chaque groupe cellulaire, les heures de la division cellulaire estimées par notre modèle sont alors utilisées pour prédire si la FS est proche du minimum et/ou du maximum. Pour les picoeucaryotes les heures de début et de fin de division sont en moyenne pour la couche 0-40 m, 17.8 ± 0.8 h et 25.2 ± 0.9 h (Tableau III.6). On peut considérer raisonnablement que les mesures de la FS, respectivement à 19 h et 3 h du matin sont proches des $FS_{\max}$ et $FS_{\min}$ réelles. Notons que les mesures horaires en surface (Figure III.2 ou figure 3B, article 1) le confirment. Pour les *Prochlorococcus*, la division cellulaire débute aux environs de 15 h à partir de 30 m et 1 à 2 h plus tard en surface et se termine aux environs de 23 h. Les mesures de 3 h du matin doivent donc donner une bonne indication de la $FS_{\min}$ réelle (confirmée par Figure III.2 ou figure 3B, article 1), par contre la $FS_{\max}$ doit être sous estimée lorsque la division cellulaire apparaît aux environs de 15 h. Le calcul de α selon l'équation III.5 sera effectué seulement sur les cycles où la division cellulaire apparaît en fin d'après-midi. Pour les *Synechococcus*, nous avons vu que la division cellulaire débutait en début d'après midi et se terminait en début de nuit (§ III.A.2 et Tableau III.2). Si les mesures de 3 h du matin approchent une valeur minimum de la FS, par contre les mesures à 11 h ne nous permettent pas de mesurer la $FS_{\max}$ réelle. Nous n'effectuerons pas ce calcul pour *Synechococcus*. Pour les picoeucaryotes, nous obtenons une valeur moyenne pour α de 1.68 ± 0.32 ($n = 17$; $cv = 19$ %). Pour les *Prochlorococcus*, la valeur moyenne pour α , est de 1.68 ± 0.46 ($n = 7$; $cv = 27$ %). Ces estimations sont cohérentes avec les prévisions théoriques pour des particules de diamètre voisin de la longueur d'onde utilisée ($\lambda = 488$ nm), avec α compris entre 1.3 et 2 selon Morel (1991). Nos estimations sont également proches de celles publiées dans la littérature. Dans une revue sur la taille, Chisholm (1992) présente deux relations entre le volume cellulaire

mesuré au compteur Coulter et la diffusion aux petits angles (FS), l'une pour différentes espèces dont la taille est inférieure ou égale à $1\mu\text{m}$ et la seconde pour différentes espèces dont le diamètre varie entre 3 et $30\mu\text{m}$. Comme nous l'avons vu dans le chapitre 2, la gamme de taille de nos picoeucaryotes varie entre 1 et $3\mu\text{m}$ (Tableau II.6, § II.B.1), et sont donc intermédiaires aux deux groupes étudiés par Chisholm (1992). Pour les espèces de plus petite taille ($\leq 1\mu\text{m}$), la figure 6 de Chisholm (1992) nous permet d'estimer une valeur pour α d'environ 1.7, valeur semblable à celle que nous avons obtenue précédemment pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes. A 0° 140° W, Binder *et al.* (1996) ont obtenu une valeur pour α de 1.83 pour les *Prochlorococcus*. Ces auteurs citent également les résultats de DuRand (1995) qui empiriquement a obtenu pour les *Synechococcus* une valeur α de 1.80.

L'ensemble de ces résultats indique qu'au niveau de notre analyse, la relation FS-taille serait la même pour les trois groupes cellulaires du picophytoplancton pendant notre station longue durée à 0° 150° W (SPC), avec $\alpha = 1.68$ lorsque l'on considère le volume ou $\eta \cong 5$ ($\eta = 3 \alpha$) lorsque l'on considère le diamètre. Cette relation est largement utilisée dans le chapitre 2 et nous permet d'estimer une taille moyenne pour les trois groupes cellulaires qui nous donne ensuite accès à des estimations des biomasses en carbone et des rapports carbone sur chlorophylle (§ II.B.3, III.B.4).

Dans le cas où la valeur de α serait définie dans une relation générale, les variations de la FS pourraient également être utilisées pour prédire un taux de division dans la mesure où une calibration biooptique serait réalisée. L'intérêt est que la variation de FS sur la journée est indépendante du broutage. Dans le cas des *Prochlorococcus*, Vaultot et Marie (1998) montrent que cette relation pourrait varier avec la profondeur.

III.C.2. ESTIMATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE DU PICOPHYTOPLANCTON

III.C.2.1. Méthode

Comme nous l'avons vu, les trois groupes du picophytoplancton présentent une évolution cyclique sur 24h. Ce cycle se décompose en deux phases:

- Les cellules augmentent en volume (FS, § III.A.2) au fur et à mesure de l'accumulation de matière organique par photosynthèse jusqu'en fin d'après-midi pour les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes et jusqu'en fin de matinée pour les *Synechococcus*.
- Les cellules qui ont accumulé suffisamment de matière (facteur 2 en masse par rapport à l'état initial) et qui n'ont pas été consommées vont se diviser et donner naissance à 2 cellules filles identiques.

Le taux de division estimé dans la deuxième partie (§ III.B.) permet de connaître l'accroissement de la population associée à toutes les divisions potentielles, c'est à dire à toutes les cellules qui ont doublé leur matière organique pendant la journée. La production primaire, P, peut alors être estimée comme suit comme l'ont fait Vaultot *et al.* (1995), Liu *et al.* (1997) :

$$P = Cc N [\exp (\mu) - 1] \quad (\text{III.6})$$

avec

Cc: contenu cellulaire en carbone, fgC.cell⁻¹ (1fg = 10⁻¹⁵g)

N: abondance cellulaire, cellules.ml⁻¹

μ: taux de division, j⁻¹ (estimé, § III.B.1)

La relation FS-taille, définie dans le paragraphe III.C.1, nous a permis d'estimer, à la station SPC, un diamètre moyen d'environ 0.7 μm pour les *Prochlorococcus*, 1.0 μm pour les *Synechococcus* et 2 μm pour les picoeucaryotes (§ II.B.1). Compte tenu des hypothèses effectuées dans ce paragraphe (par exemple la perte de carbone par respiration, voir plus loin), 1 seul chiffre significatif a été considéré pour la taille moyenne des organismes. Les résultats de l'étude de Verity *et al.* (1992) nous ont permis d'estimer les contenus cellulaires en carbone (Cc) correspondants (§ II.B.2). Les contenus cellulaires moyens utilisés pour le calcul de la production primaire sont 84 fgC.cell⁻¹ pour les *Prochlorococcus*, 250 fgC.cell⁻¹ pour les *Synechococcus* et 1490 fgC.cell⁻¹ pour les picoeucaryotes. Sur la colonne 0-100 m, la biomasse en carbone est en moyenne de 0.95, 0.74 et 0.16 gC.m⁻², respectivement pour les *Prochlorococcus*, les picoeucaryotes et les *Synechococcus* (52, 40 et 8 % en terme de contribution à la biomasse picophytoplanctonique totale). Ces valeurs diffèrent légèrement (~ 10 %) de celles présentées dans le chapitre 2 car ceci résulte de la prise en compte dans le calcul des moyennes des abondances à 23 h et de la précision choisie pour les tailles moyennes des organismes.

III.C.2.2. Production nette et production brute

Estimation de la production primaire sur la base des abondances

Nous pouvons estimer plusieurs productions *via* les abondances, c'est l'objet de ce qui suit.

La production primaire estimée selon l'équation III.6 prend en compte le nombre de cellules présentes et leur taux de division. Le carbone fixé au cours de la journée puis libéré par respiration et/ou exudation n'est pas pris en compte. De ce point de vue, la production primaire estimée avec l'équation III.6 serait donc une production nette (voir définitions Chapitre 1).

Lorsque nous considérons le nombre de cellules présentes juste avant la division cellulaire ($N = N_{\text{div}}$, Figure III.7), le broutage effectué entre l'aube et le début de la division est pris en compte. La production primaire estimée selon l'équation III.6 représenterait donc la production communautaire nette sur la journée.

Considérons maintenant le nombre de cellules présentes en début de journée ($N = N_{\text{aube}}$, Figure III.7). Dans ce cas, le broutage n'est plus pris en compte. Nous faisons l'hypothèse que les cellules qui en présence de brouteurs auraient été consommées au cours de la journée se divisent à un taux équivalent à celui estimé pour la population. Il n'y a en effet aucune raison de penser que les cellules broutées pendant la journée se seraient comportées différemment du reste de la population.

Au cours de la campagne FLUPAC, la perte nocturne de carbone par respiration et/ou exudation a été mesurée par A. Le Bouteiller (com. pers.) à l'aide d'incubation au ^{14}C sur 12 et 24 heures. Sur la couche 0-40 m où environ 70 % de la production primaire est réalisée (Chapitre 2), la perte nocturne est d'environ 20 % en moyenne sur l'ensemble de la station avec des valeurs variant entre 0 et 67 %. Bender *et al.* (1992) comparent différentes mesures de production, ^{14}C , 14h et 24h incubation *in situ* et O_2 effectuées dans l'océan Atlantique Nord pendant un bloom printanier. Pour l'ensemble des incubations au ^{14}C , ces auteurs montrent que la production primaire obtenue après 24h d'incubation est environ 20 % plus faible que la valeur obtenue à partir des incubations de 14h. Selon ces auteurs, cette différence reflète la reminéralisation au cours de la nuit du carbone organique marqué ($^{14}\text{C}_{\text{org}}$) fixé au cours de la journée. En supposant la reminéralisation du $^{14}\text{C}_{\text{org}}$ constante au cours de l'incubation et proportionnelle à sa concentration, la production brute sur la journée serait 1.17 fois plus grande que la production primaire mesurée sur les incubations de 14 h (Bender *et al.*,

1992). Pour le même site, d'autres observations indiquent que le ^{14}C respiré sur 24 heures est fonction du taux de production et serait de 32 à 35 % du ^{14}C fixé au cours de la journée (Kiddon *et al.*, 1995). Dans la plupart des expériences en culture de Grande *et al.* (1989a), les taux de respiration du phytoplancton sont plus élevés en présence de lumière.

En l'absence d'informations précises, nous considérerons cependant que la perte de carbone au cours de la journée est semblable à la perte nocturne. La perte de carbone par respiration et/ou par exudation (R) serait alors d'environ 40 % sur 24 h.

La production primaire en l'absence de broutage ($N = N_{\text{aube}}$), estimée à partir de l'équation III.6, est alors multipliée par 1.4 (1+R). Cette production approcherait une production primaire brute.

$$\text{Sur 24 h} \quad P_b = \{C_c N_{\text{aube}} [\exp(\mu) - 1]\} (1+R) \quad (\text{III.7})$$

Résultats et discussion

Pour chacun des trois groupes cellulaires du picophytoplancton, nous avons estimé une production communautaire nette et une production brute. Les taux de division utilisés sont les taux individuels présentés dans les Tableaux III.3, III.4 et III.5. La production picophytoplanctonique totale, communautaire nette et/ou brute, est obtenue en ajoutant la production de chacun des trois groupes. Ces valeurs de productions vont être comparées aux mesures classiques dans le paragraphe III.C.2.3.

Les résultats en valeurs intégrées sur les couches 0-40 m et 0-100 m sont présentés dans le Tableau III.11.

Tableau III-11: Production communautaire nette sur la journée et production brute sur 24 h estimées pour les trois groupes du picophytoplancton et pour l'ensemble de la communauté picophytoplanctonique. Les valeurs moyennes présentées dans le tableau sont intégrées sur les couches 0-40 m et 0-100 m et sont exprimées en $\text{g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$.

	<i>PROCHLOROCOCCUS</i>	PICOEUCARYOTES	<i>SYNECHOCOCCUS</i>	PICOPLANCTON
	C.NETTE ; BRUTE	C.NETTE ; BRUTE	C.NETTE ; BRUTE	C.NETTE ; BRUTE
0-40 m	0.28 ; 0.51	0.14 ; 0.26	0.05 ; 0.09	0.47 ; 0.86
0-100 m	0.43 ; 0.78	0.25 ; 0.44	0.08 ; 0.13	0.76 ; 1.34

Indépendamment du groupe cellulaire et de la production primaire considérée, plus de la moitié de la production est effectuée dans la couche 0-40 m, en moyenne 63 ± 5 %. La méthode au ^{14}C donne une valeur semblable, 67 % de la production primaire picophytoplanctonique mesurée au ^{14}C est effectuée dans la couche 0-40 m (Tableau III.12) (d'après les données de Y. Dandonneau et A. Le Bouteiller)..

En fin de journée, sur la colonne d'eau (0-100 m), les cellules qui se diviseront le soir ont fixé par photosynthèse 0.43, 0.25 et 0.08 g C m⁻² respectivement pour les *Prochlorococcus*, les picoeucaryotes et les *Synechococcus*, soit 57, 33 et 10 % en terme de contribution à la production communautaire nette picophytoplanctonique. Dans la couche 0-40 m, la contribution des *Prochlorococcus*, des picoeucaryotes et des *Synechococcus* à la production communautaire nette du picophytoplancton est respectivement 59, 30 et 11 %. Ces contributions sont semblables à celles obtenues à l'aide de la méthode au ^{14}C combinée à des fractionnements en taille. Pour la couche 0-40 m, nous avons obtenu une contribution de 51 % pour les *Prochlorococcus* et de 49 % pour la communauté picoeucaryotes-*Synechococcus* (§ II.C.2.2) à la production totale du picophytoplancton. Il faut également noter que ces différentes contributions sont du même ordre de grandeur que les contributions de chacun de ces groupes à la biomasse picophytoplanctonique totale (respectivement 52, 40 et 8 %).

La valeur de la production communautaire nette effectuée par les *Prochlorococcus* dans la colonne 0-100 m (0.43 g C m⁻² j⁻¹) est environ 2.3 fois plus élevée que celle estimée par Liu *et al.* (1997) (0.18 g C m⁻² j⁻¹) le 7ème jour de cette station. La valeur moyenne choisie pour le contenu cellulaire moyen en carbone (84 fg C cell⁻¹ dans cette étude et 53 fg C cell⁻¹ dans Liu *et al.*, 1997) ne peut expliquer qu'une partie de la différence. La principale explication réside au sein de l'abondance cellulaire. En effet, Liu *et al.* (1997) proposent des abondances en valeurs intégrées pour la colonne 0-100 m, environ 3 fois plus faibles que les nôtres, résultant probablement de la fixation de leurs échantillons (Vaulot *et al.*, 1989). La valeur de la production communautaire nette que nous estimons pour les *Prochlorococcus* est dans la gamme de celles proposées par Vaulot *et al.* (1995) à 0° 140° W

pour des situations contrastées (0.174 à 0.498 g C m⁻² j⁻¹). Les valeurs de production présentées par ces auteurs sont calculées avec un contenu cellulaire moyen en carbone de 53 fg C cell⁻¹.

Dans la littérature, les mesures de production primaire pour un groupe du picophytoplancton sont généralement réalisées pour les *Prochlorococcus*, bien identifiés par leur divinyl chlorophylle (Goericke & Welschmeyer, 1993 ; Cailliau *et al.*, 1996) et leur gamme de taille (0.6-0.8, Chisholm *et al.*, 1988, § II.B.1) comme nous l'avons vu dans le chapitre 2 ou par l'analyse de l'ADN (e.g. Vaultot *et al.*, 1995). Iturriaga et Marra (1988) combinent incubation au ¹⁴C et fractionnements en taille (filtres Whatman 934-AH) pour estimer la production réalisée par les *Synechococcus* dans l'Atlantique Nord Ouest. Cependant le fractionnement en taille n'exclut pas une contamination par d'autres cellules de taille voisine. Ces auteurs notent qu'environ 10 % des cellules présentes dans le filtrat seraient des petits eucaryotes (< 1µm). Le taux d'absorption carboné effectué par les *Synechococcus* varie entre 3.1 et 11.8 fg C cell⁻¹ h⁻¹ pour des taux de croissance variant entre 0.5 et 1.2 j⁻¹. Dans la littérature, nous n'avons trouvé qu'une seule étude qui propose des valeurs de production primaire pour chacun des différents groupes du picophytoplancton, celle de Li (1994b). Cet auteur combine incubation au ¹⁴C et tri après reconnaissance au cytomètre en flux. Dans l'Atlantique Nord (29° N-32° N, 10° W-26° W), le taux d'absorption carboné varie entre 0.03 et 4 fg C cell⁻¹ h⁻¹ pour les *Prochlorococcus*, entre 0.2 et 10 fg C cell⁻¹ h⁻¹ pour les *Synechococcus* et entre 7 et 193 fg C cell⁻¹ h⁻¹ pour les picoeucaryotes. A la station SPC, nous obtenons des valeurs semblables pour les trois groupes du picophytoplancton. En effet, sur la couche 0-40 m, les taux de carbone par cellule, fixé au cours de la journée, par les cellules qui n'ont pas été broutées sont en moyenne, 5 ± 2 fg C cell⁻¹ h⁻¹ pour les *Prochlorococcus*, 10 ± 4 fg C cell⁻¹ h⁻¹ pour les *Synechococcus* et 52 ± 16 fg C cell⁻¹ h⁻¹ pour les picoeucaryotes. L'importance des *Prochlorococcus* au sein de la production primaire s'explique par leur forte abondance tandis que celle des picoeucaryotes par leur taux de fixation en carbone élevé.

Dans le Pacifique Central (0° 140° W), Verity *et al.* (1996) estiment le carbone ingéré sur 24 heures pour différents groupes du microzooplancton (ciliés, nauplii, dinoflagellés et nanoplancton hétérotrophe). A 15 m, le carbone ingéré varie entre 6.8 et 8.1 mg C m⁻³ j⁻¹ en situation El Niño et entre 9.0 et 19.1 mg C m⁻³ j⁻¹ en situation dite "normale". Calculons la production du phytoplancton ingérée par les herbivores sur 24 h. Etant donné que la production nette du picophytoplancton sur la journée est consommée, la production nette est égale à la production ingérée. La production nette est calculée

à partir de l'équation III.6 en considérant le nombre de cellules présentes à l'aube ($N = N_{\text{aube}}$, voir plus haut). Dans la couche 0-40 m, la production ingérée est en moyenne de $14.9 \pm 5.5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ j}^{-1}$, dans la gamme des valeurs estimées par Verity *et al.* (1996) pendant des conditions dites "normales".

Le rapport production brute/production communautaire nette varie entre 1.62 et 1.86 selon le groupe cellulaire. Ces valeurs sont proches de celle (1.55) utilisée par Liu *et al.* (1997) (d'après Bender *et al.*, 1992, comparaison entre la production brute sur 24 h mesurée à l'aide de la méthode à l'oxygène et la production au carbone-14 mesurée après 14 h d'incubation). A l'aide de la méthode à l'oxygène (24 h incubation), le rapport des productions brutes/nettes est d'environ 2.5 (données de Kiddon citées dans Bender *et al.*, 1992), valeur utilisée par Vaultot *et al.* (1995).

III.C.2.3. Comparaison avec les mesures effectuées au ^{14}C

Comparons maintenant la production picophytoplanctonique, obtenue dans le paragraphe précédent, et la production mesurée par la méthode au carbone-14 (Tableau III.12). Avant de comparer les valeurs de production proprement dites, nous commençons par analyser de façon théorique ce qu'estime ou mesure les deux méthodes.

Indépendamment de l'approche, mesure de carbone radioactif ou estimation *via* les abondances, la production mesurée ou estimée est une production particulière. En effet la méthode au ^{14}C mesure l'incorporation de carbone radioactif dans la matière particulaire ($P_{^{14}\text{C}}$) et notre approche (P_{cyto}) est basée sur les abondances cellulaires mesurées au cytomètre en flux (équation III.6).

Tandis que $P_{^{14}\text{C}}$ évalue la production primaire effectuée par l'ensemble de la communauté phytoplanctonique présente dans l'échantillon, P_{cyto} ne concerne que la production primaire réalisée par le picophytoplancton. Bien que l'essentiel de la production primaire soit réalisée par le picophytoplancton (§ II.C.2.2), la contribution des eucaryotes dont la taille est supérieure à $3 \mu\text{m}$ est substantielle, en moyenne 20 % sur la colonne 0-120m à 0° 150° W (données de A. Le Bouteiller). Il est donc nécessaire de retrancher à $P_{^{14}\text{C}}$ la production primaire attribuable aux eucaryotes supérieurs à $3 \mu\text{m}$.

La production primaire effectuée par le picophytoplancton ($P_{14\text{pico}}$) obtenue par la méthode au ^{14}C se calcule de la façon suivante:

$$P_{14\text{pico}} (\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}) = P_{14\text{C}} (1-X) \quad (\text{III.8})$$

avec X = fraction de la production primaire relative aux algues supérieures à $3\mu\text{m}$. La valeur de X est de 0.20 dans le Pacifique Central.

Cette correction a été effectuée sur les 17 profils de production primaire, obtenus pendant les 6 premiers jours de cette station SPC, que nous avons déjà utilisés dans le chapitre 2 (données de Y. Dandonneau et A. Le Bouteiller).

Sur la base des abondances mesurées au cytomètre en flux, nous avons estimé une production brute et une production communautaire nette (§ III.C.2.2). Si la communauté scientifique s'accorde maintenant pour penser que les mesures au ^{14}C sont une bonne estimation de la production primaire, le problème majeur réside dans l'interprétation des mesures en terme de productions nette, communautaire nette ou brute. La difficulté réside dans le fait que, pendant les incubations, tous les processus s'exercent (fixation de ^{14}C , exudation de carbone organique dissous, respiration de CO_2 et broutage) et que la mesure qui en résulte est la somme de tous ces processus à des taux variables (se référer au chapitre 1). Comme nous l'avons vu dans le chapitre 1, on s'attend à ce que la production primaire mesurée au ^{14}C , $P_{14\text{pico}}$ soit comprise entre la production brute et la production communautaire nette. C'est ce que nous observons dans le Tableau III.12 lorsque nous comparons $P_{14\text{pico}}$ aux productions estimées via les abondances.

Tableau III-12: Comparaison des différentes estimations de la production primaire (Communautaire nette, P_{cn} , brute P_{b}) avec les mesures au carbone-14 (6 et 12 h incubation, 17 profils). Les valeurs sont exprimées en $\text{g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ sur les couches 0-40 m et 0-100 m.

	PICOPLANCTON $P_{\text{CN}} ; P_{\text{B}}$	PICOPLANCTON ^{14}C
0-40 m	0.47 ; 0.86	0.74
0-100 m	0.76 ; 1.34	1.1

Les valeurs de production primaire $P_{14\text{pico}}$ sont 16 à 22 % plus faibles que les productions brutes estimées *via* les abondances. Ces valeurs sont en accord avec les résultats de Kiddon *et al.* (1995). Dans l'Atlantique Nord, ces auteurs concluent que les mesures au ^{14}C , 14 h et 24 h d'incubation, sous estiment la production primaire brute respectivement de 17 et 32 %.

Par ailleurs, la production primaire (communautaire nette ou brute) estimée ici ne prend pas en compte les cellules qui ne se divisent pas. Dans les 40 premiers mètres, ce phénomène doit être peu important, par contre en profondeur la production primaire assurée par des cellules qui ne se diviseront pas en fin de journée pourrait être significative.

Compte tenu des incertitudes variées et des corrections parfois grossières que nous avons effectuées, la comparaison est limitée et il nous est difficile d'aller plus loin. Néanmoins la cohérence entre les estimations et les mesures est satisfaisante. Le cytomètre en flux peut être un outil pour étudier la production primaire dans les systèmes dominés par le picophytoplancton et où la division cellulaire s'effectue de façon synchrone.

III.D. RÉSUMÉ ET CONCLUSION DU CHAPITRE

Au cours d'une station longue durée de 7 jours dans le Pacifique équatorial à 0°-150° W, des mesures au cytomètre en flux ont été effectuées 4 fois par jour et nous ont permis d'étudier la dynamique des populations du picophytoplancton.

Chaque jour, les trois groupes du picophytoplancton présentent un rythme marqué dans toute la couche de mélange. En profondeur, le signal est plus faible que l'erreur d'échantillonnage. Cette périodicité en terme d'abondance est attribuée à une division cellulaire plutôt synchronisée et à une mortalité par broutage. Dans l'océan Pacifique, ce synchronisme de la division cellulaire est confirmé par l'analyse du cycle de l'ADN, dans le cas des *Prochlorococcus*. L'analogie des variations d'abondance et de diffusion des deux autres groupes cellulaires avec celles des *Prochlorococcus*, nous permet d'étendre l'hypothèse du synchronisme de la division cellulaire aux *Synechococcus* et aux picoeucaryotes. La division cellulaire et la mortalité par broutage sont paramétrées dans un modèle simple de façon à estimer leur taux à partir des variations d'abondance. Les mesures d'abondance sont reproduites avec une précision moyenne semblable à celle des mesures (~ 2 à 5 %). Les taux de division et de broutage sont estimés avec une précision d'environ 10 %, les heures de début et de fin de division avec une précision de l'ordre de 1 h. La comparaison avec les valeurs citées dans la littérature font apparaître une bonne cohérence entre nos estimations et les valeurs publiées.

Une première limitation de notre méthode est que nous ne prenons pas en compte explicitement le mélange vertical (lié en particulier à la convection nocturne). En conséquence, le profil vertical au voisinage de la surface n'est pas parfaitement résolu. Ajoutons que la méthode à l'ADN est également affectée par ce phénomène mais de façon moindre.

Sur la couche 0-40 m, les taux moyens augmentent significativement les 4 premiers jours pour les 3 groupes d'algues. Cette variation semble liée aux variations de l'intensité lumineuse. Nos résultats confirment un équilibre étroit entre la division cellulaire et la mortalité par broutage et

indiquent que cet équilibre se ferait à l'échelle de la journée ce qui suggère que la production est consommée sur 24 h.

Dans ce modèle, les brouteurs ne sont pris en compte qu'à travers le taux de broutage, supposé constant sur 24 h. C'est la deuxième limitation de ce modèle. L'étape suivante serait de développer un modèle couplé prédateur-proie prenant en compte non seulement l'évolution des algues mais également celle de leurs prédateurs. Un tel modèle pourrait permettre d'analyser les abondances horaires mesurées *in situ* pendant les campagnes OLIPAC et EBENE et en particulier d'examiner les variations probables du broutage durant un cycle cellulaire.

Ajoutons que si nous disposions de plus d'informations sur le broutage, nous pourrions appliquer notre méthode à des mesures effectuées seulement entre le début et la fin de la division cellulaire (sans avoir besoin d'un cycle de 24 h).

Moyennant l'hypothèse que la relation qui lie les variations de la FS des cellules et les variations de taille (d^5) est la même que celle qui lie la FS des cellules et celle des billes, nous avons pu estimer une taille moyenne pour chacun des groupes du picophytoplancton et, en appliquant les résultats de Verity *et al.* (1992), un contenu cellulaire moyen en carbone. Par ailleurs dans la mesure où une calibration FS-biovolume serait réalisée, les variations de la FS pourraient également conduire à une estimation du taux de division. L'intérêt est que les variations de la FS au cours de la journée sont indépendantes du broutage.

La prédiction des taux de division cellulaire combinée aux contenus cellulaires en carbone nous permet d'estimer pour chacun des groupes une production communautaire nette et une production brute. En fin de journée, sur la colonne d'eau (0-100 m), les cellules qui se diviseront le soir ont fixé 0.43, 0.25 et 0.08 g C m⁻², respectivement pour les *Prochlorococcus*, les picoeucaryotes et les *Synechococcus*, soit 57, 33 et 10 % en terme de contribution à la production communautaire nette du picophytoplancton. Ces contributions sont cohérentes avec celles obtenues avec la méthode au ¹⁴C. Les taux de fixation en carbone des picoeucaryotes seraient environ 10 fois plus grands que ceux de *Prochlorococcus* (50 vs 5 fg C cell⁻¹ h⁻¹). Nous concluons que l'importance des *Prochlorococcus* au sein de la production s'explique par leur forte abondance et celle des picoeucaryotes par leur taux de

fixation en carbone élevé. En théorie, on s'attend à ce que la mesure au ^{14}C soit comprise entre une production communautaire nette et une production brute. C'est ce qu'indiquent nos résultats. Une comparaison plus fine nécessiterait des mesures précises de chacun des processus qui s'opèrent pendant l'incubation (par exemple l'exudation ou la respiration de carbone marqué au cours de la journée).

L'approche de la production primaire que nous proposons, est au coeur des préoccupations actuelles qui cherchent à développer de nouvelles méthodes d'estimation de la production primaire en évitant les artefacts liés aux incubations. Ces approches ont un point commun, elles sont basées sur des variations temporelles à haute résolution. Stramska et Dickey (1992), Gardner *et al.* (1993) et Claustre *et al.* (1999) étudient les variations temporelles de l'atténuation de la lumière (c à 660 nm) en liaison avec la variation de carbone organique particulaire (COP). L'approche de Vaultot *et al.* (1995) et Liu *et al.* (1997) est basée sur les taux de division mesurés à l'aide de l'analyse de l'ADN. La nôtre, rappelons le, s'appuie sur les variations nycthémérales des abondances cellulaires du picophytoplancton.

Notre approche présente un intérêt certain:

- 1) Elle ne nécessite pas d'incubation, comme les deux autres approches développées.
- 2) Elle permet d'estimer deux types de production (production communautaire nette et production brute) et de le faire par classe d'algue. Cette partition est difficilement obtenue par la méthode classique (^{14}C) du fait du recouvrement en taille de certains groupes (*e.g.* *Synechococcus* et picoeucaryotes, Tableau II.6). La technique de l'analyse de l'ADN n'est, pour l'instant et pour des raisons techniques, réalisée que pour les *Prochlorococcus*. La méthode de Claustre *et al.* (1999) doit déjà résoudre la partition de c entre les différents compartiments, phytoplancton, détritus, bactéries et zooplancton.
- 3) Elle nécessite la mise en oeuvre d'un cytomètre en flux, comme la méthode à l'ADN, mais les comptages suffisent. Il est à noter que l'approche de Claustre *et al.* (1999) ne nécessite pas de développement particulier, le COP est mesuré systématiquement pour les campagnes JGOFS et la mesure de c est effectuée en continu grâce à un capteur associé à la bathysonde. Cependant ces paramètres sont globaux et ne permettent pas de partition au sein du phytoplancton.

Sur ces bases, notre approche apparaît comme un compromis raisonnable entre, d'une part les mesures exigées et d'autre part la qualité des résultats obtenus. Elle ne peut, cependant, s'appliquer qu'aux écosystèmes où le picophytoplancton domine et dans la mesure où la division cellulaire est synchronisée, comme c'est le cas général dans l'océan tropical et quand l'advection est négligeable (c'est à dire champ uniforme ou $\delta u / \delta z \neq 0$).

Ces différents résultats montrent l'intérêt de la cytométrie en flux. L'analyse des variations d'abondance permet d'accéder aux taux de division et de broutage et par là même de suivre la dynamique de la structure en taille du phytoplancton. L'analyse de la FS permet d'accéder à une taille et donc à un contenu cellulaire en carbone. Le cytomètre en flux peut donc, dans certains cas, être un outil pour étudier la production primaire.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans l'océan Pacifique équatorial, la communauté phytoplanctonique est dominée par le picophytoplancton, constitué de *Prochlorococcus*, de *Synechococcus* et de picoeucaryotes. Cette dominance s'explique par la pauvreté en azote des eaux de la "Warm pool" dans le Pacifique Ouest et la pauvreté en fer des eaux de l'upwelling équatorial dans le Pacifique Central. Nous avons confirmé que, quel que soit le régime étudié, les *Prochlorococcus* dominent la communauté en terme d'abondance. Du Pacifique Ouest au Pacifique Central, la présence de nitrate se traduit par un changement de la structure en taille, avec un enrichissement en cellules dont la taille est supérieure à 0.8 μm , et un changement des caractéristiques cellulaires des trois groupes du picophytoplancton. Nos résultats indiquent que plusieurs caractéristique cellulaires diffèrent pour les procaryotes et les picoeucaryotes entre la station SPO (0° 167°E) et la station SPC (0° 150°W). Plus précisément, grâce à la relation FS-volume définie dans ce travail, on note une différence de taille significative pour les *Prochlorococcus* entre les deux stations, avec $0.72 \pm 0.06 \mu\text{m}$ dans la couche de mélange de la station SPC et $0.55 \pm 0.05 \mu\text{m}$ dans la couche de mélange de la station SPO. Cette plus grande taille des *Prochlorococcus* à la station SPC rappelle l'augmentation en taille observée dans la couche profonde, riche en nitrate, de la station SPO et pourrait correspondre à une population de *Prochlorococcus* différente selon la présence ou l'absence de nitrate. Pour les deux autres groupes cellulaires, les diamètres moyens estimés ne sont pas différents d'un régime à l'autre, $0.94 \pm 0.08 \mu\text{m}$ pour les *Synechococcus* et $1.97 \pm 0.14 \mu\text{m}$ pour les picoeucaryotes. Ces variations de taille moyenne et de structure en taille en liaison avec l'apparition de nitrate se traduisent par un accroissement de la biomasse totale en pigments à la station SPC. Par ailleurs, cette variation de composition du phytoplancton en liaison avec l'enrichissement en nitrate et très probablement en fer lui permet de garder une efficacité vis-à-vis de la production semblable dans les deux régimes.

La production primaire totale a été étudiée à l'aide de la méthode au carbone-14. La distinction entre la production nouvelle (assimilation de nitrate) et la production de régénération est réalisée à l'aide du traceur ^{15}N . Nos mesures de production primaire (^{14}C , ^{15}N) confirment les précédents résultats publiés pour le Pacifique Central. A la station SPC, la production primaire totale présente une valeur typique de $1\text{ g C m}^{-2}\text{ j}^{-1}$, la production nouvelle est de $38\text{ mg N m}^{-2}\text{ j}^{-1}$, en valeur intégrée sur la colonne d'eau. Nos mesures de production en carbone et en azote, effectuées dans le Pacifique Ouest, constituent une contribution certaine, cette zone ayant fait l'objet de peu d'études. A la station SPO, la production primaire totale est de $0.5\text{ g C m}^{-2}\text{ j}^{-1}$, la production nouvelle de $18\text{ mg N m}^{-2}\text{ j}^{-1}$, en valeur intégrée sur la colonne d'eau. L'apparition de nitrate se traduit donc par un doublement de la production primaire et de la production nouvelle à la station SPC. A la station SPO, les *Prochlorococcus* dominent non seulement la biomasse en pigments (57% en moyenne) mais également la production primaire (53%). A la station SPC, les *Prochlorococcus* demeurent un contributeur important de la biomasse (44% en moyenne) et de la production primaire (40%).

Pour les deux régimes, l'essentiel de la production primaire est réalisé dans la couche de mélange. A la station SPO, la production nouvelle ne constitue qu'une faible fraction de la production totale ($f = 0.12$) comme à la station SPC ($f = 0.17$) en dépit des teneurs en nitrate élevées en surface ($\sim 3\mu\text{M}$).

Un premier résultat important est que les deux régimes fonctionneraient de façon semblable avec l'essentiel de la production primaire basée sur la production de régénération.

Ce résultat met l'accent sur l'importance du rôle joué par le zooplancton. L'idée partagée par la communauté des océanographes est qu'il y a un couplage très étroit entre la production primaire et le zooplancton dans l'océan Pacifique équatorial. Les herbivores exerceraient un double contrôle sur les producteurs primaires, un contrôle vers le bas par consommation du phytoplancton et un contrôle vers le haut en recyclant les éléments nutritifs indispensables à la croissance du phytoplancton. Nos résultats indiquent que la biomasse et la production primaire sont respectivement 1.3 et 2 fois plus élevées à la station SPC. La biomasse, la production primaire et les flux de régénération seraient directement liés.

Les taux de division et de broutage ont été étudiés à l'aide d'un modèle simple basé sur l'analyse des variations nycthémérales des abondances cellulaires pour les trois groupes du picophytoplancton à la station SPC. Chaque jour, les trois groupes du picophytoplancton présentent une rythmicité marquée dans toute la couche de mélange. Cette périodicité en terme d'abondance a été attribuée à une division cellulaire bien synchronisée et à une mortalité par broutage. Dans le Pacifique équatorial, ce synchronisme de la division cellulaire est confirmé pour les *Prochlorococcus* par l'analyse du cycle de l'ADN. L'analogie des variations d'abondance et de FS des deux autres groupes cellulaires avec celles des *Prochlorococcus* nous a permis d'étendre l'hypothèse du synchronisme de la division cellulaire aux *Synechococcus* et aux picoeucaryotes. Notre modèle effectue une interpolation (non linéaire) des données selon les deux processus mis en jeu. Le modèle permet de reproduire les abondances mesurées avec une précision semblable à celle des mesures (~ 5 % en moyenne). Les taux de division et de broutage sont estimés avec une précision d'environ 10 %, les heures de début et de fin de division cellulaire, avec une précision de 1h. Les valeurs des paramètres estimés sont en bon accord avec ceux de la littérature.

L'analyse de nos taux de division et de broutage confirme le concept d'un étroit couplage entre le phytoplancton et le zooplancton et met en évidence un résultat important: les herbivores seraient susceptibles de répondre à des variations du taux de division des producteurs primaires à l'échelle de la journée. La production est consommée sur 24 heures.

Moyennant l'hypothèse que la relation qui lie les variations de la FS des cellules et les variations de taille des cellules (d^5) est la même que celle qui lie la FS des cellules et celle des billes "étalon", nous avons pu estimer une taille moyenne pour chacun des groupes du picophytoplancton et en appliquant la relation allométrique de Verity *et al.* (1992), un contenu cellulaire moyen en carbone. L'estimation des taux de division combinés aux contenus cellulaires en carbone nous permet d'évaluer deux types de production, une production communautaire nette et une production brute. Chacune d'elle est estimée pour chacun des groupes du picophytoplancton et pour l'ensemble de la communauté picophytoplanctonique. En fin de journée, sur la colonne d'eau, les cellules qui se diviseront le soir ont fixé par photosynthèse, 0.43, 0.25 et 0.08 g Cm⁻² respectivement pour les *Prochlorococcus*, les picoeucaryotes et les *Synechococcus*, soit 57, 33 et 10% en terme de

contribution à la production communautaire nette. Ces contributions sont cohérentes avec celles obtenues avec la méthode au ^{14}C . Les mesures au ^{14}C pour l'ensemble du picophytoplancton sont intermédiaires entre la production brute et la production communautaire nette. C'est ce qu'on attend d'une méthode dont on ne sait pas exactement ce qu'elle mesure, entre une production brute et une production communautaire nette. Cette cohérence entre les mesures au ^{14}C et notre approche fait le lien entre la première partie qui s'est intéressée le fonctionnement des deux régimes et la réponse du phytoplancton à des conditions très différentes d'alimentation en sels nutritifs et la seconde qui s'est attaché à la dynamique de ce phytoplancton.

L'approche que nous avons développée est au coeur des préoccupations actuelles qui cherchent à développer de nouvelles méthodes d'estimation de la production primaire en évitant les artefacts liés aux incubations. Ces méthodes sont basées sur les variations temporelles des propriétés optiques (Stamska & Dickey, 1992 ; Gardner *et al.*, 1993 ; Claustre *et al.*, soumis) et des mesures d'abondance combinées au cycle de l'ADN (Vaulot *et al.* 1995 ; Liu *et al.*, 1997). Notre approche d'estimation de la production primaire présente un intérêt certain: i) elle ne nécessite pas d'incubation, ii) elle permet de distinguer les différentes classes d'algues difficilement accessibles par la méthode classique (^{14}C) ou les variations des paramètres optiques globaux et iii) enfin elle est basée sur des mesures plus simples que celles demandées par la méthode à l'ADN. Elle ne peut, cependant, s'appliquer qu'aux écosystèmes où le picophytoplancton domine et dans la mesure où la division cellulaire est synchronisée, comme c'est le cas général dans l'océan tropical.

Le cytomètre en flux apparaît comme un outil puissant. Il permet l'étude de la structure en taille du phytoplancton et de la dynamique de cette structure. Il peut être un outil pour étudier la production primaire. Une étude plus approfondie en combinant identification des cellules au cytomètre en flux et tri puis mesure du volume cellulaire devrait permettre d'aboutir à une calibration de la FS en terme de mesure de taille. Il est à noter que dans une étude récente, DuRand et Olson (1996) transforment la FS en "cell scattering cross-section". Cette calibration permettrait alors des estimations fiables de la biomasse en carbone et des rapports carbone sur chlorophylle par classe d'algue et pour l'ensemble du picophytoplancton, ce que nous avons proposé dans le chapitre 2.

Dans cette étude, les herbivores ne sont présents qu'à travers le taux de broutage. L'étape suivante serait de développer un modèle couplé prédateur-proie prenant en compte non seulement l'évolution des algues mais également celle de leurs prédateurs. Un tel modèle pourrait permettre d'analyser les abondances horaires mesurées *in situ* pendant les campagnes OLIPAC et EBENE et en particulier d'étudier la variabilité du broutage i) durant le cycle cellulaire, ii) en terme de dépendance vis à vis de la taille et des abondances des algues et des herbivores et ii) en terme d'effet de la turbulence, liée à la convection nocturne, sur le taux de rencontre prédateur-proie.

Un tel modèle pourrait aussi inclure les flux explicitement échangés entre les différents compartiments et en particulier examiner les contributions des productions nouvelle et de régénération que nos quelques mesures isotopiques ont permis d'évaluer.

ANNEXE A :

A. MESURE DE LA PRODUCTION PRIMAIRE PAR LA TECHNIQUE ISOTOPIQUE ^{15}N

AVANT PROPOS

Le but de cette anexe est de présenter la méthode à l'azote-15, développée au cours de la première année, et son application sur les échantillons collectés pendant la campagne FLUPAC. Les analyses ont été effectuées l'année qui a suivi.

INTRODUCTION

L'utilisation de l'azote-15 comme traceur isotopique ($^{15}\text{NO}_3$, $^{15}\text{NH}_4$ et $^{15}\text{NO}_2$) pour l'étude de l'absorption phytoplanctonique des composés azotés a été introduite par Ness *et al.* (1962) et appliquée aux systèmes marins par Dugdale et Goering (1967). Cette méthode nécessite de connaître la concentration en azote inorganique dissous et en azote organique particulaire dans l'échantillon étudié. Bien que délicate à mettre en oeuvre, notamment dans les milieux oligotrophes (chapitre 1), la méthode à l'azote-15 est la seule qui permet la distinction entre la production "nouvelle" basée sur l'absorption de nitrate, et la production de régénération basée sur l'absorption de l'ammonium (Dugdale et Goering, 1967).

A.1. PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Le protocole expérimental généralement utilisé pour mesurer l'absorption des composés azotés par le phytoplancton (Figure A.1) comporte 5 étapes:

- 1- prélèvement d'un échantillon d'eau de mer dans un flacon en polycarbonate en évitant toute contamination par les métaux traces (Fitzwater et al., 1982),
- 2- inoculation avec un composé azoté marqué à l'azote-15,
- 3- incubation,
- 4- collecte du matériel organique particulaire par filtration,
- 5- mesure de l'enrichissement en azote-15 du matériel collecté.

Une variante de ce protocole est employée pour les études de la régénération. Bien que les protocoles aient été développés à l'occasion de la campagne FLUPAC, la limite de détection et la fréquente pollution des mesures de NH_4 dans les flacons en fin d'incubation nous ont interdit toute étude sur la régénération. Les protocoles n'ont donc pas fait l'objet d'une description.

A.1.1. PRÉLÈVEMENTS

Dans ce travail, l'essentiel des données utilisées correspond aux expérimentations réalisées au cours des stations longue durée. Quelques expériences réalisées au cours des radiales ont été utilisées.

Les prélèvements sont effectués avec les bouteilles "Noex" (prototype expérimental) associées à la rosette (§ A.2) à la station de 3-4h du matin pendant les études au point fixe, et quelques prélèvements principalement aux stations de nuit au cours des radiales. Les échantillons sont recueillis avec précaution, dans des flacons en polycarbonate (Nalgène) de 2.3 ou 4.6 litres. Cette opération se déroule à l'abri de toute lumière de façon à éviter une stimulation de l'activité planctonique, en particulier dans les échantillons profonds. Le matériel de prélèvement est lavé à l'acide chlorhydrique 10 % avant chaque station, et rincé avec une fraction du prélèvement.

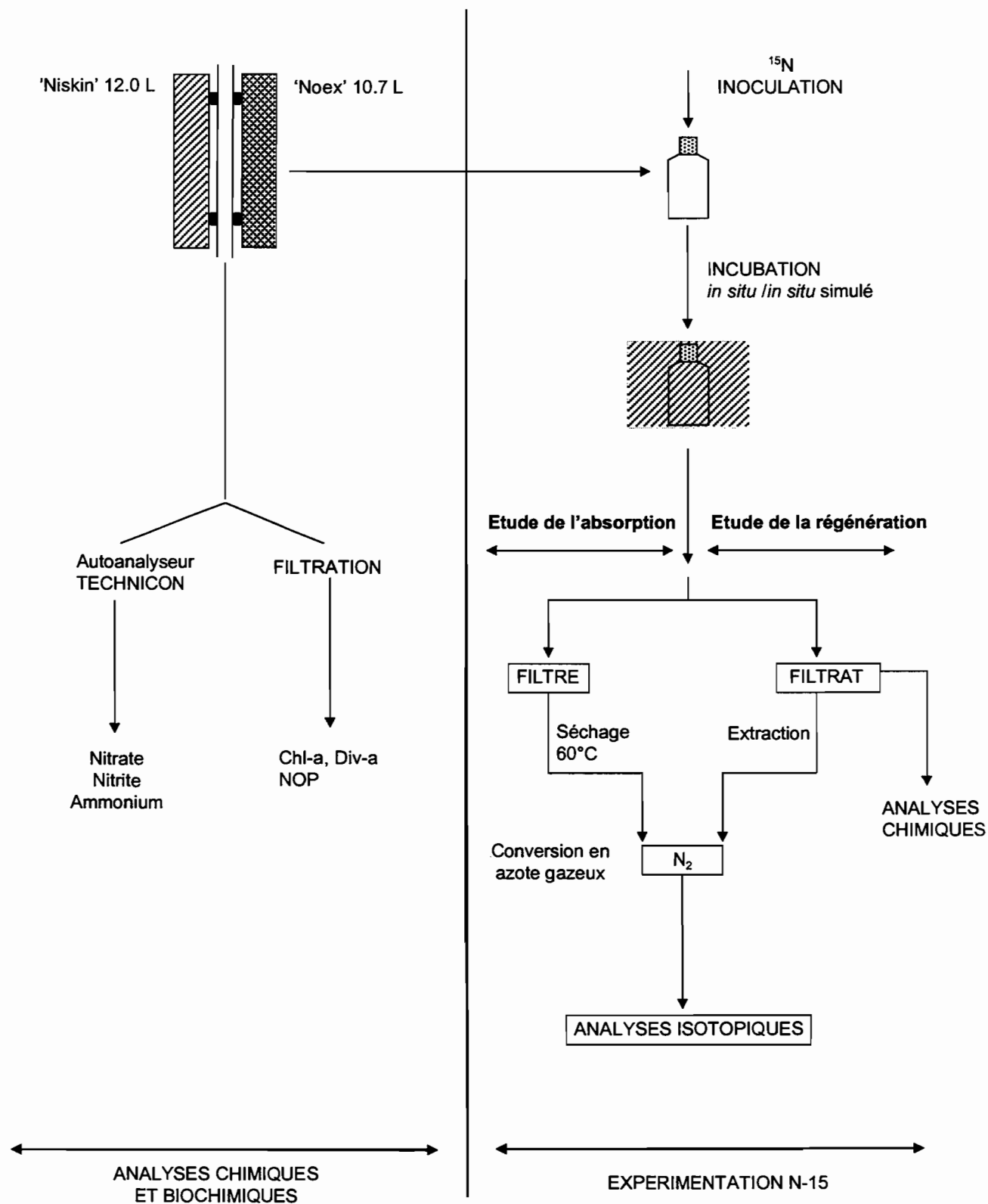


Figure A-1: Protocole expérimental de la méthode d'estimation des flux d'azote au moyen du traceur azote-15.

A.1.2. INOCULATION DU TRACEUR

Une solution mère concentrée (5000 μM) de chaque sel azoté est conservée au réfrigérateur. Avant chaque inoculation, une solution fille (500 μM) est préparée afin de réaliser les enrichissements voulus. Chaque solution mère a été refaite au milieu de la campagne, lors de la radiale équatoriale. Les isotopes utilisés contiennent 96 % d'azote-15 pour $\text{Na}^{15}\text{NO}_2$, 99 % pour K^{15}NO_3 et $^{15}\text{NH}_4\text{Cl}$.

Les échantillons sont enrichis avec de l'azote marqué (^{15}N), dont la quantité est, le plus souvent possible, égale à 10 % de la quantité initiale de ces mêmes composés non marqués (^{14}N) dans l'eau de mer. Le choix de ce pourcentage tient compte d'une part de la sensibilité de l'appareillage utilisé (dans notre cas, un spectromètre d'émission) et d'autre part des perturbations créées par un enrichissement (Dugdale & Wilkerson, 1986). Dans la couche de surface du Pacifique Ouest, les teneurs en sels azotés sont indécélables. Les quantités de sels introduites sont 0.25 ou 0.5 μM . Ces teneurs ont été imposées par la limite de détection du dosage de l'ammonium ($0.2 \pm 0.05 \mu\text{M}$). La perturbation relative à un fort enrichissement a été discutée dans le chapitre 1 (§ I.C.2.3, p. 46).

A.1.3. INCUBATION

Les incubations ont lieu soit sur le pont (*in situ* simulé) pendant les radiales, soit *in situ* sur les 12 profondeurs de prélèvement pendant les deux études longue durée. Deux lignes couplées sont mises à l'eau chaque jour vers 6 h du matin, la première est relevée vers midi et la deuxième en fin de journée. Lors des incubations sur le pont (*in situ* simulé), la lumière incidente est atténuée par des écrans en nickel et/ou des plaques de Plexiglas bleu (Light blue Acrylite 625-5) qui permettent d'exposer l'échantillon à un éclairage proche de celui mesuré à la profondeur de prélèvement. La température de l'incubateur est maintenue constante grâce à un écoulement continu d'eau de mer pompée en surface. Cette température correspond à la température ambiante pour des échantillons prélevés dans la couche homogène.

En fin d'incubation (6 h) des analyses chimiques ont été effectuées, principalement pendant les stations longue durée. L'analyse a eu lieu immédiatement dans le cas du nitrate et du nitrite et plusieurs heures après dans le cas de l'ammonium. Ces dosages sont indispensables puisqu'ils sont pris en compte dans le calcul des flux. En fin d'incubation (12 h) des analyses biologiques ont également été effectuées pendant les stations longues durée (comptages des principales populations à l'aide d'un cytomètre en flux, analyse fine des pigments avec un spectrofluorimètre). L'importance de ces mesures en fin d'incubation sera traitée dans le paragraphe A.2.

A.1.4. FILTRATION

A la fin de l'incubation, la filtration a lieu sur des filtres en fibre de verre (Whatman, GF/F, diamètre = 47 ou 25 mm, précalcinés à 450°C pendant 4 heures). La dépression de filtration est maintenue entre 50 et 100 hPa afin de ne pas provoquer la lyse des cellules (Goldman & Dennett, 1985). Les filtres sont ensuite séchés à l'étuve à 60°C et stockés en présence de silicagel jusqu'à l'analyse isotopique au laboratoire.

Afin d'acquérir les valeurs d'adsorption en azote-15 ('temps zéro'), un échantillon est immédiatement filtré après inoculation. Cette opération a été réalisée 3 fois seulement au cours de la campagne FLUPAC, car elle nécessite de gros volume d'eau (4.6l en zone oligotrophe et 2.3l en zone mésotrophe) et beaucoup de temps. Pour ces mêmes raisons, il n'a pas été possible de réaliser des duplicats. Des tests de reproductibilité avaient cependant été effectués avant la campagne (§ A.1.5.5).

A.1.5. ANALYSES ISOTOPIQUES PAR SPECTROMÉTRIE D'ÉMISSION

Les analyses isotopiques peuvent être réalisées par spectrométrie de masse ou d'émission (pour une revue des méthodes cf. Knowles and Blackburn, 1992). Nos analyses ont été réalisées par spectrométrie d'émission (marque SOPRA, modèle GS1) selon la procédure décrite par Guiraud et Fardeau (1980).

A.1.5.1. Principe

La présence d'atome de masse 15 dans une molécule d'azote gazeux (N_2) excitée par un champ électrique haute fréquence provoque un déplacement des bandes du spectre d'émission. La lumière émise par l'échantillon est focalisée par une lentille convergente et transmise à un monochromateur équipé d'un réseau concave fixe (2000 traits/mn) permettant d'obtenir directement l'image de la fente d'entrée sur la fente de sortie (Figure A.2). L'utilisation d'un photomultiplicateur et d'un enregistreur permet de mesurer l'intensité des différentes bandes et de calculer la teneur en azote-15. Un amplificateur est nécessaire pour obtenir une bonne résolution des signaux des molécules ^{29}N et ^{30}N . Le balayage des différentes longueurs d'onde est réalisé par la rotation d'une lame à faces parallèles en quartz, placée sur le trajet du faisceau diffracté. La longueur d'onde de la bande principale émise dans l'ultraviolet se situe à 297.7 nm pour les molécules $^{14}N^{14}N$ (^{28}N), à 298.3 nm pour les molécules $^{14}N^{15}N$ (^{29}N) et à 298.9 nm pour les molécules $^{15}N^{15}N$ (^{30}N).

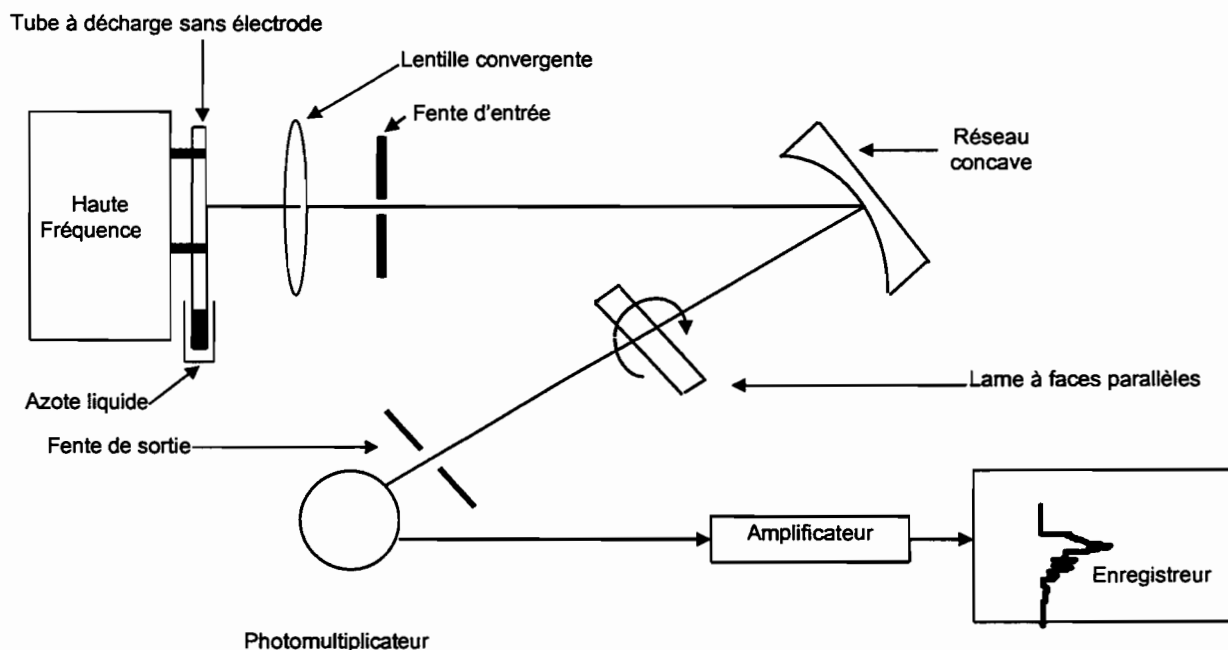


Figure A-2: Schéma du spectromètre optique GS1

A.1.5.2. Préparation des échantillons

L'azote organique particulaire recueilli sur les filtres en fibres de verre est traité et converti en azote gazeux (N_2) selon la méthode de combustion Dumas.

La matière organique particulaire retenue sur les filtres est broyée dans un mortier avec environ 30 mg d'un oxydant puissant (Cuprox, $CuO + Pt$). La poudre ainsi obtenue est introduite dans un tube à décharge en Pyrex (diamètre : 6 mm ou 8 mm, longueur: 30 cm). Les tubes sont préalablement lavés à l'acide sulfochromique, rincés à l'eau déionisée et passés au four à $450^\circ C$ pendant quelques heures. Afin de parfaire le nettoyage des tubes et de réduire les risques de contamination, les tubes à décharge sont reliés à un système permettant un vide poussé d'environ 10^{-3} hPa et chauffés à l'aide de fours tubulaires (Figure A.3). Pendant toute cette opération la partie inférieure des tubes doit rester à température ambiante afin d'éviter la combustion des échantillons. Les tubes sont ensuite scellés à l'aide d'un chalumeau.

La combustion des échantillons est alors accomplie en chauffant les tubes à $500^\circ C$ pendant 8 heures. L'analyse isotopique a lieu après refroidissement des tubes, nécessaire à la stabilité de l'émission. Le tube à décharge est placé verticalement entre les électrodes du spectromètre. Son extrémité inférieure est plongée dans de l'azote liquide de manière à piéger les gaz autres que l'azote moléculaire (N_2) issus de la combustion (CO , CO_2 , O_2 et H_2O particulièrement). La fiabilité et la reproductibilité des mesures nécessitent de contrôler la pression de l'azote à l'intérieur du tube (1 mm Hg ou 130 Pa). Pour une pression de 0.5 mm Hg (66 Pa), l'excitation a lieu mais la décharge est

instable, l'intensité faible et l'émission de courte durée. Nous n'obtenons pas d'émission pour une pression inférieure à 0.5 mm Hg. Pour une pression supérieure ou égale à 3 mm Hg (396 Pa), il est pratiquement impossible de provoquer l'excitation et par voie de conséquence l'allumage de l'ampoule. Ceci conditionne le volume de l'ampoule que l'on va utiliser et les quantités minimales et maximales d'azote pour lesquelles nous pouvons déterminer par cette technique, le pourcentage en azote-15.

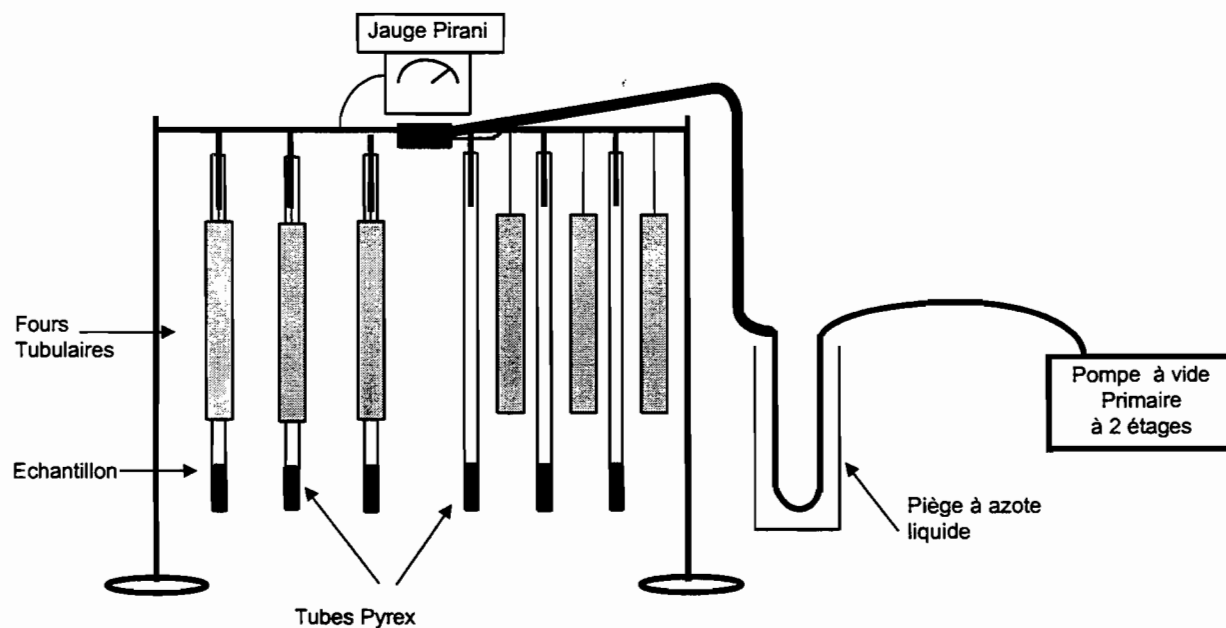


Figure A-3: Schéma de la rampe de préparation des ampoules

A.1.5.3. Calibration volume du tube-quantité d'azote présente

À l'issue de la combustion, la pression qui règne dans l'ampoule est principalement due à N_2 puisque les autres gaz issus de la combustion sont piégés (condensés) par immersion partielle de l'ampoule dans l'azote liquide (-196°C). En considérant que seul l'azote intervient dans les conditions de réalisation de l'émission, on peut déterminer le volume convenable si la quantité d'azote présente sur le filtre est connue.

Pour estimer le volume de l'ampoule, nous avons utilisé la loi des gaz parfaits:

$$PV = \Sigma n RT \quad (\text{A.1})$$

avec

- V: volume de l'ampoule en m^3 (déterminé par calcul)
- Σn : somme des nombres de moles des différents gaz, en l'occurrence seul N_2 puisque l'on estime qu'il intervient seul pour la pression
- R: constante des gaz parfaits, $8.36 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$
- T: température en K, 303 K
- P: pression voulue dans l'ampoule exprimée en Pa (66-396 Pa)

Dans le cas de particules (phytoplancton, zooplancton...), ce calcul est imparfait du fait de l'importance des autres gaz. Le piégeage de ces gaz par immersion dans l'azote liquide diminue la température de l'ampoule et ainsi diminue la pression. Une série d'échantillons ont alors été préparés. Pour chaque échantillon, un duplicata est analysé au CHN de façon à connaître la quantité d'azote organique particulaire présente. Ces échantillons nous ont permis de définir un volume moyen de l'ampoule (qui conditionne la pression d'azote dans l'ampoule elle-même, lié à la quantité d'azote sur le filtre) satisfaisant avant de passer à l'analyse des échantillons recueillis pendant la campagne FLUPAC.

A.1.5.4. Etalonnage et calculs des enrichissements en azote-15

Le pourcentage d'azote-15 mesuré (^{15}E) dans l'échantillon est donné par:

$$^{15}\text{E} = \frac{R}{(R+2)} \times 100 \quad (\%) \quad (\text{A.2})$$

où R est le rapport moyen entre les hauteurs des pics ^{28}N et ^{29}N enregistrées plusieurs fois (~ 9 fois) et digitalisés manuellement (Figure A.4).

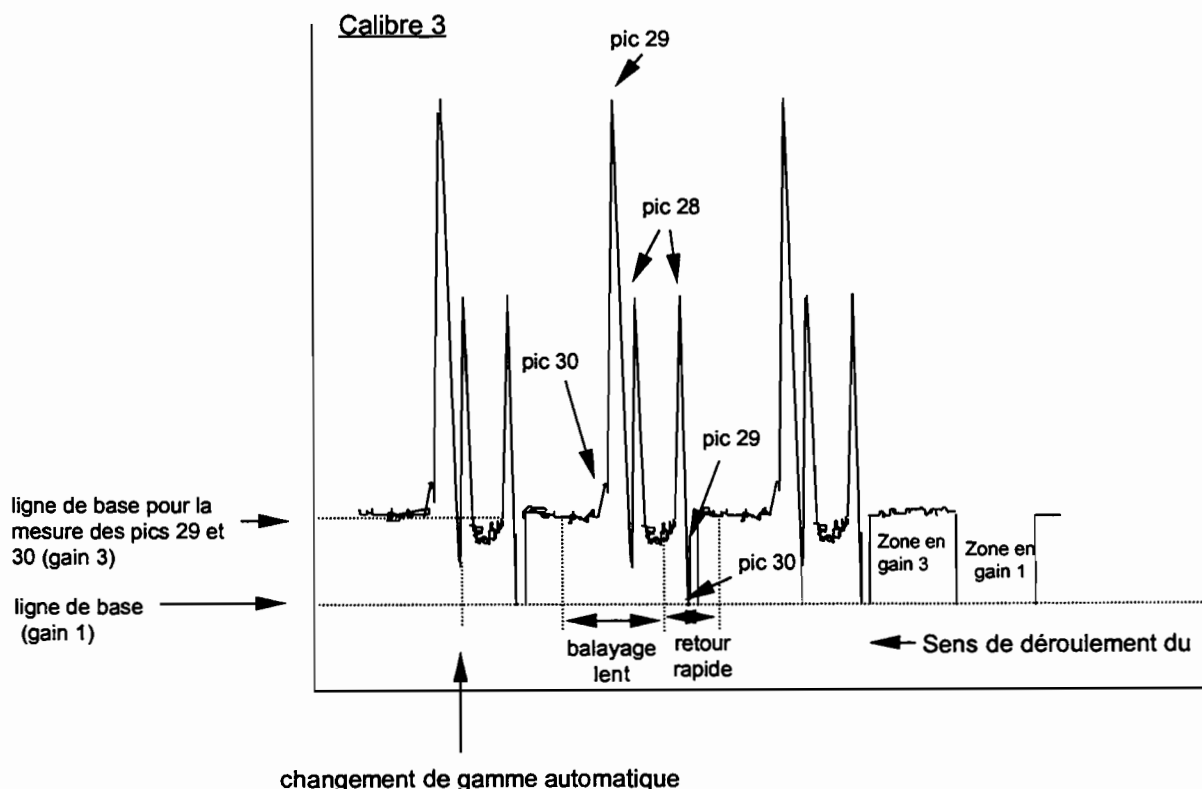


Figure A-4: Exemple d'enregistrement du signal d'un échantillon enrichi en azote-15. Echantillon enrichi à ~ 10 % (gain 3), pic 30 faible même amplifié (→ mesure sur pic 28 et 29).

Lorsque le pourcentage d'azote-15 est inférieur à 10 %, le pic 30 est quasi inexistant et la mesure s'effectue sur les pics 28 et 29. Pour l'ensemble de nos échantillons, la mesure a été effectuée sur les pics 28 et 29.

$$R = \frac{H(29)}{f(a) \times H(28)} \quad (A.3)$$

Ce rapport tient compte d'un facteur d'amplification $f(a)$ appliqué au pic ^{29}N (5 gains possibles).

Le spectromètre d'émission ne permet pas d'obtenir des mesures absolues des teneurs isotopiques; un étalonnage du spectromètre optique (s.o.) est nécessaire. Il a été réalisé à l'aide d'un spectromètre de masse (s.m.) pour une gamme de 0 à 20 % ^{15}E (mis en oeuvre par G. Slawyk, Marseille). Deux droites ont été tracées, (Figure A.5), l'une pour des enrichissements compris entre 0 et 2.3 %, l'autre pour des enrichissements entre 2.3 et 20 %.

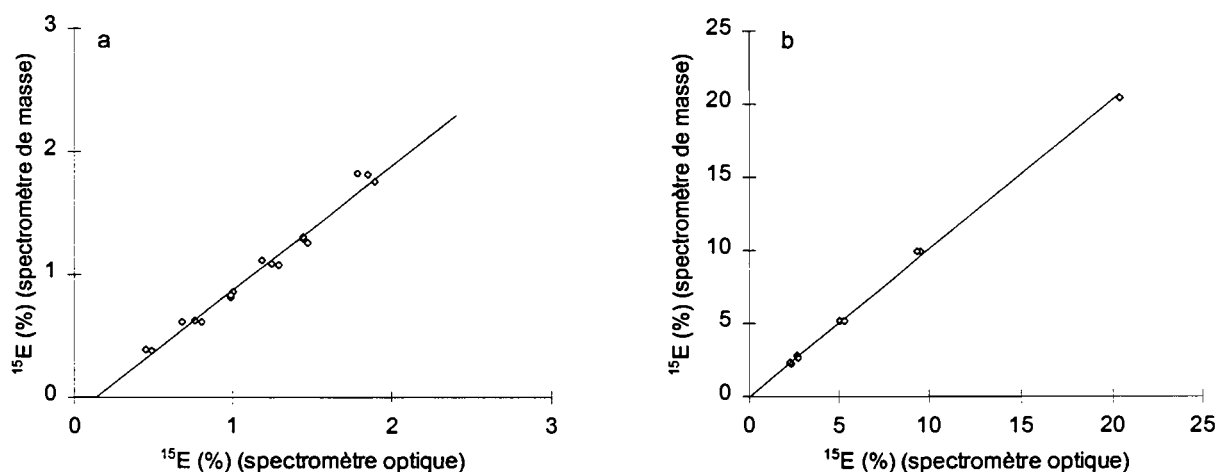


Figure A-5: Courbes d'étalonnage du spectromètre optique:

a- entre 0 et 2.3 % : $^{15}\text{E s.m.} = 1.012 \times (^{15}\text{E s.o.}) - 0.141$

b- entre 2.3 et 20 % : $^{15}\text{E s.m.} = 1.018 \times (^{15}\text{E s.o.}) - 0.054$

Entre 0 et 2.3 %, l'équation de la droite est:

$$^{15}\text{E s.m.} = 1.012 (^{15}\text{E s.o.}) - 0.141 \quad (n = 17, R^2 = 0.986)$$

Entre 2,3 et 20 %, nous obtenons:

$$^{15}\text{E s.m.} = 1.018 (^{15}\text{E s.o.}) - 0.054 \quad (n = 9, R^2 = 0.998)$$

Les corrélations sont hautement significatives, respectivement $R = 0.993$ et $R = 0.998$. Les erreurs calculées (au seuil de confiance de 95 %) sont respectivement pour les pentes ± 0.028 et ± 0.015 et respectivement pour l'intersection à l'origine ± 0.040 et ± 0.131 . Les teneurs absolues en ^{15}N peuvent être déterminées avec une bonne précision dans la gamme 0 et 20 ^{15}E .

A.1.5.5. Reproductibilité de la mesure

Des tests de reproductibilité ont été effectués avant la campagne avec de l'eau de mer prélevée dans et à l'extérieur du lagon de Nouméa. Les échantillons sont prélevés en surface et incubés dans un incubateur à la lumière naturelle. La lumière est atténuée avec des écrans neutres en nickel. La quantité de traceur introduite est de 0.5 μM . Les durées d'incubation varient de 15 minutes à 8 heures. En fin d'incubation, les échantillons suivent le même traitement que précédemment. Pour l'ensemble des expériences de reproductibilité (10), le coefficient de variation varie entre 3 et 10 %, avec une valeur moyenne de 7 ± 3 %. Cette variabilité est compatible avec nos objectifs.

A.1.6. DÉTERMINATION DES TAUX D'ABSORPTION

Juste après l'inoculation avec le traceur ^{15}N (temps 0), la fraction particulaire n'est pas enrichie et ne contient que la quantité d'azote-15 naturel, soit 0.37 % d'azote-15 ($^{15}\text{E}_{\text{nat}}$). Seule la phase dissoute est enrichie en excès d'azote-15. On admet qu'au cours de l'incubation, il n'y a pas de discrimination entre les isotopes ^{14}N et ^{15}N , de sorte que l'azote absorbé est enrichi de la même façon que l'azote dans la phase dissoute. A la fin de l'incubation (temps t), l'azote dans la fraction particulaire est enrichi en excès par rapport au temps 0. Par contre, l'enrichissement de l'azote dans la phase dissoute est identique si on suppose que pendant l'expérience il n'y a pas de régénération dans la phase dissoute. Nous y reviendrons par la suite.

A.1.6.1. Calcul des taux d'absorption

Les taux d'absorption (ρ , $\mu\text{mol N.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$) des composés azotés sont calculés à partir du pourcentage d'azote-15 en excès (^{15}Np , %) mesuré dans la matière particulaire à la fin de l'incubation, de la concentration en azote organique particulaire (Np , μM), du pourcentage d'azote-15 en excès dans la phase dissoute (^{15}Nd , %) et de la durée de l'incubation (t, h) selon la formule suivante:

$$\rho = \frac{{}^{15}\text{Np} \times \text{Np}}{{}^{15}\text{Nd} \times t} \quad (\mu\text{mol N.l}^{-1}.\text{h}^{-1}) \quad (\text{A.4})$$

Dans cette équation ^{15}Nd est supposé constant au cours de l'incubation (Dugdale et Wilkerson, 1986).

Le taux d'absorption spécifique (V) est obtenu à partir du taux d'absorption absolu et de la concentration en azote organique particulaire (e.g. Dugdale et Goering, 1967):

$$V = \frac{\rho}{Np} \quad (\text{h}^{-1}) \quad (\text{A.5})$$

A.1.6.2. Incertitudes du calcul de ρ

L'absorption d'azote par le phytoplancton, calculé dans le paragraphe précédent, résulte de l'estimation de l'incorporation d'azote marqué (^{15}N) dans le matériel particulaire. L'équation (A.4) fait appel à des hypothèses simplificatrices qui peuvent être à l'origine de biais importants, et sont examinées ci-dessous.

Dilution isotopique

Le pourcentage d'azote-15 en excès dans la fraction dissoute (^{15}Nd) peut varier au cours de l'incubation en raison de la dilution isotopique (Glibert *et al.*, 1982). Harrison (revue, 1980, 1992) et Glibert *et al.*, (1982) ont montré que la dilution isotopique, principalement dans le cas de l'ammonium, peut conduire à une sous-estimation du taux d'absorption.

En régime oligotrophe, les mesures de Raimbault *et al.* (1999) indiquent que les taux de régénération de l'ammonium sont inférieurs à 40 nM j^{-1} entre 13°S - 16°S le long de 150°W . Etant donné les enrichissements effectués (0.25 ou $0.5 \mu\text{M}$), nous pouvons considérer que la dilution isotopique résultant de la régénération de cet élément est négligeable au cours de l'incubation. Aucune correction relative à la dilution isotopique ne sera effectuée.

Dans les eaux équatoriales du Pacifique Central (1°N - 1°S , 150°W), les taux de régénération de l'ammonium mesurés par Raimbault *et al.* (1999) sont supérieurs à 150 nM j^{-1} dans les 70 premiers mètres (1 % lo aux environs de 85m) et sont du même ordre de grandeur que les taux d'absorption. Etant donné que les teneurs ambiantes en ammonium dans la couche de mélange sont faibles (100 à 300 nM , Raimbault *et al.*, 1999) et que l'enrichissement effectué est de 10 à 20% , la dilution isotopique résultant de la régénération de NH_4 (^{14}N) dans la phase dissoute pourrait être significative au cours de l'incubation. Nous avons tenté d'évaluer la sous-estimation des taux d'absorption en ammonium résultant de cette dilution isotopique en appliquant la relation donnée par Kanda *et al.* (1987). Cette relation est appliquée en considérant que le taux de régénération de l'ammonium est égal au taux d'absorption de cet élément (Glibert *et al.*, 1988 ; Raimbault *et al.*, 1999). Pour des durées d'incubation de 6 h , le taux d'absorption serait sous-estimé d'environ 12% en surface et d'environ 2% en profondeur; soit une sous-estimation moyenne de 6% pour la colonne d'eau. Cette incertitude moyenne est inférieure à la précision de nos mesures ($\sim 7 \%$, paragraphe A.1.5.5). Pour des durées d'incubation de 12 h , le taux d'absorption en ammonium serait sous-estimé de 18% en surface et de 5% en profondeur soit une sous-estimation moyenne d'environ 10% sur la colonne d'eau. Cette erreur

est supérieure à la précision de nos mesures. Dans ce cas, les taux d'absorption en ammonium seront corrigés de l'effet de la dilution isotopique.

Raimbault *et al.* (1999) présentent des taux de nitrification (oxydation de l'ammonium en nitrate) d'environ 5 nM.j⁻¹ en régime oligotrophe et de 40 nM.j⁻¹ dans le Pacifique Central équatorial. Compte tenu de l'enrichissement effectué (0.5 μM) en régime oligotrophe et des teneurs ambiantes en nitrate (~ 3 μM) dans le Pacifique Central, l'effet de la dilution isotopique peut être considéré comme négligeable. Ceci est en accord avec les résultats de Raimbault *et al.* (1999) qui n'observent aucune dilution isotopique du nitrate au cours de l'incubation (12/24h). Etant donné que les taux d'absorption du nitrate et du nitrite sont semblables, aucune correction relative à la dilution isotopique ne sera donc effectuée pour le nitrate et le nitrite.

Variation de l'azote particulaire (Np) au cours de l'incubation

Différents auteurs ont mis en évidence une variation de l'azote particulaire (Np) au cours de l'incubation. En zone oligotrophe, Mac Isaac et Dugdale (1969, 1972) et Eppley *et al.* (1973, 1977) rapportent des augmentations d'environ 7 %. Cette erreur est négligeable face à la sensibilité de notre appareillage et à celle du CHN. Ajoutons que les variations de Np concernent à la fois le phytoplancton et les autres compartiments d'azote particulaire (bactérie, zooplancton, détritique). Il n'est donc pas possible de connaître la variation de l'azote phytoplanctonique seul au cours de l'incubation. La correction que nous effectuerions si nous tenions compte de la variation de l'azote particulaire au cours de l'incubation impliquerait une surestimation des taux d'absorption. Dans notre travail, nous supposerons que l'azote particulaire est constant au cours de l'incubation.

Précision du dosage des sels nutritifs

$$\text{Rappelons l'équation A.4 : } \rho = \frac{{}^{15}\text{Np} \times \text{Np}}{{}^{15}\text{Nd} \times t} \quad (\mu\text{mol N.l}^{-1}.\text{h}^{-1})$$

Nous pouvons écrire plus explicitement:

$$\rho = \frac{\left\{ \left[\frac{100R}{(R+2)} \right] - 0.37 \right\} \times \text{Np}}{\left\{ \left[\frac{\text{N}' \times 100}{(\text{N} + \text{N}')} \right] - 0.37 \right\} \times t} \quad (\text{A.6})$$

- avec R : rapport moyen entre les hauteurs des pics ²⁸N et ²⁹N (Eq. A.3)
 N : concentration ambiante en l'élément azoté considéré (NH₄, NO₃ ou NO₂) (μM)
 N' : concentration de traceur ajouté (¹⁵NH₄, ¹⁵NO₃ ou ¹⁵NO₂) (μM)
 Np : teneur en azote organique particulaire (μM)
 t : durée de l'incubation (h)

Cette équation montre combien il est indispensable de connaître avec précision la teneur initiale en l'élément azoté choisi pour le calcul de l'absorption. Les limites de détection et la précision des mesures lors de la campagne FLUPAC sont reportées dans le Tableau A.1. La limite de détection

du dosage de l'ammonium (après analyse, Bonnet, 1995) s'est révélée inférieure à celle espérée (Le Borgne *et al.*, 1995).

Tableau A-1: Limite de détection et précision des mesures pour les trois sels azotés (NH_4 , NO_3 et NO_2) obtenus lors de la campagne FLUPAC (Bonnet, 1995).

NO_3 ET NO_2	NH_4
$5 \pm 2\text{nM}$ ($[\text{NO}_3 + \text{NO}_2] < 1500\text{ nM}$)	$200 \pm 50\text{ nM} \forall [\text{NH}_4]$
$50 \pm 20\text{ nM}$ ($[\text{NO}_3 + \text{NO}_2] > 1500\text{ nM}$)	$200 \pm 50\text{ nM} \forall [\text{NH}_4]$

En régime oligotrophe, pour une teneur *in situ* en nitrate comprise entre 0 et 5 nM et une quantité de traceur ajoutée de 250 ou 500nM, le pourcentage d'azote-15 en excès dans la fraction dissoute (^{15}Nd) varie entre 97.6 et 99.6 %. L'erreur sur le calcul du taux d'absorption varie entre 1 et 2 %, inférieure à la précision donnée dans le paragraphe A.1.5.5 (~ 7 %).

En régime mésotrophe, pour une teneur en nitrate supérieure à 1500 nM et un enrichissement de l'ordre de 10 %, l'erreur sur le calcul du taux d'absorption est faible (~ 1 %) et inférieure à la précision de la mesure.

Quel que soit le site échantillonné, la précision du dosage du nitrate ou du nitrite est satisfaisante et n'engendre pas d'erreur sur le taux calculé supérieure à quelques pour-cent, ce qui est tout à fait acceptable avec la sensibilité de notre appareillage.

En régime oligotrophe, pour une teneur en ammonium comprise entre 0 et 200nM et une quantité de traceur ($^{15}\text{NH}_4$) ajoutée de 250 ou 500nM, le pourcentage d'azote-15 en excès dans la fraction dissoute varie entre 55.2 et 99.6 %. L'incertitude sur le taux d'absorption varie selon la quantité de traceur ajouté entre 40 et 80 % ce qui n'est pas compatible avec nos objectifs. Des mesures en eaux oligotrophes dont les caractéristiques font penser que l'on a des conditions similaires indiquent que la gamme de la teneur en ammonium est comprise entre 0 et 100 nM pour la couche de surface (Raimbault *et al.*, 1999). Le pourcentage d'azote-15 en excès dans la fraction dissoute varie alors entre 71 et 99.6 %. L'incertitude sur le taux est moindre, de 20 % dans la plupart des cas.

En régime mésotrophe (0° 150°W), une pollution des échantillons est intervenue. Elle nous a interdit de calculer ^{15}Nd et donc l'incertitude sur le calcul du taux d'absorption. Nous avons donc utilisé les données de Raimbault et Boudjellal (1996) à 0° , 150°W , mesurées trois semaines après notre campagne, pour estimer l'ordre de grandeur de l'incertitude sur le calcul du taux d'absorption. Selon la quantité de traceur ajouté (50 à 100 nM $^{15}\text{NH}_4$), ^{15}Nd est compris entre ~ 10 à ~ 20 % selon la profondeur. Pour une précision de la mesure inférieure à 10nM selon Raimbault et Boudjellal (1996), l'erreur sur le calcul du taux d'absorption est de quelques pour-cent.

Comme on le montre dans le chapitre 2, les variations des taux d'absorption sur la verticale et d'un régime à l'autre sont supérieures à l'incertitude des taux calculés. Nous pouvons donc comparer les variations des taux d'absorption sur la verticale et entre les deux régimes.

Ajoutons que la pollution systématique des mesures de NH_4 en fin d'incubation a interdit toute étude de la régénération de cet élément. Etant donné que la régénération du nitrate est faible comparativement à l'ammonium (Raimbault *et al.*, 1999), les échantillons destinés à mesurer la régénération n'ont pas été analysés. Cette étude de la régénération reste à faire.

A.2. LES PRÉLÈVEMENTS À L'AIDE DES BOUTEILLES 'NOEX'

Pendant la campagne FLUPAC, nous nous sommes heurtés à un problème majeur, le prélèvement. Les données ont fait l'objet d'une analyse précise et de tests que nous traitons maintenant.

La rosette Sea Bird, utilisée lors de la campagne FLUPAC, était grée de 24 bouteilles de prélèvement: 12 bouteilles "Niskin" de 12-l (General Oceanic) et 12 bouteilles "Noex" (Technicap) de 10.7 l. Ces dernières, neuves et expérimentales, présentent un système de prélèvement différent des bouteilles classiques. Ce système a été créé afin d'éliminer tout contact avec la microcouche de surface éventuellement polluée (exemple de pollution: antifouling du bateau, métaux...).

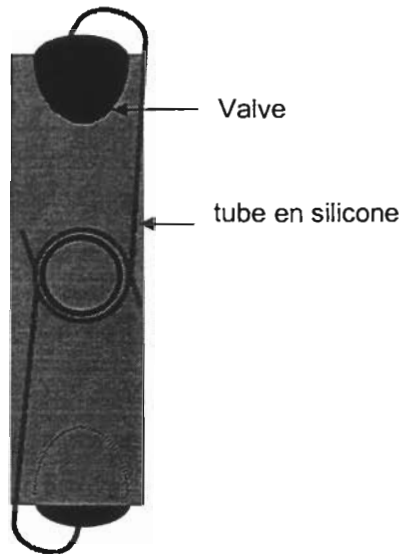
La bouteille 'Noex' est constituée d'un tube cylindrique fermé à l'aide de 2 valves creuses en plastique souple. Le principe d'ouverture et de fermeture de ces bouteilles est basé sur la compressibilité de ces valves (Figure A.6). Les valves sont reliées à des tubes en silicone qui permettent de jouer sur la pression exercée sur les valves.

En début de campagne (station 2 et station 19), des mesures comparatives de différents paramètres (Le Borgne *et al.*, 1995) dans les bouteilles "Niskin" (éprouvées depuis longtemps et considérées comme la référence) et "Noex" démontrent l'absence de fiabilité des bouteilles "Noex". Les raisons possibles de ce dysfonctionnement sont variées:

- ☞ débits d'entrée et de sortie d'eau trop faibles, notamment à l'approche de la surface, entraînant un mauvais renouvellement de l'eau à l'intérieur de la bouteille.
- ☞ mauvaise étanchéité des tuyaux lorsqu'ils sont fermés, ce qui a pour conséquence de diminuer les débits d'entrée et de sortie.
- ☞ mauvaise remise en place des valves interdisant l'étanchéité de la fermeture, d'où des mélanges possibles.

Malgré ce problème, nous avons continué à utiliser ces bouteilles en raison des contraintes de volume d'eau de l'ensemble des participants à la campagne. On espérait cependant qu'en laissant les bouteilles plus longtemps au niveau de prélèvement, cela suffirait à régler le problème.

Préparation des Bouteilles NOEX
pour le prélèvement



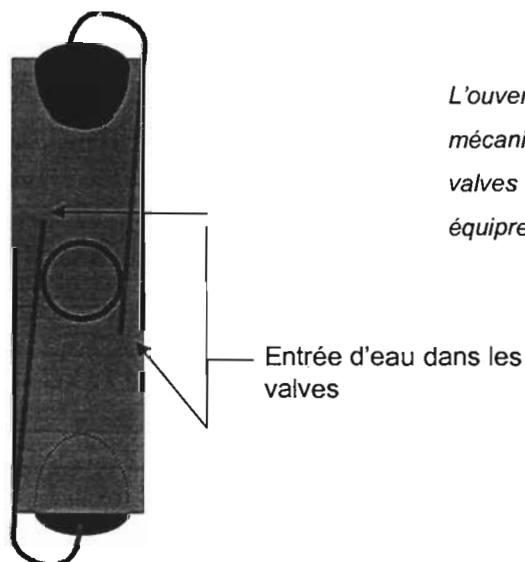
Lors de la préparation des bouteilles, les valves sont à pression ambiante et les tubes en silicone sont fermés. La bouteille descend fermée.

Ouverture des Bouteilles NOEX à 10m



A 10m, sous l'effet de la pression, les valves s'écrasent et permettent ainsi l'ouverture des bouteilles

Fermeture des Bouteilles NOEX à la profondeur désirée



L'ouverture des tuyaux en silicone est déclenchée mécaniquement par l'intermédiaire de la rosette. Les valves se remplissent d'eau et sont de nouveau en équipression. La bouteille est fermée.

Figure A-6: Principe de fonctionnement des bouteilles Noex

Sur la base des analyses de nitrate environ 22 % de l'échantillonnage réalisé avec les bouteilles "Noex" au cours de la campagne est mal effectué. Pour la station longue durée dans le Pacifique ouest, 33 % des prélèvements effectués entre 70 et 200m présentent une teneur en nitrate différente entre les bouteilles "Noex" et les bouteilles "Niskin". Dans l'upwelling équatorial, du fait d'un faible gradient de nitrate dans la couche 0-200m, seulement 13 % de l'échantillonnage est incorrect. Notons qu'en début de campagne, l'eau prélevée dans les bouteilles "Niskin" a présenté une contamination néfaste pour les études de la production primaire (Le Bouteiller, comm. pers.).

Pour exploiter nos mesures à l'azote-15, il faut des mesures de sels nutritifs en fin d'incubation. A cause de la charge du laboratoire, il a été décidé de ne faire des mesures de sels nutritifs que sur les flacons incubés pendant 6 heures. Ces mesures auraient permis d'assurer de la qualité de l'ensemble des échantillons. Malheureusement, compte tenu du biais d'échantillonnage, on s'est trouvé dans un cas non conforme. Avant d'effectuer un tri dans les données, une étude de sensibilité a été réalisée de façon à tester l'effet d'un biais d'échantillonnage sur le calcul du taux d'absorption. Pour cette étude de sensibilité nous avons considéré 4 cas:

- 1- l'eau est prélevée à la bonne profondeur ($z = z'$ 'Niskin').
- 2- L'eau prélevée est à 10m ($z = 10m$)
- 3- l'eau échantillonnée est un mélange homogène de la profondeur où la bouteille est fermée jusqu'à la surface ($z = 0 - Z$).
- 4- Dans la mesure où nous avons la teneur réelle en nitrate dans l'échantillon (mesure en fin d'incubation), nous pouvons calculer un taux réel ($z = z$ vraie)

Pour les cas 1, 2 et 4, les mesures nécessaires au calcul du taux d'absorption (Eq. A.6, teneur en sel et en azote particulaire) sont celles de la profondeur considérée. Dans le cas 3, nous avons calculé les valeurs moyennes pour la couche 0-Z. Nous présentons comme exemple, les taux d'absorption de nitrate mesurés le jour 1 de la station Ouest (SPO, 0° 167° E) (Tableau A.2).

Lorsque les teneurs en NO_3 et en azote particulaire (Np) sont semblables, comme c'est le cas à 20 et 30 m, les taux d'absorption calculés sont semblables. A 50 m, les mesures de nitrate indiquent que l'eau prélevée par les bouteilles "Noex" serait à une profondeur supérieure, probablement aux environs de 80 m en regard des teneurs en nitrate. Le taux d'absorption calculé avec les teneurs réelles mesurées est environ 20 % plus élevé que celui calculé avec la profondeur présumée (z' 'Niskin'). A 80 m, l'écart entre le taux d'absorption "vrai" et le taux d'absorption calculé à la profondeur présumée est faible, semblable à l'incertitude de la mesure. Un décalage de 1 m suite à la fermeture consécutive des bouteilles est très probablement responsable de l'écart observé. En effet, c'est entre 80 et 100 m que le gradient de nitrate est observé (0 à 10 μM , soit 0.5 μM par mètre). A 120 m, les teneurs en nitrate sont respectivement de 10.4 μM dans la bouteille "Niskin" et inférieures à

la limite de détection dans la bouteille "Noex" (après soustraction du traceur ajouté). Le taux d'absorption calculé à la profondeur présumée est environ 30 fois plus grand que le taux "vrai".

Tableau A-2: Exemple de la sensibilité des taux d'absorption en nitrate ρNO_3 ($\mu\text{mol.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$) vis à vis de la teneur ambiante en nitrate (NO_3 , μM) et en azote particulaire (Np , μM). Les mesures sont effectuées le jour 1 de la station SPO ($0^\circ 167^\circ \text{E}$). Dans la dernière colonne est indiqué le rapport des ρNO_3 obtenus dans les cas 1 et 4. * signifie que la teneur en NO_3 mesurée est inférieure à la limite de détection.

Z (m)	CAS 1 Z = Z''Niskin''			CAS 2 Z = 10 m			CAS 3 Z = 0 - Z			CAS 4 Z = Z vraie			1/4
	NO_3 (μM)	Np (μM)	ρNO_3	NO_3 (μM)	Np (μM)	ρNO_3	NO_3 (μM)	Np (μM)	ρNO_3	NO_3 (μM)	Np (μM)	ρNO_3	
20	0*	0.27	1.38	0*	0.27	1.38	0*	0.27	1.38	0*	0.27	1.38	1
30	0*	0.27	1.46	0*	0.27	1.46	0*	0.27	1.46	0*	0.27	1.46	1
50	0*	0.32	1.26	0*	0.27	1.26	0*	0.27	1.26	0.06	0.21	1.79	0.83
80	0.016	0.31	0.94	0*	0.27	0.94	0.002	0.31	1.06	0*	0.31	1.07	1.07
120	10.43	0.17	0.14	0*	0.27	0.14	1.19	0.27	0.81	0*	0.27	0.14	27

ρNO_3 est donné en $\mu\text{mol.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$

Des résultats semblables sont obtenus pour le nitrite. Dans le cas de l'ammonium, la limite de détection et la pollution des dosages ne nous ont pas permis d'effectuer un tel test.

A l'issue de cette étude, un tri des données a été effectué. Pour les mesures en station, les sels nutritifs et la chlorophylle mesurés respectivement sur les flacons incubés pendant 6 et 12 heures *in situ* sont utilisés comme critère objectif de tri. Il faut noter qu'un seul sel azoté est mesuré en fin d'incubation, celui correspondant au traceur ajouté. Ainsi dans le cas de l'ammonium, le tri est délicat et est réalisé de façon subjective en examinant la valeur du taux en elle-même et la mesure de chlorophylle en fin d'incubation. A une profondeur donnée, un seul échantillon marqué est incubé en raison du volume d'eau nécessaire. Rappelons également que nous avons travaillé sur 3 sels différents. En conséquence, la description de l'absorption de l'azote dans le Pacifique équatorial se base sur un petit nombre d'échantillons pour chacun des sels azotés. Or, le tri effectué selon les critères de sélection induit la perte d'environ 1/3 des expérimentations pour l'ammonium, et environ 20 % pour le nitrate et le nitrite. Nous avons donc décidé de réunir toutes les mesures sélectionnées de façon à obtenir un profil pour chacun des sels azotés dans les deux régimes échantillonnés.

Pendant les radiales, quelques expérimentations ont fait l'objet de mesures de sels nutritifs en fin d'incubation (30 %). Comme précédemment, ce critère nous permet une sélection objective et nous a conduit à éliminer 2/3 de ces échantillons. Pour toutes les autres expérimentations, aucune mesure des sels nutritifs et/ou de chlorophylle n'a été effectuée en fin d'incubation. La plupart n'ont pu être exploitées car ne supportant pas de comparaison (incubation courtes ou à l'obscurité) ou ont présenté un biais évident. Il a été néanmoins possible d'en sélectionner quelques unes (10 %). En effet, pour les expérimentations dont les durées d'incubations sont de 6 et/ou 12 h, nous avons pu comparer les taux

obtenus aux taux sélectionnés aux stations de longue durée. Elles ont permis de compléter les profils des stations longue durée (figure A.7) et d'obtenir quelques informations sur l'absorption azotée par classes de taille à la station SPO.

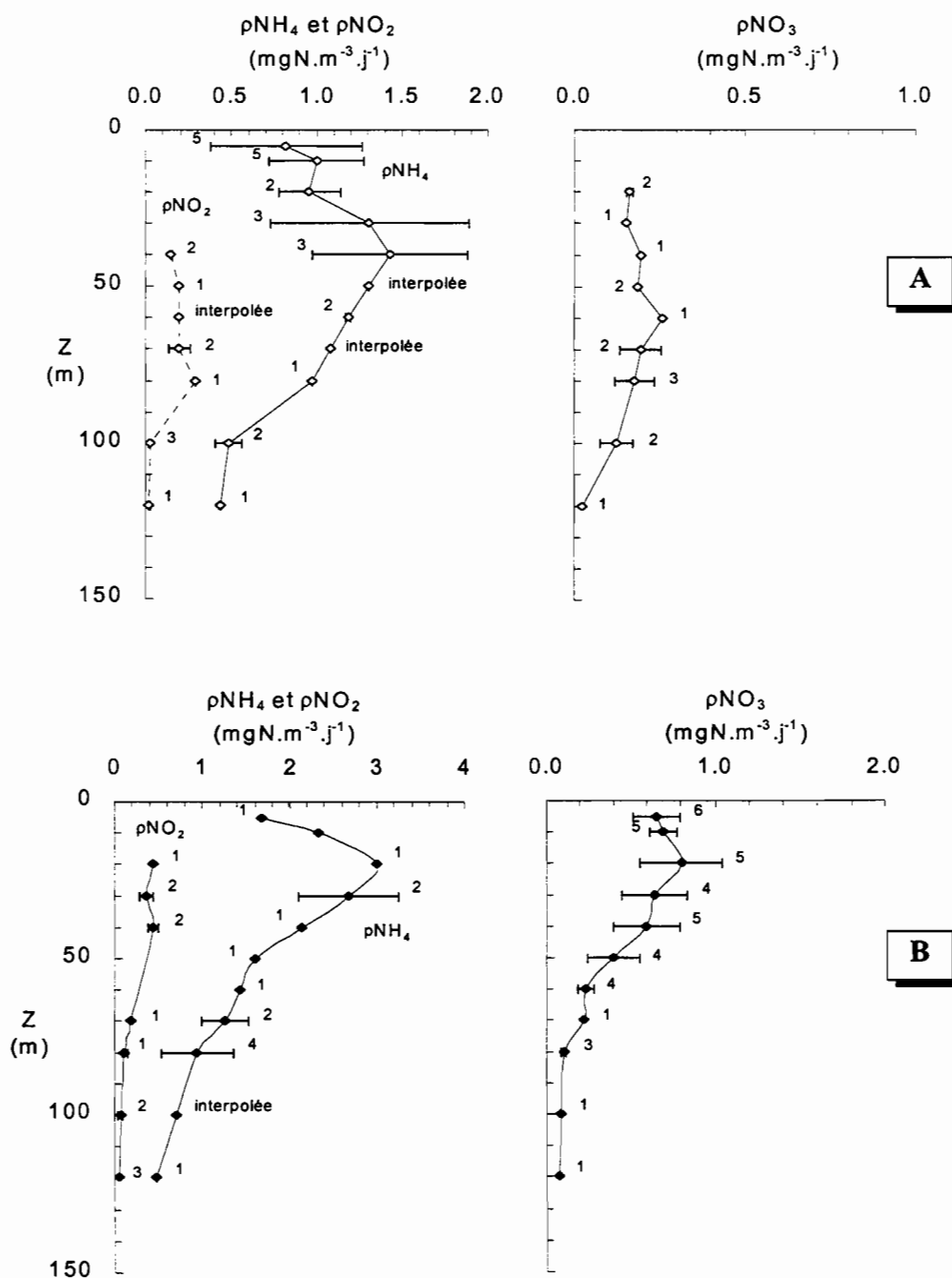


Figure A-7: Profils des taux d'absorption ($\text{mg N m}^{-3} \text{ j}^{-1}$) construits à partir des mesures sélectionnées. Les valeurs à côté des points correspondent aux nombres de mesures sélectionnées, A dans le Pacifique Ouest (0° 167° E), B dans le Pacifique Central (0° 150° W).

L'ensemble de ces mesures, jugées fiables après analyse, nous ont permis de fournir quelques indications sur l'absorption de l'azote dans le Pacifique équatorial.

3^{ÈME} CHAPITRE:

ANNEXE B:

(ARTICLE 1)

Picophytoplankton dynamics in the equatorial Pacific: diel cycling from flow-cytometer observations

Dynamique du picophytoplancton dans l'océan Pacifique équatorial : étude du cycle circadien par la cytométrie en flux

JEAN BLANCHOT^{1*}, JEAN-MICHEL ANDRÉ¹, CLAUDIE NAVARETTE¹, JACQUES NEVEUX²

¹Orstom, Centre de Nouméa, BP A6, 98848, Nouméa cedex, Nouvelle Calédonie;

²Observatoire océanologique de Banyuls (Ura 2071), BP 44, 66651 Banyuls-sur-Mer cedex, France

RÉSUMÉ

Au cours de la campagne Flupac en octobre-novembre 1994 dans l'océan Pacifique, nous avons étudié les variations circadiennes du picophytoplancton à 0°-150°W pendant 7 j. Un suivi haute fréquence des variations d'abondance, conduit sur 24 h en surface, permet de démontrer que les deux groupes majeurs du picophytoplancton, les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes, évoluent de manière synchrone et parallèle. Les cellules se divisent au maximum une seule fois, entre la fin de l'après-midi et le milieu de la nuit. Ce cycle circadien est observable sur toute la zone euphotique pour les deux groupes. En surface, les variations d'abondances permettent d'estimer un taux de croissance d'environ 0,6 j⁻¹. L'augmentation du nombre de cellules qui résulte de la division est progressivement résorbée avant que ne démarre un nouveau cycle de division. La diffusion (FS) aux petits angles des cellules des deux groupes décroît au moment de la division cellulaire. Elle augmente régulièrement durant la phase de croissance liée à l'activité photosynthétique.

Mots clés : *Prochlorococcus*, picoeucaryotes, cycle circadien, division cellulaire, cytométrie en flux.

ABSTRACT

The French JGOFS cruise FLUPAC was conducted in October–November 1994 in the western and central equatorial Pacific Ocean. During a 7-day time series at 150°W, in addition to conventional sampling (four times per day from discrete depths between 0 and 150 m), a high frequency (hourly) experiment was performed by continuously pumping water at 5 m below the surface over 24 h. Flow cytometric measurements allowed us to recognise and to follow separately the two major components of equatorial picophytoplankton, the *Prochlorococcus* and the picoeukaryotes. The hourly surface experiment confirmed the synchrony of *Prochlorococcus* cell division and showed that picoeukaryotes exhibited a similar behaviour. The main consequence is that the maximum potential growth rate of picophytoplankton is one doubling per day for both cell groups. The vertical profiles indicated that the diel cycling extends throughout the surface layer for both algal groups. The cells were observed to divide daily from late afternoon to the middle of the night, and then to disappear, probably as a result of grazing. In the surface layer, variations of abundance allowed us to estimate a growth rate of about 0.6 day⁻¹. Mean cell light scattering FS as measured by the cytometer indicated a decrease in cell size concurrent with cell division and an increase during the photosynthetic growth phase.

Key words: *Prochlorococcus*, picoeukaryotes, diel cycle, cellular division, flow cytometry

Note présentée par Lucien Laubier

Note remise le 4 juillet 1997, acceptée après révision le 3 novembre 1997

*Correspondence and reprints: Centre Orstom de Brest, BP 70, 29280 Plouzané, France

J. Blanchot et al.

VERSION ABRÉGÉE

Diverses variations circadiennes ont été mises en évidence dans les cellules du phytoplancton. Elles concernent la concentration en chlorophylle, la capacité photosynthétique, le rythme de division cellulaire et la consommation des sels nutritifs. Elles sont sous la dépendance du cycle de lumière et des horloges biologiques. Dans l'océan Pacifique équatorial, plusieurs travaux récents ont donné des exemples de variations circadiennes. La variabilité de la production primaire due aux mélanges et à la photoinhibition du milieu de journée a été décrite. La répétition dans les variations circadiennes de la fluorescence chlorophyllienne mesurée in situ a été montrée, quelle que soit la période de l'année. Le cycle cellulaire et la division synchrone des *Prochlorococcus* ont été mis en évidence. Les variations de paramètres optiques des cellules ont été analysées. En utilisant un cytomètre en flux, nous avons étudié, au cours d'un point fixe de 7 j, les variations circadiennes du picophytoplancton de la surface à 150 m dans le Pacifique Central (0°–150°W). Un échantillonnage horaire en surface pendant 24 h, a permis de suivre les variations d'abondance et des caractéristiques optiques des cellules. Nous présentons notamment les variations de la diffusion aux petits angles (FS), paramètre connu pour varier avec la taille des cellules. Notre étude a permis de confirmer l'existence d'une division synchrone chez les *Prochlorococcus* et de mettre en évidence pour la première fois, une division synchrone et concomitante des picoeucaryotes. Les courbes des variations d'abondance des deux populations sont parallèles et en phase. Les divisions cellulaires commencent en fin de journée et finissent aux alentours de minuit. En conséquence, le nombre de cellules s'accroît d'un facteur pouvant atteindre 1,5 à 1,6 puis décroît plus ou moins régulièrement durant la seconde partie de la nuit. Le taux de disparition est d'environ 3 à 4 % h⁻¹. La division cellulaire a une incidence directe sur la taille puisqu'elle entraîne une diminution du volume cellulaire d'un facteur 2. Cela se traduit par une décroissance nette de la FS moyenne ($\overline{FS}$) des cellules des

deux populations. La ($\overline{FS}$) augmente dès l'aube et régulièrement au cours de la journée. C'est la conséquence de la croissance cellulaire liée à l'activité photosynthétique. Pour les deux populations, les valeurs des abondances et des ($\overline{FS}$) sont à une heure donnée sensiblement les mêmes d'un jour sur l'autre. Les variations de taille obéissent donc à des transformations physiologiques répétitives liées au cycle jour-nuit. Il est à noter que les variations du taux de mortalité ne semblent pas avoir de conséquence sur la ($\overline{FS}$). Ceci est particulièrement net le jour du suivi haute fréquence où la mortalité importante observée en matinée n'a pas perturbée l'augmentation normale de la FS. Les variations circadiennes observées en surface chez les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes se retrouvent au sein de la colonne d'eau avec des amplitudes d'autant plus faibles que l'on s'éloigne de la zone d'amplitude maximale. Les variations rythmées les plus marquées sont localisées dans la couche 0–40 m, où les augmentations d'abondances sont respectivement de 38 % ± 17 % pour les *Prochlorococcus* et de 31 ± 12 % pour les picoeucaryotes. Les taux de disparition cellulaire ou de mortalité ont été calculés pour la période allant de la fin de la nuit à la fin de l'après-midi. Ils sont respectivement de 2,3 % ± 0,7 %⁻¹ pour les *Prochlorococcus* et de 2,0 % ± 0,9 %⁻¹ pour les picoeucaryotes. Dans la zone intertropicale hauturière, le picophytoplancton est connu pour constituer une part importante de la biomasse du phytoplancton. Or, ce picophytoplancton est largement dominé par les *Prochlorococcus* et les picoeucaryotes. Comme ces deux composants majeurs ont une division cellulaire synchrone quotidienne, nous en déduisons que la limite supérieure de la croissance du picophytoplancton hauturier est d'un doublement par jour. Ce doublement n'est pas observé, car la production est contrebalancée par la disparition cellulaire. En l'absence de lyse virale démontrée en milieu hauturier et en l'absence de sédimentation du fait de la petite taille des cellules, l'essentiel de la disparition est attribué au broutage.

Introduction

Marine primary production involves a variety of processes over a broad range of time scales, from changes in physiological rates lasting minutes to pluri-annual variations in nutrient input to the surface layer. With regards the shorter time scales, circadian periodicity is particularly relevant for photosynthesis. Since the review by Sournia [1], numerous studies have been devoted to diel variations, based either on in-situ observations or laboratory experiments. Diel variations in the photosynthetic capacity is a well-documented aspect, in cultures [2] as well as in the field [3–5]. Diel variation of chlorophyll concentration have been observed in the equatorial Atlantic ocean, [6]. In the central Pacific ocean a typical diel pattern of the bulk Chl a fluorescence intensity is systematically observed [7].

Previous studies on diel variations affecting phytoplankton groups were limited to the opportune occurrence of monospecific blooms, such as those of *Ditylum brightwellii* in the upwelling of Baja California [8]. Other studies on algal cultures and natural communities have demonstrated the diel periodicity of the beam attenuation that is affected by the light-induced changes in the size and the refractive index of phytoplankton [9–11]. Flow cytometric measurements showed that the cell abundance also exhibited diel rhythms [12]. The use of a flow cytometer makes it possible to quantify the main components of the picophytoplankton community in *Synechococcus* sp., *Prochlorococcus* sp. and picoeucaryotes, and to describe individual cellular diel variations of their optical characteristics (light scattering and fluorescence) in the field. To date, the main contribution of this equipment is certainly the discovery of *Prochlorococcus* sp. This latter genus contains div-Chl a and div-Chl b as main photosynthetic

pigments [13, 14]. New methodologies have been developed to quantitatively discriminate these divinyl-chlorophyllous pigments from the other chlorophylls associated with cyanobacteria (Chl *a*) or picoeukaryotes and microalgae (Chl *a*, Chl *b*, Chl *c*) [15]. By using both flow cytometric and spectrofluorometric analysis we were able to follow the in-situ dynamic of picophytoplankton at the surface (growth and mortality) for the two main groups of picophytoplankton, the *Prochlorococcus* and the picoeukaryotes, during a high frequency analysis (HF). Then, we determine if such variations occur throughout the photic zone by using low frequency data (LF) during a 7-day time series. The synchrony of cell division as observed previously for *Pyrocistis* spp. [16] and more recently for *Prochlorococcus* [12, 17, 18] is also reported here. As regards picoeukaryotes, the present study shows that they also obey synchronous cell division in the equatorial Pacific, as suggested by Durand and Olson [11].

Material and methods

Sampling

During the 7-day time series at 0–150°W, hydrocasts were performed every 4 h (± 0.5 h) down to 150 m. For the study, 12-L Niskin bottles at 12 depths between 0 and 150 m were used to collect water for nutrient and pigment analysis and cell counting. This sampling will be referred to hereafter as low frequency (LF) data. A 24-h high frequency (HF) experiment was conducted from 1700 hours on 23 October by continuously pumping sea-water near the surface (3–4 m), samples were taken every hour.

Flow cytometry

Measurements were performed within 2 h of sampling on 0.1-mL water volumes with a FACScan flow cytometer (Becton-Dickinson). The apparatus was installed in a dark temperature-controlled (21 °C) laboratory. GF/F-filtered deep water (1000 m) was used as a sheath fluid. Here, 2- μ m beads were used as internal standard. The data were treated with the Becton-Dickinson LYSYS-II software and analysed with the Cytowin software (courtesy of Dr D. Vaultot [19]). Algal groups, *Prochlorococcus* sp., *Synechococcus* sp., and picoeukaryotes, were recognised as described by Blanchot and Rodier [20]. After a preliminary analysis, picoeukaryotes criteria were refined, allowing discrimination between a dominant homogeneous group and an ill-defined more variable sub-population of somewhat larger cells. The latter accounted for less than 10% in number but were nevertheless able to introduce a significant noise in the optical signals (figure 1). Scanning electron microscopy revealed the presence of minute rounded cells, approximately 2 μ m in diameter, on Nuclepore filters used for examination of phytoplankton (M.J. Chrétiennot-Dinet, pers. comm.). As pigment analyses indicate the presence of Chl *b*, such cells probably belong to Chloro- or Prasinophyceae. Sampling was conducted at

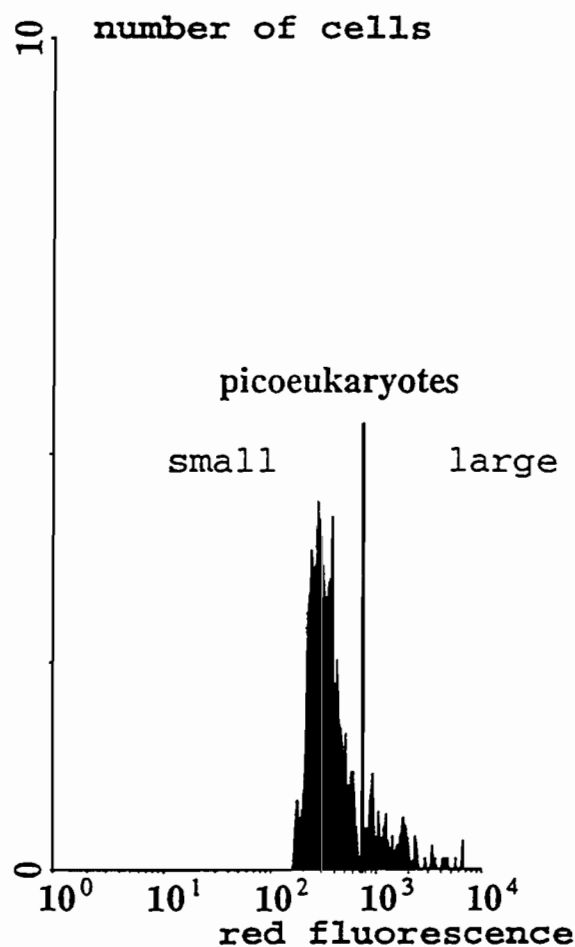


Figure 1. Histogram of cellular fluorescence of picoeukaryotes.

12 depths on the 0400, 1100, 1900 and 2300 hours (local time) hydrocasts, and every hour for the high frequency experiment.

The cytometer measurements used for the present study are: i) cell counting (cell mL⁻¹), ii) forward scattered light relative to that of the beads (FS, relative units per cell; F5, mean FS) as an index of size variation [21].

Spectrofluorometry

Pigment analyses were performed immediately after sampling by filtering 0.5 L onto 47-mm Whatman GF/F. Fluorescence of the extracts was measured at 24 fixed excitation and emission wavelengths on a Perkin-Elmer MPF-66 spectrofluorometer conducted in the ratio mode following Neveux and Lantoine [15]. Sampling was operated at 12 depths on the 0400, 1100 and 1900 hours (rounded hours) hydrocasts and every hour in the case of the high frequency experiment.

The spectrofluorometer measurements used for the present study concern chlorophyll *a* and *b* and divinyl-chlorophyll *a* and *b* (concentrations, mg. m⁻³). Div-Chl is

J. Blanchot et al.

specific to *Prochlorococcus* [13], whereas Chl is shared by picoeukaryotes, *Synechococcus* and microalgae (ie, cells larger than 3 μm). On the basis of a size-fractionation experiment (A. Le Bouteiller, pers. comm.), *Synechococcus* would account for at the most 10% of the whole chlorophyll, while microalgae account for on average 40% (Blanchot et al. in prep.). In the present study and for practical purpose, the Chl a and b concentrations associated with the picoeukaryotes were estimated as representing 55% of the whole contents.

Results

General environmental conditions at 0–150°W

During the time series the weather remained fine, with light winds and a low cloud cover. The surface layer was physically characterised by a 50–60 m thick mixed layer obeying nocturnal convection above a pycnocline extending to 150 m. The horizontal current speeds and vertical shear were unusually weak at this longitude as a result of the interaction between a Kelvin downwelling wave propagating eastward and tropical instability waves [22, 23]. The Kelvin wave had inhibited the equatorial upwelling for about 1 month in the area but at the time of the observations, nitrates were still present at a significant level up to the surface (more than 2 μM) and chlorophyll was of the order of 0.3–0.4 $\mu\text{g L}^{-1}$ in the mixed layer, setting a high nutrient low chlorophyll (HNLC) situation. More details are to be found in the above references and in Blanchot et al. (in prep.).

Figure 2 presents a typical example of the vertical distributions of the various algal groups during the time series (Station 112 at 0300 hours on October 24 was selected as it falls in the middle of the HF experiment). As shown, the cells are homogeneously distributed down to 60 m and the abundance is rapidly decreasing below. In the submicronic range *Prochlorococcus* largely domi-

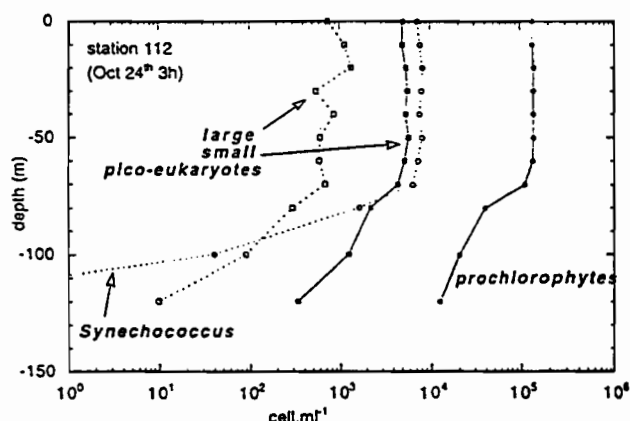


Figure 2. Typical depth profiles for the three populations: *Prochlorococcus*, *Synechococcus* and Picoeukaryotes.

nates *Synechococcus* (the counts differ by a factor of 20) as currently observed in the tropical pacific [20, 24]. Among the picoeukaryotes, the 'well-defined' group (see above) largely dominates these secondary cells which we will ignore hereafter.

Diel variations in abundance and optical properties of picophytoplankton

For the two main algal groups, figure 3A presents the variations in cell counts and $\bar{F}\bar{S}$ during the 24 h of the HF surface experiment. As shown, the two groups exhibit well-marked and very similar cycles, whereas their densities of cell in the water differ by a factor of 20. From early night to 0200–0300 hours the following morning the abundances are strongly increasing, the observed variations reaching up to 50% for the *Prochlorococcus* and 60% for the picoeukaryotes of the values at dusk. After the curve reversal at 0200–0400 hours, the cells disappear more or less continuously, with a mean rate of the order of 3% h^{-1} for the picoeukaryotes and 4% h^{-1} for the *Prochlorococcus*. At the end of the second afternoon, the observed levels of abundance are roughly those existing at the beginning of the experiment (*Prochlorococcus* are nevertheless 20% less abundant). It is very likely that the cells are increasingly more numerous from sunset as they are dividing and that they disappear mainly due to protist grazing pressure [24], as discussed further.

For both groups, the general tendencies in the $\bar{F}\bar{S}$ variations are inversely related to those in the abundance (figure 3B). They are decreasing during the night when the numbers are increasing, and they are increasing from the 0400–0600 hours minimum to the 0016–1700 hours maximum on the second day, with an overall two-fold variation. This is an indication that the mean cell size for each population is increasing as photosynthesis is proceeding and that this mean size decreases when cell division occurs. A striking feature in figure 3a and b is the synchrony in the variations of the two differing phytoplankton groups. An obvious difference between them is that the $\bar{F}\bar{S}$ per picoeukaryotic cell is much greater than that per prochlorophyte (by two orders of magnitude) owing to the difference in their mean size, ie, less than 1 μm for *Prochlorococcus* and more than 2 μm for picoeukaryotes [20, 25].

As shown in figure 4, the div-Chl of *Prochlorococcus* and the Chl of picoeukaryotes do not exhibit much variability during the 24 h of the experiment. The general tendency for all pigments is a slow (rather insignificant) decrease (of the order of 10%). It is noteworthy that Chl b parallels Chl a and that div-Chl b parallels div-Chl a. Another interesting feature is that the two groups contain comparable pigment amounts although their numerical abundance differs highly.

For both algal groups, figure 5 presents the evolution of the mean abundance within the first 40 m along the 7-day time series. Although the LF data are not supposed to catch perfectly all of the in-situ variations (because the

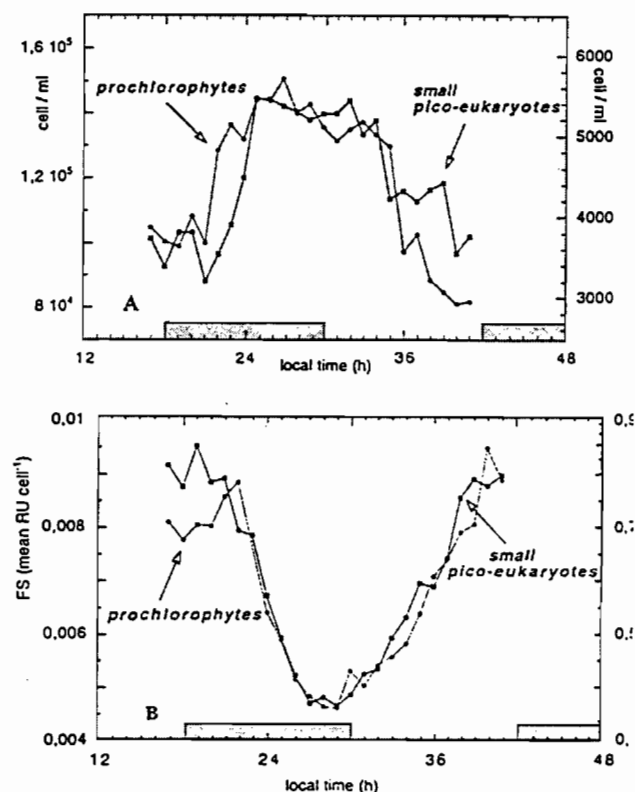


Figure 3. A. High frequency (hourly) variation of *Prochlorococcus* and picoeukaryote cell abundances. B. High frequency (hourly) FS variations of *Prochlorococcus* and small picoeukaryotes.

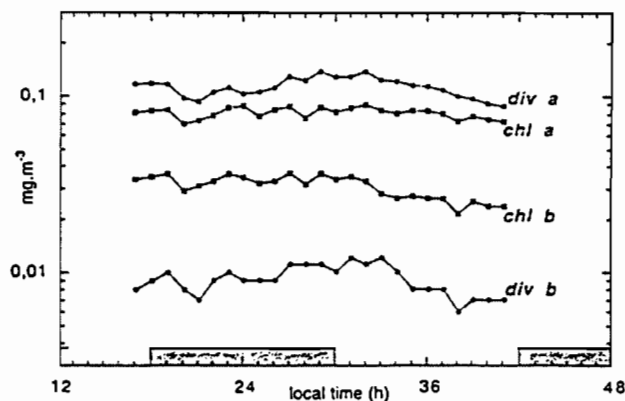


Figure 4. High frequency variations of chlorophyll *a* and *b* and divinyl chlorophyll *a* and *b* ($< 3 \mu\text{m}$).

sampling period did not match perfectly the timing of the cell division), the diel rhythm is obvious, as well as the general synchrony on the day–night scale. For both groups, minimal values are observed at the end of the afternoon and maximum values are always observed after division, during the night. This timing throughout the time series for the whole mixed layer is quite coherent with the more detailed observations made at the surface during the

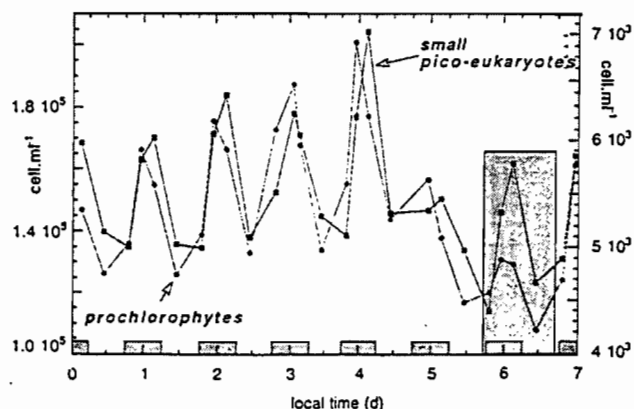


Figure 5. Low frequency variations of *Prochlorococcus* and small pico-eukaryotes during a week, in the 0–40 m layer, shadowed area stands for the high frequency experiment period.

HF experiment. The mean daily increase amounts to $38 \pm 17 \%$ for the *Prochlorococcus* and $31 \pm 12 \%$ for the picoeukaryotes. During a period comprised between the middle of the night and late afternoon, the cells also disappear in a similar way, at a rate of $2.3 \pm 0.7 \%$ h^{-1} for the *Prochlorococcus* and of $2.0 \pm 0.9 \%$ h^{-1} for the picoeukaryotes. The $\overline{\text{FS}}$ measurements reflect mean cell size variation patterns similar to those in the HF experiment (not shown).

Discussion

During the time series the ship was drifting so that the same water mass was sampled for 7 days (at least for the surface layer). Small-scale horizontal variability remains unresolved, however, and is probably responsible for some noise in the data. The first 40 m remained rather homogeneous throughout the whole period so that vertical mixing cannot drive the observed time variations. Sedimentation is not expected to be significant at the scale of days, since sinking speeds are less than 1 m day^{-1} for small cells [26]. Viral lysis is not expected to be significant in open ocean [27, 28]. It is thus very likely that cell division and grazing explain the observed diel rhythm.

The synchrony in *Prochlorococcus* division in the equatorial Pacific was first recognised by Vaultot et al. [12] on the basis of cytometric and DNA synthesis measurements. Similar analysis were effected by Blanchot and Rodier [20] and Liu et al. [18], the latter during the FLUPAC cruise the day after the HF experiment. The major result of the present study is the indication that picoeukaryotes, the second major contributor to algal biomass in the area, exhibit a similar behaviour as recently suggested by Durand and Olson [11]. Protozoan grazers are believed to consume picophytoplankton in tropical pelagic waters as fast as it grows [24]. Our results indicate that this balance

J. Blanchot et al.

would be basically achieved on a diel rhythm, meaning that net community primary production over 24 h is near zero.

Since grazing also removes cells during the replication period, the actual fraction of cells able to divide at the end of the day cannot be observed. This fraction, can however be estimated. Assuming that the grazing rate is constant and equal to the previously derived value, the observed maximum at 0200–0300 hours during the HF experiment can be corrected for. The fraction of potentially doubling cells would then be of the order of 80% (corrections were computed on the basis of a disappearance rate of $3\% \text{ h}^{-1}$), meaning that the picophytoplankton growth rate would be around 0.5 day^{-1} near the surface. This gross estimate agrees with the DNA-based growth rate for *Prochlorococcus* of 0.55 day^{-1} [18]. Our results thus suggest that *Prochlorococcus* and picoeukaryotes exhibit comparable high growth rates near the surface in the equatorial Pacific. Similar estimates could be made with the LF data. The sampling rhythm, however, did not allow us to observe the in-situ maximal cell occurrence. A more delicate analysis is thus required and will be part of a following paper.

Generally the size of cells decreases during the dark period and increases during the day. The drastic decrease during the period of cell division as a result of the 2:1 reduction in volume, is followed by a slow decrease after the division (probably due to loss of material by respiration). At dawn the primary production begins quickly at the surface and the size increases regularly during the 12 h of light. These variations in size throughout the well-lit period were reported on a culture of microalgae [29] and in the field for *Synechococcus* [30]. FS is not a direct measure of cell size [21, 31], as it is also influenced by variations in refractive index (linked to intracellular con-

tent variations) and shape [10]. $\overline{FS}$ variations for a given algal group can, however, be interpreted in terms of mean size variations [20]. From the data in figure 3b, the $\overline{FS}_{\text{dusk}}/\overline{FS}_{\text{dawn}}$ ratio was 2.3. As previously estimated this increase in FS corresponds to 70% of dividing cells at the end of the day and thus to a 70% increase in mean cell volume during the day. For a 100% increase, i.e. for a doubling of the mean cell volume the $\overline{FS}_{\text{dusk}}/\overline{FS}_{\text{dawn}}$ ratio would have been 2.9. Following Binder et al. [21], we can write $\overline{FS}_{\text{dusk}}/\overline{FS}_{\text{dawn}} = (\overline{FS}_{\text{dusk}}/\overline{FS}_{\text{dawn}})^\alpha$. Solving for α leads to $(= \log 2.9/\log 2 \approx 1.6)$, which is not so different from the value of 2 predicted for idealised particles by Morel [31] applying the Mie theory, and of 1.8 estimated by Binder et al. [21].

Conclusion

The use of a flow cytometer and of a spectrofluorometer allowed us to study the dynamic of picophytoplankton in the central equatorial Pacific. The two major groups, the *Prochlorococcus* and the picoeukaryotes, exhibit a similar behaviour in the surface layer. The cells divide during the first part of the night and during the day the cell abundance decreases owing to grazing. The main consequence of this phased and synchronous division is that the maximum growth rate of picophytoplankton is one doubling per day. The existence of such a synchrony for the *Prochlorococcus* cell division has already been reported [13, 17, 18] and is confirmed once more here. However, a similar behaviour for the picoeukaryotes constitutes a quite original result. This synchrony for the two major components of the picophytoplankton allows the estimation of both growth and grazing rates and could thus support an estimate of particulate primary production.

Acknowledgement: The authors gratefully acknowledge the financial support provided by JGOFS-France, Orstom, Ifremer and Insu. We thank the crew of the R.V. *L'Atalante* for their assistance during the operation at sea, and the chief scientist, Dr R. Le Borgne from Orstom, Nouméa. We are grateful to A. Le Bouteiller and D. Vaultot for their comments.

REFERENCES

1. Sournia A. 1974. Circadian periodicities in natural populations of marine phytoplankton. *Adv. Mar. Biol.* 12, 325-389
2. Prézélin B., Sweeney B.M. 1977. Characterization of photosynthetic rhythms in marine dinoflagellates. II. Photosynthesis-irradiance curves and in vivo chlorophyll a fluorescence. *Plant Physiol.* 60, 388-392
3. Harding L.W., Meeson B.W., Prézélin B.B., Sweeney B.M. 1981. Diel periodicity of photosynthesis in marine phytoplankton. *Mar. Biol.* 61, 95-105
4. Harding L.W., Prézélin, B.B., Sweeney B.M., Cox J.L. 1982. Diel photosynthesis of the irradiance (P-I) relationship in natural assemblages of phytoplankton. *Mar. Biol.* 67, 167-178
5. Cullen J.J., Lewis M.R., Davis C.O., Barber R.T. 1992. Photosynthetic characteristics and estimated growth rates indicate grazing is the proximate control of primary production in the equatorial Pacific. *J. Geophys. Res.* 97, 639-654
6. Le Bouteiller A., Herbland A. 1982. Diel variation of chlorophyll a as evidenced from a 13-day station in the equatorial Atlantic ocean. *Oceanol. Acta.* 5, 433-441
7. Dandonneau Y., Neveux J. 1997. Diel variations of in-vivo fluorescence in the eastern equatorial Pacific an unvarying pattern. *Deep-Sea Res.* ?, ??-??
8. Smayda T.J. 1975. Phased cell division in natural populations of the marine diatom *Ditylum brightwellii* and the potential significance of diel phytoplankton behaviour in the sea. *Deep-Sea Res.* 22, 151-165
9. Stramski D., Reynolds R.A. 1993. Diel variations in the optical properties of a marine diatom. *Limnol. Oceanogr.* 38, 1347-1364
10. Stramski D., Shalapyonok A., Reynolds R.A. 1995. Optical characterisation of the oceanic unicellular cyanobacterium *Synechococcus* grown under a day-night cycle in natural irradiance. *J. Geophys. Res.* 100, 13295-13307
11. Durand M.D., Olson R.J. 1996. Contributions of phytoplankton light scattering and cell concentration changes to diel variations in beam attenuation in the equatorial Pacific from flow cytometric measurements of pico-, ultra- and nanoplankton. *Deep-Sea Res.* 43, 891-906

Diel cycling of picophytoplankton

12. Vaulot D., Marie D., Olson R.J., Chisholm S.W. 1995. Growth of *Prochlorococcus*, a photosynthetic prokaryote, in the equatorial Pacific ocean. *Science* 268, 1480-1482
13. Chisholm S.W., Olson R.J., Zettler E.R., Waterbury J., Georick R., Welshmeyer N.A. 1988. A novel free living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature* 334, 340-343
14. Neveux J., Vaulot D., Courties C., Fukai E. 1989. Green photosynthetic bacteria in the deep chlorophyll maximum of the Sargasso Sea. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sér. III* 314, 9-14
15. Neveux J., Lantoine F. 1993. Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least-squares approximation technique. *Deep-Sea Res.* 40, 1747-1765
16. Swift E., Durbin E. G. 1972. The phased division and cytological characteristics of *Pyrocistis* spp can be used to estimate doubling times of their populations in the sea. *Limnol. Oceanogr.* 19, 189-198
17. Partensky F., Blanchot J., Lantoine F., Neveux J., Marie D. (1996) Vertical structure at different sites of the tropical northeastern Atlantic Ocean *Deep-Sea Res.* 43, 1191-1213
18. Liu H., Nolla H.A., Campbell L. 1997. *Prochlorococcus* growth rate and contribution to primary production in the equatorial and subtropical North-Pacific Ocean. *Aqua. Microb. Ecol.* 12, 39-47
19. Vaulot D. 1989. CYTOPC: Processing software for flow cytometric data. *Signal and Noise* 2, 6-7
20. Blanchot J., Rodier M. 1996. Picophytoplankton abundance and biomass in the western tropical Pacific Ocean during the 1992 El Niño year: results from flow cytometry. *Deep-Sea Res.* 6, 877-895
21. Binder B.J., Chisholm S.W., Olson R.J., Frankel S.L., Worden A.Z. 1996. Dynamics of picophytoplankton, ultraphytoplankton and bacteria in the central equatorial Pacific. *Deep-Sea Res.* 43, 907-931
22. Eldin G., Rodier M., Radenac M.H. 1997. Physical and nutrient variability in the upper equatorial Pacific associated with westerly wind forcing and wave activity. Submitted to *Deep-Sea Res.* ?, ??-??
23. Menkes C., Stoens A., Coste B., Dandonneau Y., Eldin G., Grima N., Moutin T., Radenac M.H (submitted). The coupled physical-biogeochemical in the Pacific Ocean (September-November, 1994)
24. Landry M.R., Kirstein J., Constantinou J. 1996. Abundances and distributions of picoplankton populations in the central equatorial Pacific from 12° N to 12° S, 140° W. *Deep-Sea Res.* II 2-3, 657-671
25. Campbell S., Nolla H.A., Vaulot D. 1994. The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the Central North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 39, 954-961
26. Smayda T.J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Ann. Rev.* 8, 353-414
27. Steward G.F., Wikner J., Smith D.C., Cochlan W.P., Azam F. 1992. Estimation of virus in the sea. II. Field results. *Mar. Microb. Food Webs.* 6, 79-90
28. Suttle C.A. 1994. The significance of viruses to mortality in aquatic microbial communities. *Microb. Ecol.* 28, 237-244
29. Claustre H., Gostan J. 1987. Adaptation of biochemical composition and cell size to irradiance in two microalgae *Deep-Sea Res.* 19, 189-198
30. Olson R.J., Chisholm S.W., Zettler E.R., Armbrust E.V. 1987. Pigments, size and distribution of *Synechococcus* in the North Atlantic and Pacific Oceans. *Limnol. Oceanogr.* 35, 167-174
31. Morel A. 1991. Optics of marine particles and marine optics in Particles analysis. In: *Oceanography* (S. Demers, ed.), Springer-Verlag, Nato-Asi Series

3^{ÈME} CHAPITRE:

ANNEXE C:

(ARTICLE 2)

Picophytoplankton dynamics in the equatorial Pacific: Growth and grazing rates from cytometric counts

André J.-M¹, C. Navarette¹, J. Blanchot², and M.-H. Radenac¹

(received November 10, 1997; revised August 18, 1998; accepted August 31, 1998)

ABSTRACT

During a seven day time-series in the central equatorial Pacific (0°-150°W, Oct. 1994) flow cytometry measurements were performed 4 times per day throughout the surface layer. Cell abundance of the major algal groups,

Prochlorococcus, picoeukaryotes and *Synechococcus*, exhibited a well marked diel rhythm within the mixed layer (50-60m deep) whereas the signal became unclear below. Cell numbers were minimum at the midday or dusk stations and maximum in the middle of the night. The amplitude of the diel variations in the mixed layer, as observed, was of the order of 40% of the daily minimum and varied significantly during the time-series. For each cell group, the abundance variations implied that, each day, cell division was rather tightly synchronized and that grazing was efficiently competing growth. Assuming that abundance variations were only due to these two processes, a simple model was designed to estimate their rates. The division rates averaged $0.53 (\pm 0.18) \text{ d}^{-1}$ for *Prochlorococcus*, $0.42 (\pm 0.13) \text{ d}^{-1}$ for the picoeukaryotes and $0.56 (\pm 0.21) \text{ d}^{-1}$ for *Synechococcus* in the mixed layer, and decreased rapidly below. The rates varied significantly along the time-series for all groups whereas growth and grazing closely balanced at the day scale. The estimates compared well with those obtained using various methods during the time-series and previously in the equatorial Pacific. Primary production was tentatively predicted from the growth rates. *Prochlorococcus*, the picoeukaryotes and *Synechococcus* contributed respectively 57, 33 and 10% of the picoplankton total and the predictions were consistent with the ^{14}C -measurements during the time-series.

1. INTRODUCTION

Marine primary production is a key process for the understanding and the prediction of the biogeochemical fluxes exchanged within the surface layer, with the atmosphere, and with the deep ocean. It involves a diversity of processes, which vary over a huge range of time and space scales, from minute changes in local physiological rates to interannual variations at the basin scale. Its assessment, which is at the core of JGOFS, involves therefore numerous methods. Ocean color (CZCS) has supported global scale estimates [Longhurst *et al.*, 1995; Antoine *et al.*, 1996], coupled dynamical/biological models allowed its prediction at the basin scale [Sarmiento *et al.*, 1993; Stoens *et al.*, 1998] or addressed its response to mesoscale dynamics [e.g. Levy *et al.*, 1998]. High-frequency variability (from hours to days) has to be studied at the laboratory or during *in situ* time-series. Daily primary production was recently estimated from diel variations in optical properties [Gardner *et al.*, 1993; Stramska *et al.*, 1992; Claustre *et al.*, 1998] and from flow cytometry diel data (cell abundance and DNA cycle measurements) [Vaulot *et al.*, 1995; Liu *et al.*, 1997]. These are promising approaches, as alternative to the sometimes confusing ^{14}C incubations [e.g. Maestrini *et al.*, 1993]. In the equatorial Pacific, diel variations are significant [e.g. Cullen *et al.*, 1992]. Another typical feature, there, is the close coupling between primary production and its consumption by grazing [Cullen *et al.*, 1992; Landry *et al.*, 1997]. Short-term variability is all the more relevant in this region since the variations at longer time scales, e.g. seasonal, are weak. The variation range of the growth and grazing budget, as settled at the scale of one to a few days, would hold for long periods over large areas. In October 94, the FLUPAC cruise was performed in the western half of the Pacific, as part of the French-JGOFS program EPOPE. During a seven day equatorial time-series (ETS) at 150°W, diel variations in the algal cell abundance were studied by flow cytometry. The present study aims at inferring picoplankton dynamics from these variations. It is as follows. Section 2 is dedicated to the *in situ* observations. The general conditions in the region at the time of the ETS are briefly recalled. Then, the vertical structure of the surface layer and the diel rhythm in the vertical mixing at the ETS are briefly described. Finally, the diel variations in the cell abundances are analyzed, and interpreted in terms of cell division and grazing. Section 3 is dedicated to an estimate of growth and grazing rates based on this interpretation. A simple model is designed, applied to the abundance data at the ETS and the results are compared to the literature. In Section 4 methods and results are discussed and, using the model results, primary production is tentatively assessed. The paper ends with a few concluding remarks.

2. OBSERVATIONS AT 0°-150°W

2.1 MEASUREMENT SAMPLING AND TECHNIQUES

During the ETS, hydrocasts were carried out 6 times a day, at 3, 7, 11, 15, 19, and 23h. Temperature, salinity and density were obtained using a Sea-Bird SBE 911+CTD and the companion software. Niskin bottles (12l) were used for nutrient and pigment analysis at 12 depths between 0 and 150m. Nitrate was measured according to *Oudot and Montel* [1988] and pigments according to *Neveux and Lantoiné* [1993]. Flow cytometry was operated 4 times a day, on the 3h, 11h, 19h and 23h stations, every 10 m from the surface (excepted at 10 and 90 m). The measurements were performed within two hours after sampling on 0.1 ml water volumes with a FACScan flow cytometer (Becton-Dickinson) as described in *Blanchot and Rodier* [1996]. The apparatus was installed in a dark temperature controlled laboratory. GF/F-filtered deep water (1000m) was used as a sheath fluid and 2 μm beads were used as internal standard. The data were treated with the Becton-Dickinson LYSYS-II software and analyzed with the Cytowin software [Vaulot, 1989]. Only the cytometric counts (cell.ml^{-1}) are used for the present study. Light scattering and fluorescence measurements, partly presented in *Blanchot et al.* [1997], will not be considered here.

2.2 GENERAL CONDITIONS AND MEAN VERTICAL STRUCTURES

The general situation of the western and central tropical Pacific at the time of the FLUPAC cruise is described in *Stoens et al.* [1998]. The Equatorial Time-Series Station (ETS) at 150°W, (7 days, from October 19th to 25th) followed the equatorial transect described in *Eldin et al.* [1998] and the general conditions at this station were similar to that in the eastern end of the transect. At 150°W, the superimposed effects of a declining downwelling Kelvin wave and of moderate tropical instability waves had been altering the "typical" equatorial upwelling efficiency. The meridian component controlled the surface velocity with slow northward (days 1 and 2) and then southward flows. The surface zonal flow associated to the Kelvin wave, weakly eastward, extended to the Equatorial Undercurrent so that the vertical shear was unusually low for the region. During the ETS, moderate winds (about 6 m.s^{-1}) blew from the SE, with a maximum on day 1 (9 m.s^{-1}) and a minimum between days 3 and 4 (<4 m.s^{-1}). Nebulosity was low (3/8 on average) with a maximum on day 1 (6/8 at noon) and a minimum on day 4 (<2/8). The main thermocline was centered at 70 m and in the overlaying layer temperature was higher than 27°C and salinity higher than 35.1 p.s.u.. The density was on average homogeneous down to 50-60m (Fig. 1) with a significant variability near the surface resulting from the convective cycle (see below). The nitracline was situated between 60 and 70 m and the NO_3 concentration above was about 3 μM (Fig. 1). More precisely, the concentration was a little over 3 μM until day 5 when it started to decrease, and was of 2.5 by the end of day 7 (not shown). Chlorophyll

concentration was around 0.35 mg.m^{-3} near the surface and decreased rapidly below a smooth maximum (Fig. 1). As occurred for NO_3 , the concentration decreased from day 5 and was of 0.28 by the end of day 7 (not shown). As observed by flow cytometry, the picophytoplankton consisted of three main groups, *Prochlorococcus* sp., *Synechococcus* sp. and picoeukaryotes. Cell abundances were high and rather homogeneous down to 50-60m and rapidly decreased below, leveling at 100m 10% of the surface values (Fig. 1). These vertical distributions are similar to recent observations in the equatorial upwelling [e.g. DuRand and Olson, 1996; Binder et al., 1996] and are intermediate between typical mesotrophic and oligotrophic distributions [Partensky et al., 1996].

2.3 DIEL RHYTHM OF THE VERTICAL MIXING ALONG THE TIME-SERIES

The evolution of the water density during the ETS is presented in Fig. 2 for selected depths. Each day, a diurnal stratification began from the surface with sunrise (at 6h). The maximum density gradient was observed at 15h between 0 and 25m. A weak delayed signal is still visible in the 40m-curve of Fig. 2. Destratification closely followed and nocturnal convection (buoyancy frequency was minimum between 23h and 3h) was always intense enough to re-homogenize the water before the next dawn (the density was constant down to 50-60m at the 7h hydrocast). Such a deep nocturnal mixed layer has been previously observed in the central Pacific [e.g. Peters et al., 1994; Lien et al., 1995]. The diurnal stratification was variable from day to day: the daily maximum density difference between 0 and 25m was weakest on days 1 and 2 (0.05 units) and strongest on day 3 (0.13 units). This variability should be a direct response to the meteorological forcing as minimum and maximum stratification corresponded respectively to the maximum and to the minimum in both wind and cloud cover. Below the mixed layer, on entering the main thermocline, the density varied irregularly with time (not shown in Fig.2), likely due to internal waves. On day 5 the mixed layer maximum density began to decrease (0.06 units at 60m over the last 3 days). This was due to a salinity decrease (from 35.28 to 35.10). The variations in salinity, nitrates and chlorophyll from day 5 consistently suggest that a slightly different water mass was then sampled.

2.4 DIEL VARIATIONS OF THE ALGAL ABUNDANCES ALONG THE TIME-SERIES

Figure 3 presents the evolution of the cell abundances at selected depths over the seven days of the time-series. The most striking feature is a well marked and generally regular diel cycling within the mixed layer. For *Prochlorococcus*, the maximum values (up to $2.10^5 \text{ cell.ml}^{-1}$) were generally measured at 23h and the minimum (down to $1.10^5 \text{ cell.ml}^{-1}$) at 11h, except at the surface where it was usually at 19h. For the eukaryotes our measurements do not indicate that the timing varied with depth in the mixed layer, as the maximal values (up to $7.10^3 \text{ cell.ml}^{-1}$) occurred almost always at 3h and the minimum values (down to $4.10^3 \text{ cell.ml}^{-1}$) almost always at 19h. For *Synechococcus*, the daily increase always occurred between the 11h and 19h measurements. The diel signal disappeared below the mixed layer (as shown at 80m in Fig.3) as its amplitude became rather weak, and, as it was very likely

perturbed by the water vertical movements. For the three algal groups, the maximum variations occurred near the surface and averaged 51%(± 13) of the daily minimum for *Prochlorococcus*, 37% (± 12) for the eukaryotes and 50% (± 28) for *Synechococcus*. These amplitudes varied significantly from day to day. They increased from day 1 to 4 (down to 40m) and were strongly reduced for all groups on days 5 and 6, when the daily mean abundances were also the lower.

2.5 INTERPRETATION OF THE ALGAL-ABUNDANCE DIEL VARIATIONS

During the ETS the ship was drifting under the parallel actions of weak winds and weak currents in the surface layer. Horizontal advection is therefore not able to explain many of the features in Fig. 3. The currents, however, changed on day 5 and the changes previously reported in all the observed parameters including the cell abundances (see sections 2.2 and 2.3), can only be explained by the advection of a different water mass. In this new water mass the diel rhythm was nevertheless present. Sedimentation is believed negligible for algal cells of a few μm or less. As reported above (2.3, Fig.2), vertical mixing also obeyed a marked diel rhythm but this process cannot explain more than the homogeneity of the cell distribution observed down to 50m in the middle of the night (see also the mean profiles in Fig. 1). The diel variations in the abundance, therefore, must be essentially due to biological processes. The succession of sharp increases within the mixed layer (Fig. 3) implies that cell division occurred each day in a rather narrow time interval. Cytometer light scattering measurements (a proxy for the mean cell size of an algal group) were also performed at the ETS and support this interpretation [Blanchot *et al.*, 1997], as in DuRand and Olson [1996]. In pelagic waters, viral lysis would be responsible for the daily disappearance of only a few percent of the algae [Suttle, 1994]. The decrease in the abundance that followed the division bursts at the ETS very likely occurred as the result of an active grazing. Several recent studies in the equatorial Pacific [Vaulot *et al.*, 1995; Binder *et al.*, 1996; Liu *et al.*, 1997] based on flow cytometry and DNA cycle analysis show that the division of *Prochlorococcus* is tightly synchronized. Cells divide once a day within a period beginning between dusk (at the surface, when solar illumination has been high) or mid-afternoon (at depth) and ending in the middle of the night. The DNA data of Liu *et al.* [1997] obtained on the last day of the ETS indicate that the division of this algal group began around 16h at 40m and below, and around 18h at 0m, and that the process was completed in the middle of the night. As far as we know, no similar DNA-analysis has been performed *in situ* for the other algal groups. What we know, or believe, about the *in situ* dynamics of their cell division thus solely relies upon the interpretation of abundance diel variations. Blanchot *et al.* [1997] and Vaulot and Marie [1998] were able to follow such variations thanks to hourly measurements on day 5 of the ETS and three weeks later at 5°S-150°W (respectively). Both studies concluded that the algae were dividing daily during a period of a few hours. The surface data of Blanchot *et al.* [1997] indicated that picoeukaryote division began shortly after the sunset (around 19h), and the data of Vaulot and Marie [1998] indicated that it was somewhat later in the night (around 22h). The recent measurements of DuRand and Olson [1996] at 0°-140°W also suggest such a synchrony and that the division began with nightfall (around 18h, their Fig. 2 for the “ultraplankton”). The data in

Landry et al. [1996] at 1°N-140°W indicate only that these cells did not divide during the day (their Fig. 2). As regards *Synechococcus*, the daily increase began around 14h for *Vaulot and Marie* [1998] and around 12h for *Du Rand and Olson* [1996], while the data in *Landry et al.* [1996] indicate only that it began before 18h. On the basis of these repeated observations, it appears reasonable to assume that the sharp daily increase in the abundance of the picoeukaryotes and of *Synechococcus* at the ETS (Fig. 3), was due (as for *Prochlorococcus*) to highly synchronized cell division. The division timings observed in the equatorial Pacific are summarized in Table 1. It is worth noting that *Synechococcus* division, as it began in early afternoon, fell into the 8h gap between our 11h and 19h measurements, and was less well observed than for the two other algal groups.

3. MODEL-BASED ESTIMATES OF GROWTH AND GRAZING RATES

3.1 MODEL AND METHOD

On the basis of the previous interpretation (section 2.5), it was assumed that the cell abundance at the ETS varied only due to the processes of cell division and mortality (grazing). Under this assumption, a simple model was designed to estimate the rates of both processes for each algal group. In the model, the cell number, $N(t)$, varies over a time step, dt , by $dN(t)$, according to:

$$dN(t) = [\mu_d(t) + g(t)] N(t) dt \quad (\text{Eq. 1})$$

Grazing was assumed to proceed at a constant rate, g (%.h⁻¹ or d⁻¹; this assumption will be discussed in section 4.2) whereas the instantaneous division rate, μ_d (%.h⁻¹), was assigned a Gaussian shape:

$$\mu_d(t) = \mu_{d\max} \exp \left(-(t - t_{dm})^2 / 2\sigma^2 \right) \quad (\text{Eq. 2})$$

with $t_{dm} = (t_{di} + t_{df}) / 2$, where t_{di} and t_{df} are the division period beginning and ending times, respectively, and $\sigma = (t_{di} - t_{df}) / 2$, e, so that 99% of the divisions occur between t_{di} and t_{df} . The selected gaussian shape accounts for the natural dispersion in the cell cycle period and is well suited for the case of tightly synchronized cell divisions [*McDuff and Chisholm*, 1982; *Vaulot*, 1992]. The aim was to estimate the four parameters $\mu_{d\max}$, g , t_{di} and t_{df} for a given diel cycle. Diel cycles were defined as 11h-to-11h periods, as beginning largely after the end of the division of the previous day and finishing before that of the next day. A diel cycle thus corresponds to five measurements (this will be discussed in section 4.1). Equation 1 was integrated over each cycle and the parameter values that minimize the RMS distance between predicted and measured abundances were computed.

3.2 RESULTS

A detailed example

In order to show in detail how the method copes with the data, the diel cycle of *Prochlorococcus* at 0m on day 1 of the ETS was selected as an example. The results of the computations are given in Fig. 4. The relative RMS distance between predicted and measured cell numbers, σ , is less than 1% and the deviation in μ_{dmax} or g is rather small (2 and 4% of their respective value). The daily division rate corresponding to the results in Fig. 4 is $\mu = 0.65 \text{ d}^{-1}$ and does not significantly differ from the estimated mortality ($g = 0.66 \text{ d}^{-1}$), as expected from the periodicity in the measured abundance for the selected example. The reconstructed diel cycle is compared to the data in Fig. 4 (lower curve). As shown, the sampling missed the minimum abundance, estimated to occur at 16.5 h (1h after the beginning of the division) and the predicted minimum is about 20% lower than the measured one (at 11h). In contrast, the 23h measurement was close to the maximum abundance. If grazing had not proceeded during the division period (middle curve), the abundance would have increased (due to cell replication) by 92% (corresponding to $\mu = 0.65 \text{ d}^{-1}$). As the maximum relative variation in the data is 42% (between 11 and 23h), the «correction» achieved by the method is very significant. If no grazing had occurred from dawn (upper curve), the abundance would have been higher by about 30% at the beginning of the division and the maximum would have been 1.5 higher than observed.

General results

The method was applied to the data at each depth from days 1 to 6 (on day 7 our measurements stopped at 23h so that the last diel cycle is incomplete). For each algal group 42 diel cycles were analyzed, 24 above 40 m and 18 below. For the 0-40m layer the rates and the division times could be estimated in all cases. Below 40m, only 20% of the cycles were amenable to the modeling, as it was to be expected from the irregular variations at these depths (Fig. 3). On the whole, the agreement between the reconstructed cycles and the data was rather good. The σ values ranged between 0.2 and 14.8%, and averaged $5 (\pm 3) \%$ and a typical dispersion of 10% in the rates was obtained. The values for *Synechococcus* were a few percent higher than for the other groups, probably because their afternoon division was less well resolved by the sampling. For *Prochlorococcus* and *Synechococcus*, the estimated division and mortality rates were both in the range $0.2\text{-}0.9 \text{ d}^{-1}$ and in most cases the two rates were similar. In the case of the picoeukaryotes, the growth rates ranged between 0.2 and 0.7 d^{-1} , the mortality rates between 0.1 and 0.9 d^{-1} and, as for the other groups, the corresponding values of the two rates were similar in most cases. The main features of the results are presented in Figures 5 and 6. Figure 5 compares the evolution throughout the ETS of the estimated rates averaged over the 0-40m layer. For the three groups the rate variations reflect those reported in the abundance cycles (section 2.4, Fig. 3). For *Prochlorococcus* (Fig. 5, top panel), the growth rate increased during the first 4 days (by 35%) and grazing closely balanced division. Both the computed rates changed suddenly on day 5, with g twice higher than μ . As discussed farther (section 4.5), the

estimates for this day were probably biased due to an advective event and should be taken with caution. The rate values were closer again on day 6. The rates varied less with depth at the beginning of the ETS ($\pm 15\%$ around the mean until day 4) than on the last two days ($\pm 50\%$). The estimated division times averaged 15.9 h (± 0.8) and 23.5 h (± 0.6) over the 6 days, with t_{di} around 15.5h on days 1 to 3 (see the results for day 1 in Fig. 4) and around 16.5h on days 4 to 6. For the eukaryotes (Fig. 5), growth and mortality fluctuated in parallel during the 6 days. Although less regularly than for *Prochlorococcus*, their growth rate tended to increase during the first four days (by 60%) and the changes in both rates on day 5 are weaker. The vertical variability was also the highest on days 5-6. During the first four days their growth rates were significantly lower than those of *Prochlorococcus* (by up to a factor 2) and then became higher (by 30-50%). The picoeukaryotes divided slightly later than *Prochlorococcus* at the ETS. Their estimated times averaged 18.0 h (± 0.8) and 25.2 h (± 0.7) over the 6 days (without significant tendencies). The results for *Synechococcus* (Fig. 5) are very similar to those for *Prochlorococcus*, with average rates 10-15% higher. Their division rate also increased from day 1 to 4 (by 60%) and both g and μ were also probably misestimated on day 5 (these features are discussed in 4.5). The division times differed, however, as they averaged 11.3 h (± 0.6) h and 22.2 h (± 0.6) over the six days, without significant day to day variations.

The mean vertical profiles are presented in Figure 6. As shown, the mean growth rates did not vary greatly between 0 and 40m, except that the rate of *Prochlorococcus* was somewhat higher at 0m (the influence of vertical mixing will be discussed in section 4.4). The relatively high standard deviations (15 to 40% of the averages) reflect the significant variations of the rates throughout the ETS (Fig. 5). Below 40m the averages are based on very few values (1 to 3) and are thus less reliable but indicate a decrease with depth. On average, the rates were similar for *Prochlorococcus* and for *Synechococcus* and were higher than for the eukaryotes (by 20 to 45%). The estimated division timings are given in Table 1. *Prochlorococcus* began to divide around 15h at 40m and more than 1 h later at the surface and had finished around midnight at all depths. The division timing of the eukaryotes and of *Synechococcus* did not show significant variations with depth (no more than with time, as previously noted). The grazing rates (Fig. 6, right panel) were close to the growth rates at all depths and their variability was similar (the standard deviations have not been reported).

3.3 COMPARISON WITH OTHER ESTIMATES

Picophytoplankton dynamics have been studied on several occasions in the Pacific. The measurements of *Vaulot et al.* [1995] showed that *Prochlorococcus* division rates were maximal ($0.73\text{--}0.93\text{d}^{-1}$) at 30m, and averaged 0.58d^{-1} in the 0-150m layer (DNA analysis at $0^{\circ}\text{--}140^{\circ}\text{W}$). Liu et al. [1995] found that *Proc.* growth rates were 0.4-0.6 in near surface waters and decreased to 0.1-0.2 at the 1% light level with a mortality of 20 to more than 100% of growth, while for *Syn.*, μ was 1.06 to 0.17 and mortality was 43 to 87% of growth (selective inhibitor technique at station ALOHA). Landry et al. [1995 a] obtained average rates at the surface of $\mu = 0.24$ and $g = 0.70$ for *Proc.*, $\mu = 0.77$ and $g =$

0.60 for the eukaryotes, $\mu = 0.5$ and $g = 0.74$ for *Syn.*, and $\mu = 0.87$ and $g = 0.53$ for total chlorophyll (dilution and relative grazing techniques at 1°N-1°S, 140°W in normal upwelling conditions). Landry et al. [1995 b] found that picophytoplankton grew with $\mu = 0.83$ at 10-20m and 0.34 at the basis of the mixed layer and that g was lower than μ by 15% (chlorophyll dilution technique at 140°W, 2°N-2°S, in weak El Niño conditions, with NO_3 and chlorophyll levels similar to those at the ETS). Binder et al. [1996] obtained *Proc.* division rates of 0.28 to 0.52 at the surface, and 0.49 to 0.64 between 15 and 30m (DNA analysis, 0°-140°W). Verity et al. [1996] observed that growth and grazing were maximum at 15 m and decreased with depth, and that growth was lower in El Niño conditions, with $\mu = 0.4$ -0.6 in the mixed layer, than in normal conditions, with $\mu = 0.8$ -1.1 (chlorophyll dilution technique at 0°-140°W). *Vaulot and Marie* [1998] measured a maximum rate of 0.8 at 35m for *Prochlorococcus* (DNA analysis at 5°S-150°W, three weeks after the ETS). Due to both natural and methodological causes, growth and mortality exhibit therefore a significant variability, and the estimates of the present study are in the range of published values. During the ETS, several measurements were made that allow a closer comparison with our estimates. On day 7 a vertical profile of *Proc.* growth and mortality rates was obtained by DNA analysis [*Liu et al.*, 1997]. As shown in Fig. 6, the DNA rates are higher than our average for days 1 to 6, and closer to our estimates for days 3-4 (Fig. 5) at each depth except at the surface. The selective inhibitor technique was operated on days 2 and 4 (for *Proc.* and *Syn.*, at 20 and 30m) and the dilution technique on day 6 (for the three algal groups at 20m) by H.B. Liu [*FLUPAC*, 1995]. The depth-averaged results are reported in Fig. 5. The first technique gave lower growth rates than our method (by 10 to 25%) and indicated, as we did, that growth and mortality were in close balance for *Proc.*, whereas *Syn.* mortality was only 50% of growth. The growth rate given by the second technique for *Syn.* and for the eukaryotes are very close to ours while it is 50% lower for *Proc.*. It also indicated that *Proc.* mortality was higher than its growth at the end the ETS, whereas the mortality of *Syn.* and of the eukaryotes was only 50% of their growth. The low values of the g/μ ratio from both techniques for *Syn.* and the eukaryotes (but not for *Proc.*) are surprising because the daily mean abundances for all groups increased only slightly from day 1 to day 4 (5-15%) and were decreasing on days 5 and 6 so that mortality must have, at least, compensated growth. Except on this point, the few results from both incubation techniques support our results. It is worth noting that, in spite of some differences in the rate values, the increase in growth rates during the first days of the ETS is confirmed for *Proc.* and *Syn.* and that the decrease on day 5 is confirmed for the three groups. As regard the estimated division timing, the average hours for the ETS at 0 and 40 m are given in Table 1 together with the results of previous observations in the equatorial Pacific. Even for a given algal group, the observed timings exhibit a significant variability, mainly natural but part of it being also due to differences in the methods (as discussed in section 4.3). When compared to the range of the observations, the estimates of the present study appear reasonable.

4. DISCUSSION

4.1 DATA FREQUENCY

The cytometric measurements at the ETS were made at a relatively low frequency (4 per day) and were nevertheless used to resolve diel variations. The influence of the data frequency on the results has to be assessed. For that, a high-frequency cycle measured by *Vaulot and Marie* [1998] at 5°S-150°W was used to generate a set of sub-sampled cycles. Their data for *Prochlorococcus* on November 19th at 0m (their Fig. 2) was selected because a parallel DNA experiment was performed and provides an independent estimate of μ . The method was applied to the various cycles and the results are presented in Table 2. With the initial 1/h-cycle (case 1), μ was estimated to be 0.7 d⁻¹, a value rather close to the 0.62 d⁻¹ given by the DNA analysis (Fig. 8a in *Vaulot and Marie*). The grazing rate (not considered in *Vaulot and Marie*) was estimated to be 0.55, and this result is coherent with the higher level of abundance at the end of the 24h period compared to that at the beginning (see their Fig.2). The estimate of 16 and 27.9h for t_{di} and t_{gr} is consistent with the indication by the authors that the division generally began in late afternoon and ended around 2h on next morning (timing estimates are specifically discussed in 4.3). For a data sub-sampling of 1/3, three 1/3h-cycles were obtained (beginning at 11 ± 1 h) and six cycles for a sub-sampling period of 6h (from 11 ± 3 h). As shown in Table 2 (case 2 and 3), the estimated rates compare very well on average with those for the high frequency data with typical differences of ±10% between cycles. The division timings for the 3 cases are consistent, with typical differences of ±0.5h in t_{di} and t_{gr} . The fourth case in Table 2 was that of a "FLUPAC"-cycle (sub-sampling at 11, 19, 23, 3 and 11h) and the same remarks can be made. It is also worth noting that the RMS dispersion remains in a range of 5-8 % for the 3 data frequencies. Sub-sampled cycles at 1/2h and 1/4h were also considered and led to similar results (not shown). For sub-sampled cycles at 1/8h (8 cycles of 4 data points) the averaged results ($\mu = 0.71$, $g = 0.59$, $t_{di} = 16.5$, $t_{gr} = 27.8$) compared well with those for the other cases but the standard deviations increased to 25% in the rates and to 1h in the times (not reported in Tab. 2). Frequencies lower than 4 per cycle are unable to support the estimate of the four parameters and were not considered. These results indicate that the abundance sampling at the ETS was frequent enough to support the growth and grazing rate estimates (and that a lower-frequency sampling would have not been sufficient). The differences in the rates and timing from one cycle to another occurred very likely in response to some noise in the data, probably due to small-scale patchiness in the cell distributions. Part of the dispersion around the averages reported in Fig. 5 would also be due to such an effect.

4.2 GRAZING VARIATIONS ALONG A DIEL CYCLE

Protists would be the main consumers of picoplankton [e.g. *Hansen et al.*, 1994] and this was confirmed on a few occasions in the equatorial Pacific [Vørs, 1995; Verity *et al.*, 1996]. The statistics of *Peters* [1994] predict that protists would graze more in presence of more abundant and/or smaller preys. When an algal population divides at 100%, the prey abundance doubles and the prey volume

halves (roughly). The predicted response is a 70% increase in the ingestion rate. The time scales of the grazer responses to changing prey size and density, however, probably differ (e.g. *Strom and Loukos* [1998]). Turbulence development, as may be due to nocturnal convection, would increase the contact rates between protozoa and their preys [*Hill et al.*, 1992] with variable (species dependent) impacts on the ingestion rates [e.g. *Shimeta et al.*, 1995; *Peters and Gross*, 1994]. This is still an open field for research [*Browman et al.*, 1996]. Nanoplankton grazers also obey specific dynamics. *Sherr et al.* [1992] observed a preferential grazing on dividing bacteria whereas feeding rates were considerably lower at night in the experiments of *Christoffersen* [1994]. *In situ* observations also show varying features. *Liu et al.* [1997] found that, in three of their four studies in the Pacific, *Prochlorococcus* mortality was higher (by 50 to 100%) during the division. On day 7 of the ETS, however, it halved during the division period. *Claustre et al.* [1998] estimated that grazing might be twice higher during the night (OLIPAC time-series). *Vaulot and Marie* [1998], and *Blanchot et al.* [1997] observed that the algal abundance decreased faster after sunrise. In the present study, as only 5 measurements per day were available, no attempt was made to resolve grazing variations along a diel cycle. As the constant-grazing assumption has every chance to be violated, its impact on the estimated parameters must be assessed. For this, grazing-variation scenarii were simulated and the method was applied to the generated data. Based on the above review of grazing variations, three cases have been selected (Tab. 3). The first case is consistent with the findings of *Liu et al.* [1997] at the ETS (and of *Christoffersen* [1994]): the grazing is lower during the division period and we chose the extreme case of an abrupt variation of a factor 2 ($g_{div} = 0.5 g_{ndiv}$). The second case is consistent with the findings of *Liu et al.* [1997] at three other Pacific sites and of *Claustre et al.* [1998]: the grazing is higher during the division period and here also the rate jumps by a factor 2 at $t = t_{di}$ and $t = t_{dr}$ ($g_{div} = 2 g_{ndiv}$). The third case resembles case 2 excepted that the rate $g(t)$ varies continuously with the cell number, N , and the mean cell volume, V , according to *Peters* [1994]. V is assumed to vary linearly with time and, F being the fraction of dividing cells at the end of the day, V increases by a factor $1+F$ during the photoperiod and decreases by the same factor as the cell divide. With a selected value of 0.69 d^{-1} for μ , $F = 1$ so that g is slowly decreasing during the photoperiod, then increases by a factor 1.7 from $t = t_{di}$ to $t = t_{dr}$ and then smoothly returns toward its minimum. In order to make comparisons easier, the three cases have the same division rate, the same 24h-average for g and the same division timing (18-24h). To enhance the expected effects, a relatively high value is given to μ (0.69 d^{-1}) and grazing is balancing growth over the diel cycle. The retrieved parameters are compared to the inputs in Table 3. As shown, μ differs from its initial value and g differs from the 24h-average of the initial rate by 20% at the most and both rates undergo parallel under- or over- estimations. The departures are the higher in cases 1 and 2 where the initial grazing varies abruptly at the ends of the division period. For the probably more realistic case of a continuous time variation of g , the impact on the estimated rates are insignificant (case 3). It is worthnoting that in all cases the estimated timing does not differ from the initial one by more than 0.5h in t_{di} and t_{dr} . The simulations were repeated for various values of the control parameters and the results were similar to those presented in Table 3 (not shown). At the end of this section it is thus possible to consider that the probable *in situ* variations of the grazing along a

diel cycle do not prevent the method from providing reliable estimates of the division rate and timing, and of the mean-diel grazing rate. It is very likely that the high-frequency measurements recently performed in the equatorial Pacific (by *Vaulot and Marie* [1998] and during the EBENE cruise in Nov. 96, at 3°S-180°), could provide some information about grazing diel variations. A fruitful approach would be to assimilate the cytometric counts in a predator-prey model.

4.3 DIVISION TIMING

Although the estimated timings at the ETS appeared reasonable when compared to the observations in the equatorial Pacific (Tab. 1), it is worth assessing the uncertainties and limitations in the estimates. The sensitivity of the present-study method was examined as follows. For a given diel cycle, once the rates and times estimated, t_{di} and t_{gr} were changed from their estimated values and the least square procedure re-applied for the estimate of μ and g only. For independent changes of $\pm 0.5h$ in t_{di} and t_{gr} , μ increased from its initial value by a few % and the retrieved rates differed by less than 10% from their initial estimates. For $\pm 1h$ variations the response increased to 20-30% in the rates with up to 10%, whereas the response became insignificant when t_{di} and t_{gr} were changed by less than $\pm 0.5h$. As the measurement accuracy is of a few percent, the sensitivity of the method cannot be better than, approximately, half an hour in the division times and 10% in the rates. When the impacts of the data frequency were examined (section 4.1), it was shown that typical 'errors' in the division hours were also of $\pm 0.5h$. When the impacts of grazing variations were examined (section 4.2), it was also shown that an error of $\pm 0.5h$ could occur. Otherwise, t_{di} and t_{gr} were defined according to a selected mathematical representation (Eq. 2). Predicted cell numbers do not vary by more than 5% during the first and last hours of the division period (Fig. 4), and such a variation is of the same order as the counting accuracy. Our estimates for t_{di} and t_{gr} would therefore be validated with still an uncertainty of about 1h, even by using continuous measurements. In the case of DNA cycle experiments, the estimate of t_{di} and t_{gr} relies on the proper observation of the peaks in the successive phases [*Carpenter and Chang*, 1988]. Setting aside the specific uncertainty in their estimates [*Vaulot*, 1992; *Liu et al.*, 1997], these times are not expected to match exactly the period during which the number of cells is increasing and 1h-differences between the methods are likely. Finally, the measurement times themselves are not perfectly reliable. There is a gap of 1h or more between the underwater sampling time and the moment when a sub-sample enters the cytometer on board or is preserved for delayed analysis. Division and grazing processes are likely to go on during this variable gap and their rates are likely perturbed by the handling. As a consequence, neither the sampling time nor the cytometer (or preservation) time are perfectly adequate and here also differences of 1h or more between division-timing estimates can occur. Taking into account all these uncertainties and taking also into account a significant natural variability, our estimated timings should be therefore considered as consistent with the observations effected in the equatorial Pacific (Table 1).

4.4 VERTICAL MIXING

Our estimates relied on the assumption that mortality (grazing) and cell division were the sole causes of the abundance variations at the ETS. Convective mixing was neglected, although the abundance measured at night near the surface must have been under its influence. If the division rates were actually greater at 30m than at 0m, as it is the case with the DNA results of *Liu et al.* [1997] on day 7 of the ETS (see Fig. 6) and as previously observed in the Pacific [e.g. *Vaulot et al.*, 1995; *Binder et al.*, 1996], the nocturnal mixing would decrease the cell numbers at 30m and increase them at 0m. As a consequence, our 0m and 30m rates would be overestimated and underestimated, respectively. This impact would vary from day to day with the variable strength of diurnal stratification and nocturnal convection (see section 2.3) and cannot be further quantified (part of the dispersion around the 0–40m averages reported in Fig. 5 is likely due to this variable impact). DNA rates are also probably influenced by nocturnal mixing. However, as far as they rely on a larger number of daytime samples, they may be less sensitive. We therefore consider the gradient in our results near the surface (Fig. 6) with caution.

4.5 RATE VARIATIONS DURING THE TIME-SERIES

As previously reported (sections 2.2 and 2.3), all the measured parameters changed after day 4 with the arrival of a different water mass. The drop in the estimated growth rates on day 5 is thus very likely an artefact due to the transition toward lower levels of cell abundance (in parallel, mortality is overestimated). In contrast, horizontal advection is believed to have been negligible at the beginning of the ETS. The day-to-day increase in the amplitude of the abundance diel variations (Fig. 3) and, consequently, the increase in the computed growth rates (Fig. 5) should thus correspond to actual increases in the number of cells dividing daily. From day 1 to 4, as nebulosity decreased, the incoming daily PAR increased by 25% and the diurnal stratification strengthened (Fig. 2). As no significant day-to-day variations occurred with the *in situ* ^{14}C -production (A. LeBouteiller, pers. com.), the increase in the growth rates may therefore have been a response to a stabilization of the cells in the light field. That this increase was generally not paralleled by an increase in the daily minimum abundance supports our result that mortality (grazing) was responding to growth variations at the day scale for the three algal groups (the μ/g ratios remained close to 1).

4.6 PRIMARY PRODUCTION ESTIMATES

As the cells must have doubled their carbon content (C_c) during daytime in order to divide, primary production (P) can be estimated according to [e.g. *Vaulot et al.*, 1995] :

$$P = C_c N [\exp(\mu) - 1] \quad (\text{Eq. 3})$$

According to Navarette [1998], the mean size of *Prochlorococcus* in the relatively rich surface waters of the ETS was of about 0.7 nm (0.6-0.8 for Chisholm *et al.* [1988]; 0.54-0.67 for Morel *et al.* [1993]) and the picoeukaryotes around 2 nm [2.3 for Campbell *et al.* [1994]; 1-2 for Chavez *et al.* [1990] and DuRand and Olson [1996]). According to Verity *et al.* [1992], the corresponding carbon contents would have been 84 and 1490 fg.cell⁻¹. For *Prochlorococcus*, our conversion factor is significantly higher (by 60%) than the 53 fg.cell⁻¹ value used by Campbell *et al.* [1994] in more oligotrophic conditions. For *Synechococcus* the 250 fg.cell⁻¹ value of Verity *et al.* [1992] was used. Accordingly, the average carbon biomass at the ETS would have been of 0.95, 0.16 and 0.74 g.m⁻² for *Prochlorococcus*, *Synechococcus* and the picoeukaryotes, respectively (52, 8 and 40 % of the picophytoplankton biomass, respectively). As the production predicted with Eq. 3 does not take into account the additional carbon that must have been fixed by photosynthesis to compensate DOC release and CO₂ expiration, it tends toward a net production. With $N = N_{\text{tdi}}$ in Eq.3, the losses due to grazing from dawn to the beginning of the division are accounted for (Fig. 4), so that P approximates the daytime net community production. With $N = N_{\text{dawn}}$ in Eq. 3, grazing is corrected for (Fig. 4), and multiplying the resulting P by (1+R), where R is the metabolic loss fraction, will approximate gross production. Nocturnal losses amounted to 20% of the 24h ¹⁴C-production at the ETS (A. LeBouteiller, pers. comm.). Assuming that this value held true for the daytime (but see Bender *et al.* [1992]), R was 40% for the 24h period. Net and gross productions were computed for each algal groups and for the whole picophytoplankton, as the sum of the three contributions. The mean integral values at the ETS are given in Table 4. At the end of daytime, *Prochlorococcus*, the picoeukaryotes and *Synechococcus* would have retained 0.43, 0.25 and 0.08 gC.m⁻², respectively, that is to say 57, 33 and 10% of the picophytoplankton total. The 0.43 gC.m⁻².d⁻¹ value we computed for *Prochlorococcus* is higher than the value of 0.183 gC estimated in a similar way by Liu *et al.* [1997]. The difference is partly due to the carbon content of 84 fg we adopted for these cells whereas they adopted the 53 fg of Campbell *et al.* [1994]. The remaining difference is likely due to the low abundance values they found on day 7 (their Fig. 2) and this might be explained by their sample preservation procedure. Vaultot *et al.* [1995] estimated this production between 0.174 and 0.498, at 0°-140°W in contrasted El Niño conditions (also using a conversion factor of 53 fg). As far as we know, no equivalent estimates have been published for the other picoplankton groups. The gross to net production ratio, as computed here, was of 1.75, which agrees with the 1.55 value used by Liu *et al.* [1997] (following Bender *et al.* [1992]) but is lower than the 1/0.4 (=2.5) value used by Vaultot *et al.* [1995] (following Bender *et al.* [1994]). The picophytoplankton ¹⁴C assimilation was estimated by subtracting 20% to the average of 17 *in situ* incubations (data provided by Y. Dandonneau and A. LeBouteiller), in order to correct for the contribution of the >3µm size fraction (A. LeBouteiller, pers. comm.). The resulting value (1.1 gC.m⁻².d⁻¹) falls between net and gross productions (Tab. 4), as they were estimated here, and as it should more generally be expected from this incubation technique [e.g. Langdon *et al.* ,1995]. It is lower than our gross production by 22% , which is not an unreasonable value (e.g. 17-32% in Kiddon *et al.* [1995]). Due to the numerous uncertainties in the various estimates and corrections that led to the results, this comparison does not warrant further discussion and we must be satisfied with the

consistency between the estimates and the measurements of the picophytoplankton production at the ETS.

5. SUMMARY AND CONCLUDING REMARKS

During a time-series in the equatorial Pacific at 150°W flow cytometry measurements were carried out four times per day at discrete depths. The sampling frequency was sufficient to resolve the diel variations in the cell abundance of the three major components of the picophytoplankton over six days. Each day, the abundances exhibited a well marked periodicity near the surface whereas the signal was generally unclear below the mixed layer. The diel periodicity was attributed to highly synchronized cell division and to cell mortality (by grazing). In the equatorial ocean such a synchrony has been proved, through proper analysis of the cell cycle, only in the case of *Prochlorococcus*. For the two other groups, such a synchrony was only a (very) reasonable interpretation, which remains to be ascertained. For the three groups, mortality (by grazing) was also an assumption, as grazing was not studied *per se* during the ETS. Cell division and mortality were then simply modeled, in order to estimate their rates from the observed abundance variations. Measured abundances were reproduced with an accuracy of a few per cent, which was consistent with the typical accuracy of cytometric measurements. Division and mortality rates and division times were typically estimated within $\pm 10\%$ and 1h, respectively, and such an accuracy was consistent with the uncertainties due to the measurement protocol, and with other method accuracies. The estimated rates were in good agreement with previously published results based on the various techniques, including during the ETS. Our method, however, as it did not explicitly take vertical mixing into account, probably failed in assessing the vertical profile of growth and grazing rates near the surface. The mean rates in the mixed layer significantly increased during 4 days for the three algal groups and this increase was attributed to a variation in the light forcing. Such variations indicate that extrapolating the results of short-term observations at larger time-scales might be dangerous. Our results otherwise confirmed that growth and grazing are in close balance at the day scale in the equatorial Pacific. Using the model, both net and gross productions could be predicted for each algal group and the results were consistent with ^{14}C -assimilation measurements during the ETS. At the date, and due to the large uncertainties at various stages in the prediction, this is only an encouraging result. As soon as the cell carbon content will be reliably estimated from *in situ* observations, as it might be thanks to a cell-size calibration of light scattering measurements, flow cytometry will be instrumental in assessing primary production in those oceanic regimes, like the equatorial Pacific, where synchronized cell division is the rule.

ACKNOWLEDGMENTS

The FLUPAC cruise was a French contribution to EqPac-JGOFS. Supports came from the IFREMER, INSU and ORSTOM institutes. We thank the Captain and crew of R.V. l'Atalante for their precious assistance during the cruise and the technicians from ORSTOM Nouméa that ensured the high quality of the measurements. This study was supported by the JGOFS-France Modeling Program. D. Vaultot kindly allowed us to use the OLIPAC data which led to the results in Tab. 2, and the help of P. Polidori in programming was a pleasure. The useful advises of two anonymous referees and of Y. Dandonneau are duly acknowledged.

REFERENCES

- Antoine, D., J.-M. André, and A. Morel, Oceanic primary production, 2, Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll, *Global Biogeochem. Cycles*, 10, 57-69, 1996.
- Bender, M., H. Ducklow, J. Kiddon, J. Marra, and J. Martin, The carbon balance during the 1989 spring bloom in the North Atlantic Ocean, 47°N, 20°W, *Deep Sea Res., Part I*, 39, 1707-1725, 1992.
- Bender, M., J. Orchado, M.-L. Dickson, and M.E. Carr, Net and gross O₂ production on the equator, 140°W, during EqPac., *Eos Trans. AGU*, 75, 29, 1994.
- Binder, B.J., S.W. Chisholm, R.J. Olson, S.L. Frankel, and A.Z. Worden, Dynamics of picophytoplankton, ultraphytoplankton, and bacteria in the central equatorial Pacific, *Deep Sea Res., Part II*, 43, 907-931, 1996.
- Blanchot, J., and M. Rodier, Picophytoplankton abundance and biomass in the western tropical Pacific Ocean during the 1992 El Niño year: Results from flow cytometry, *Deep Sea Res., Part I*, 43, 877-895, 1996.
- Blanchot, J., J.-M. André, C. Navarette, and J. Neveux, Picophytoplankton dynamics in the equatorial Pacific: Diel cycling from flow-cytometer observations, *C. R. Acad. Sci., Ser. III*, 320, 925-931, 1997.
- Browman, H.I., et al., Predator-prey interactions in the sea: Commentaries on the role of turbulence, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 139, 301-312, 1996.
- Campbell, L., H.A. Nolla, and D. Vaultot, The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific Ocean, *Limnol. Oceanogr.*, 39, 954-961, 1994.
- Carpenter, E.J., and J. Chang, Species-specific phytoplankton growth rates via diel DNA synthesis cycles, I, Concept of the method, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 32, 139-148, 1988.
- Chavez, F.P., K.R. Buck, and R.T. Barber, Phytoplankton taxa in relation to primary production in the equatorial Pacific, *Deep Sea Res., Part I*, 37, 1733-1752, 1990.
- Chisholm, S.W., R.J. Olson, E.R. Zettler, R. Goericke, J. Waterbury, and N. Welschmeyer, A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone, *Nature*, 334, 340-343, 1988.
- Christoffersen, K., Variations of feeding activities of heterotrophic nanoflagellates on picoplankton, *Mar. Microb. Food Webs*, 8, 111-123, 1994.
- Claustre, H., A. Morel, M. Babin, C. Cailliau, D. Marie, J.-C. Marty, D. Tailliez, and D. Vaultot, Variability in particle attenuation and chlorophyll fluorescence in the tropical Pacific: Scales, patterns, and biogeochemical implications, *J. Geophys. Res.*, this issue.
- Cullen, J.J., M.R. Lewis, C.O. Davis, and R.T. Barber, Photosynthetic characteristics and estimated growth rates indicate grazing is the proximate control of primary production in the equatorial Pacific, *J. Geophys. Res.*, 97, 639-654, 1992.

- Eldin, G., M. Rodier, and M.-H. Radenac, Physical and nutrient variability in the upper equatorial Pacific associated with westerly wind forcing and wave activity, *Deep Sea Res., Part II*, 44, 1783-1800, 1997.
- Gardner, W.D., I.D. Walsh, and M.J. Richardson, Biophysical forcing of particle production and distribution during a spring bloom in the North Atlantic, *Deep Sea Res., Part II*, 40, 171-195, 1993.
- Hansen, B., P.K. Bjørnsen, and P.J. Hansen, The size ratio between planktonic predators and their prey, *Limnol. Oceanogr.*, 39, 395-403, 1994.
- Hill, P.S., A.R.M. Nowell, and P.A. Jumars, Encounter rate by turbulent shear particles similar in diameter to the Kolmogorov scale, *J. Mar. Res.*, 50, 643-666, 1992.
- Kiddon, J., M.L. Bender, and J. Marra, Production and respiration in the 1989 North Atlantic spring bloom: An analysis of irradiance-dependent changes, *Deep Sea Res., Part I*, 42, 553-576, 1995.
- Landry, M.R., J.D. Kirshtein and J. Constantinou, A refined dilution technique for measuring the community grazing impact of microzooplankton, with experimental tests in the central equatorial Pacific, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 120, 53-63, 1995a.
- Landry, M.R., J. Constantinou and J. Kirshtein, Microzooplankton grazing in the central equatorial Pacific during February and August, 1992, *Deep Sea Res., Part II*, 42, 657-672, 1995b.
- Landry, M.R., J.D. Kirshtein, and J. Constantinou, Abundances and distributions of picoplankton populations in the central equatorial Pacific from 12°N to 12°S, 140°W, *Deep Sea Res., Part II*, 43, 871-890, 1996.
- Landry, M.R., et al., Iron and grazing constraints on primary production in the central equatorial Pacific: An EqPac synthesis, *Limnol. Oceanogr.*, 42, 405-418, 1997.
- Langdon, C., J. Marra, and C. Knudson, Measurements of net and gross O₂ production, dark O₂ respiration, and ¹⁴C assimilation at the marine light mixed layers site (59°N, 21°W) in the northeast Atlantic Ocean, *J. Geophys. Res.*, 100, 6645-6653, 1995.
- Le Borgne, R., and H. Gesbert (Eds.), *FLUPAC, Campagne Océanographique, N.O. l'Atalante, 23 Sept. - 29 Oct. 1994: Recueil des Données*, 303 pp., Inst. Fr. de Rech. Sci. pour le Dev. en Coop., Nouméa, Nouvelle Calédonie, 1995.
- Lévy, M., L. Mémary, and G. Madec, The onset of a bloom after deep winter convection in the north western Mediterranean Sea: Mesoscale process study with a primitive equation model, *J. Mar. Syst.*, 16, 7-21, 1998.
- Lien, R.C., D.R. Caldwell, M.C. Gregg, and J.N. Moum, Turbulence variability at the equator in the central Pacific at the beginning of the 1991-93 El Niño, *J. Geophys. Res.*, 100, 6881-6898, 1995.
- Liu, H., L. Campbell, and M.R. Landry, Growth and mortality rates of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* measured with a selective inhibitor technique, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116, 277-287, 1995.
- Liu, H., H.A. Nolla, and L. Campbell, *Prochlorococcus* growth rate and contribution to primary production in the equatorial and subtropical North Pacific Ocean, *Aquat. Microb. Ecol.*, 12, 39-47, 1997.
- Longhurst, A., S. Sathyendranath, T. Platt, and C. Carverhill, An estimate of global production in the ocean from satellite radiometer data, *J. Plankton Res.*, 17, 1245-1271, 1995.
- Maestrini, S.Y., A. Sournia, and A. Herbrand, Measuring phytoplankton production in 1992 and the coming years, a dilemma ?, *ICES mar. Sci. Symp.*, 197, 244-259, 1993.
- McDuff, R.E., and S.W. Chisholm, The calculation of in situ growth rates of phytoplankton populations from fractions of cells undergoing mitosis: A clarification, *Limnol. Oceanogr.*, 27, 783-788, 1982.
- Morel, A., Y.-H. Ahn, F. Partensky, D. Vaultot and H. Claustre, *Prochlorococcus* and *Synechococcus*: A comparative study of their optical properties in relation to their size and pigmentation, *J. Mar. Res.*, 51, 617-649, 1993.
- Navarette, C., Dynamique du phytoplancton en océan équatorial: Mesures cytométriques et mesures isotopiques durant la campagne FLUPAC, en octobre 1994 dans la partie ouest du Pacifique, thèse de doctorat, 286 pp., Univ. Paris VI, Paris, 1998.

- Neveux, J., and F. Lantoine, Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique, *Deep Sea Res., Part I*, 40, 1747-1765, 1993.
- Oudot, C., and Y. Montel, A high sensitivity method for the determination of nanomolar concentrations of nitrate and nitrite in seawater with a Technicon AutoAnalyser II, *Mar. Chem.*, 24, 239-252, 1988.
- Partensky, F., J. Blanchot, F. Lantoine, J. Neveux, and D. Marie, Vertical structure of picophytoplankton at different trophic sites of the tropical northeastern Atlantic Ocean, *Deep Sea Res., Part I*, 43, 1191-1213, 1996.
- Peters, F., Prediction of planktonic protistan grazing rates. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 195-206, 1994.
- Peters, F., and T. Gross, Increased grazing rates of microplankton in response to small-scale turbulence, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 115, 299-307, 1994.
- Peters, H., M.C. Gregg, and T.B. Sanford, The diurnal cycle of the upper equatorial ocean: Turbulence, fine-scale shear, and mean shear, *J. Geophys. Res.*, 99, 7707-7723, 1994.
- Sarmiento, J.L., R.D. Slater, M.J.R. Fasham, H.W. Ducklow, J.R. Toggweiler, and G.T. Evans, A seasonal three-dimensional ecosystem model of nitrogen cycling in the North Atlantic euphotic zone, *Global Biogeochem. Cycles*, 7, 417-450, 1993.
- Sherr, B.F., E.B. Sherr, and J. McDaniel, Effect of protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages, *Appl. Environ. Microbiol.*, 58, 2381-2385, 1992.
- Shimeta, J., P.A. Jumars, and E.J. Lessard, Influences of turbulence on suspension feeding by planktonic protozoa: Experiments in laminar shear fields, *Limnol. Oceanogr.*, 40, 845-859, 1995.
- Stoens, A., et al., The coupled physical-new production system in the equatorial Pacific during the 1992-1995 El Niño, *J. Geophys. Res.*, this issue.
- Stramska, M., and T.D. Dickey, Variability of bio-optical properties of the upper ocean associated with diel cycles in phytoplankton population, *J. Geophys. Res.*, 97, 17,873-17,887, 1992.
- Strom, S.L., and H. Loukos, Selective feeding by protozoa: Model and experimental behaviors and their consequences for population stability, *J. Plankton Res.*, 20, 831-846, 1998.
- Suttle, C.A., The significance of viruses to mortality in aquatic microbial communities, *Microb. Ecol.*, 28, 237-244, 1994.
- Vaulot, D., CYTOPC: Processing software for flow cytometric data, *Signal Noise*, 2, 8, 1989.
- Vaulot, D., Estimate of phytoplankton division rates by the mitotic index method: The $f_{\max}$ approach revisited, *Limnol. Oceanogr.*, 37, 644-649, 1992.
- Vaulot, D., and D. Marie, Diel variability of photosynthetic picoplankton in the equatorial Pacific, *J. Geophys. Res.*, this issue.
- Vaulot, D., D. Marie, R.J. Olson and S.W. Chisholm, Growth of *Prochlorococcus*, a photosynthetic prokaryote, in the equatorial Pacific Ocean, *Science*, 268, 1480-1482, 1995.
- Verity, P.G., C.Y. Robertson, C.R. Tronzo, M.G. Andrews, J.R. Nelson, and M.E. Sieracki, Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 37, 1434-1446, 1992.
- Verity, P.G., D.K. Stoecker, M.E. Sieracki, and J.R. Nelson, Microzooplankton grazing of primary production at 140°W in the equatorial Pacific, *Deep Sea Res., Part II*, 43, 1227-1255, 1996.
- Vørs, N., K.R. Buck, F.P. Chavez, J.B. Østergaard, and H.A. Thomsen, Nanoplankton of the equatorial Pacific with emphasis on the heterotrophic protists, *Deep Sea Res., Part II*, 42, 585-602, 1995.

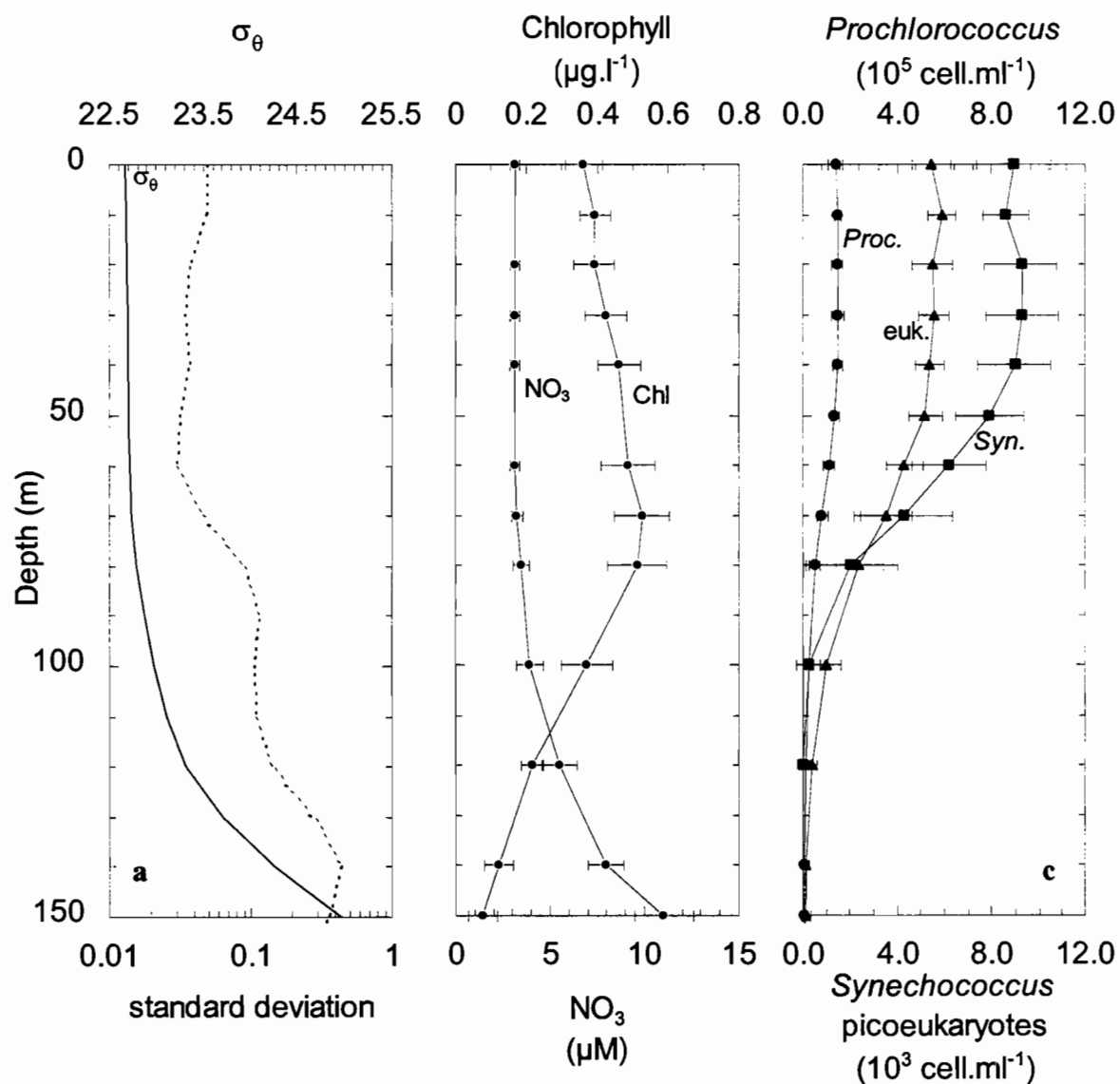


Figure 1. Mean vertical profiles for the 7 days of the equatorial times series (ETS): (a) water density, (b) nitrates and chlorophyll concentrations, and (c) cell abundance (solid circles, *Prochlorococcus*, $10^5 \text{ cells mL}^{-1}$; solid triangles, picoeukaryotes, $10^3 \text{ cells mL}^{-1}$; and solid squares, *Synechococcus*, $10^3 \text{ cells mL}^{-1}$). The bars are at plus or minus the standard deviation around the average.

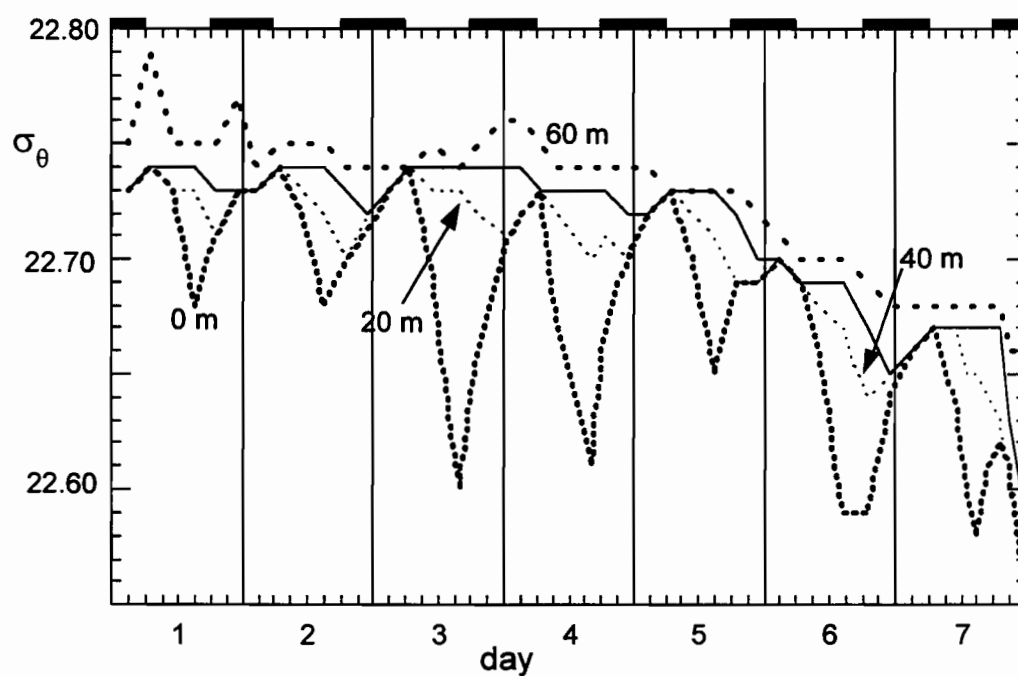


Figure 2. Evolution of the water density at selected depths (0, 20, 40 and 60 m) during the 7 days of the ETS (conductivity-temperature-depth) profiles at 0300, 0700, 1100, 1500, 1900, 2300 LT. The shaded areas mark the night periods (from 1800 to 0600 LT).

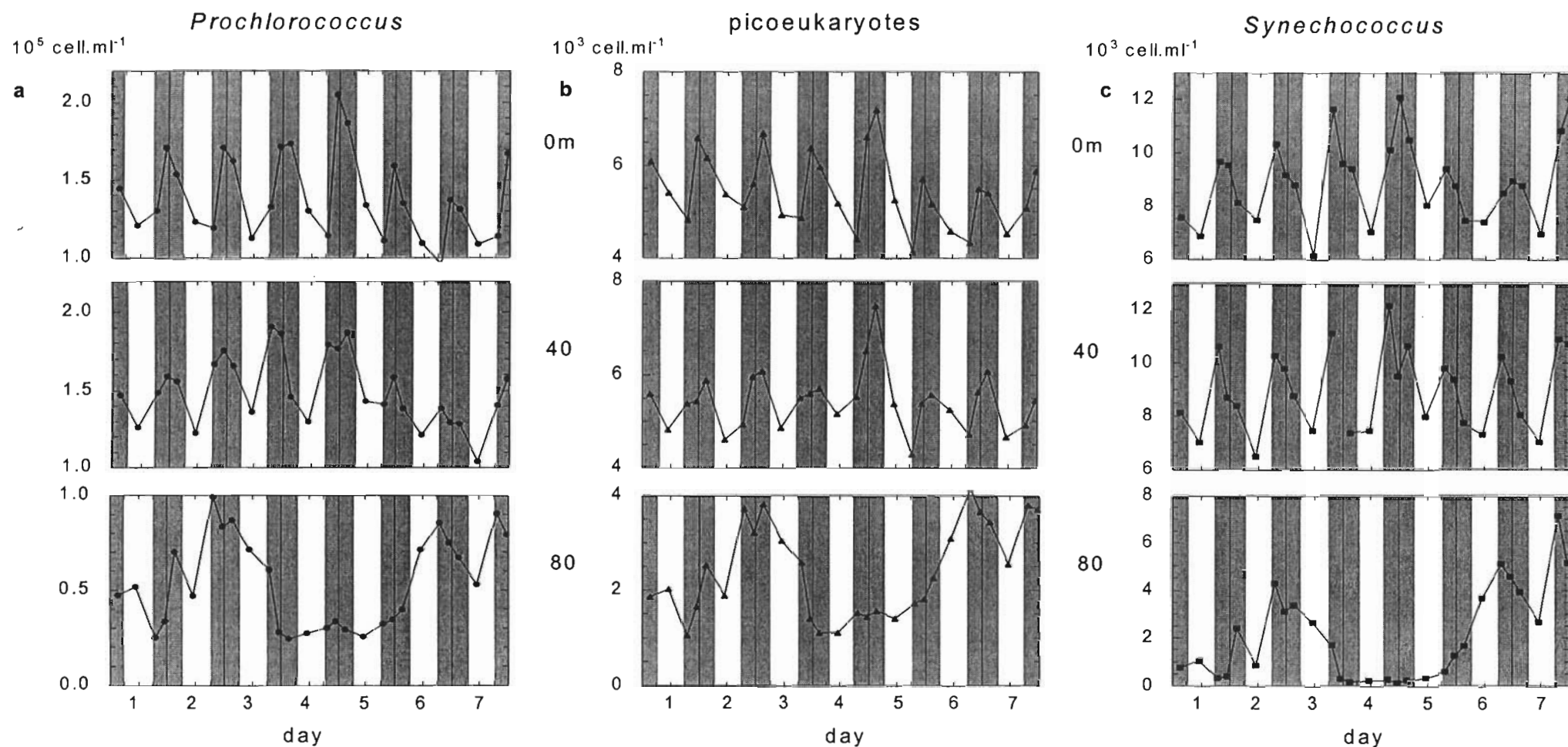


Figure 3. Diel variations in the cell abundance of *Prochlorococcus* ((a) $10^5 \text{ cells mL}^{-1}$) of the picoeukaryotes ((b) $10^3 \text{ cells mL}^{-1}$), and of *Synechococcus* ((c) $10^3 \text{ cells mL}^{-1}$) at selected depths (0, 40, and 80 m) during the 7 days of the ETS (cytometric measurements at 0300, 1100, 1900, and 2300 LT). The shaded areas mark the night periods (from 1800 to 0600 LT).

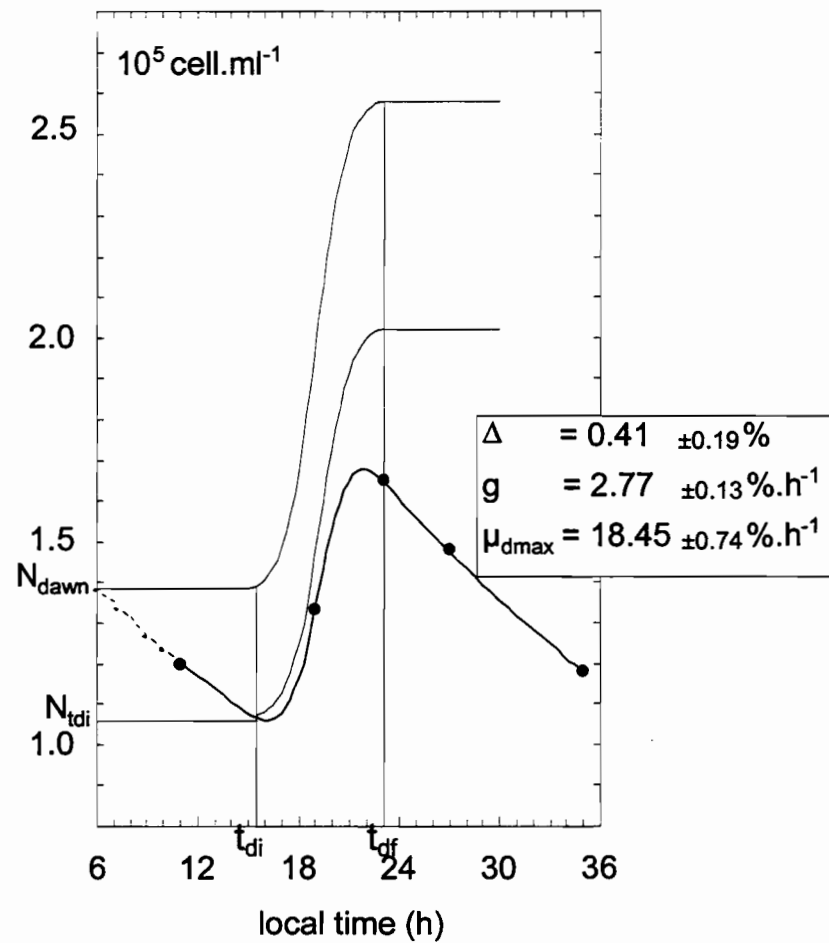


Figure 4. *Prochlorococcus* abundance during diel cycle 1 of the ETS at 0 m. The points are measurements, the lower curve is the reconstructed cycle, the upper curves are predicted variations in the absence of grazing (middle) during the division period and (upper) from dawn.

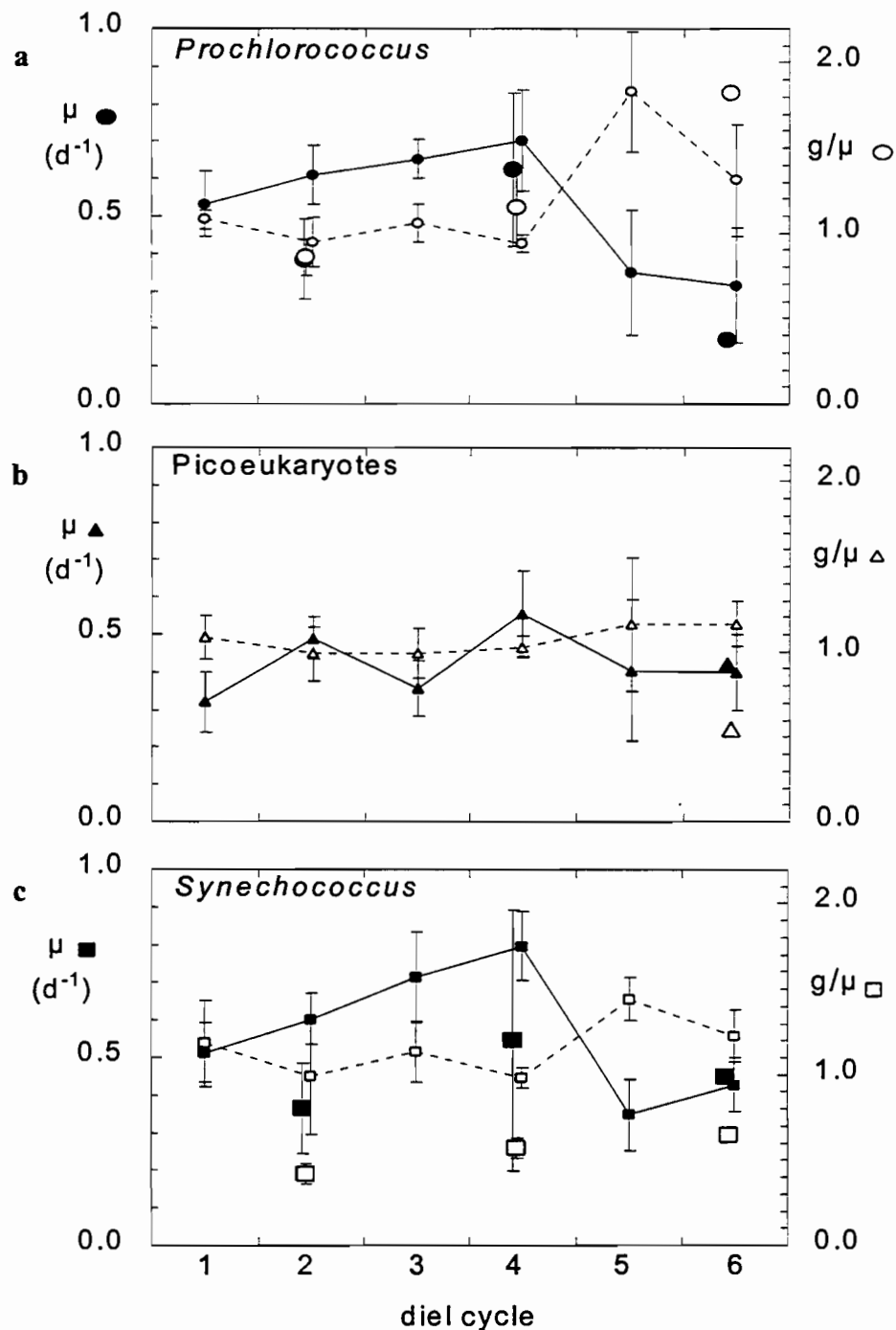


Figure 5. Depth averages (0–40 m) for the growth rate (solid symbols, left ordinate, d⁻¹) and for the mortality to growth rate ratio (open symbols, right ordinate, no units) during the ETS for (a) *Prochlorococcus*, (b) the picoeukaryotes, and (c) *Synechococcus*. The small symbols are the present study estimates. The larger symbols are the selective inhibitor technique (days 2 and 4) and relative grazing technique (day 6) results of H. Liu [Le Borgne and Gesbert, 1995] (see text). The bars are at plus or minus the standard deviation around the average.

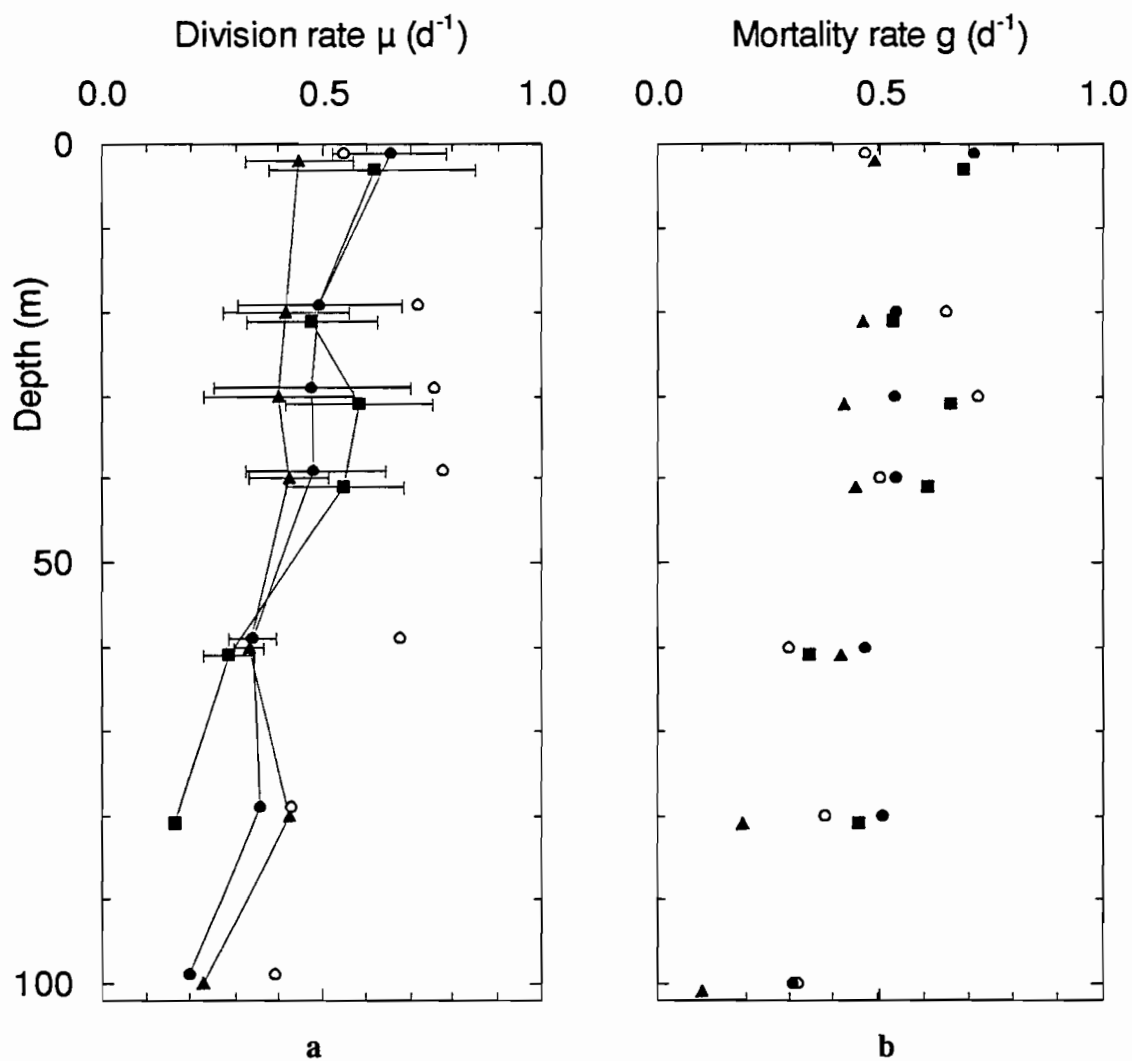


Figure 6. Vertical profiles of (a) the growth rate and (b) the grazing rate at the ETS. Solid symbols are the averages of the present study estimates for days 1-6 (solid circles, *Prochlorococcus*, solid triangles, picoeukaryotes, and solid squares, *Synechococcus*; the bars are at plus or minus the standard deviation). The open circles are from Liu et al. [1997] (from DNA analysis for *Prochlorococcus* on day 7).

Table 1. Division Timing As a Function of Depth for the Three Algal Groups.

	<i>Prochlorococcus</i>		<i>Picoeukaryotes</i>		<i>Synechococcus</i>	
	Observed Ranges (1-7)	Averaged Estimates	Observed Ranges (3,4,6, and 7)	Averaged Estimates	Observed Ranges (3,4, and 7)	Averaged Estimates
0, m						
t_{di}	16-18	16.4 ± 0.8	19-22	18.3 ± 0.7	12-14	11.5 ± 0.5
t_{df}	24-27	23.7 ± 0.8	25-30	25.1 ± 0.9	19-24	22.7 ± 0.9
≥ 40 , m						
t_{di}	16	15.2 ± 0.3	19-22	17.9 ± 0.5	12-14	11.1 ± 0.6
t_{df}	24-27	23.4 ± 0.6	25-30	25.4 ± 0.7	19-24	22.0 ± 0.6

The averaged estimates are at the equatorial time series (present study). The observed ranges in the equatorial Pacific were set up according to the results by 1, *Vaulot et al.* [1995]; 2 *Binder et al.* [1996]; 3 *DuRand and Olson* [1996]; 4 *Landry et al.* [1996]; 5 *Liu et al.* [1997]; 6 *Blanchot et al.* [1997]; 7 *Vaulot and Marie* [this issue].

Table 2. Estimated Values of the Daily Growth and Grazing Rates and of the Division Timing for a High-Frequency Diel Cycle (Case 1) and for Three Subsamplings of This Cycle.

Case	Data			Estimates			
	Sampling	Per Cycle	Cycles	μ , d ⁻¹	g , d ⁻¹	$t_{di} - t_{df}$, hours	Δ %
1	every 1 hour	25	1	0.70	0.55	16.0 - 27.9	6.5
2	every 3 hours	9	3	0.69 ± 0.08	0.51 ± 0.06	$15.5 \pm 0.5 - 28.2 \pm 0.3$	5.9 ± 1.6
3	every 6 hours	5	6	0.67 ± 0.07	0.50 ± 0.08	$15.4 \pm 0.6 - 27.5 \pm 0.7$	7.3 ± 1.1
4	1100, 1900, 2300, 0300, 1100 LT	5	1	0.69	0.56	15.4 - 27.8	5.5

The high-frequency measurements were effected for *Prochlorococcus*, at 5°S, 150°W, 0 m, on November 19, 1994, by *Vaulot and Marie* [this issue], and a parallel DNA analysis gave $\mu = 0.62$ d⁻¹.

Table 3. Estimated Values of the Daily Growth and Grazing Rates and of the Division Timing for Three Simulated Cases of Grazing Variations.

	μ , d ⁻¹	g , d ⁻¹	$t_{di} - t_{df}$, hours
Simulated Cycles	0.69	0.69 ^a	18.0-24.0
Case 1 ($g_{div} = 0.78$ and $g_{ndiv} = 0.39$)	0.81	0.83	17.6-24.5
Case 2 ($g_{div} = 0.55$ and $g_{ndiv} = 1.10$)	0.58	0.61	18.0-24.1
Case 3 ($g(t) \equiv N(t)^{0.49} V^{0.34}$, 0.52-0.86)	0.58	0.61	17.5-23.6

The 3 cases have the same value for μ , the same 24 hour average for g , and the same division timing. In cases 1 and 2, g is given the values g_{div} and g_{ndiv} during and outside the division period (respectively). In case 3, g is continuously varying with the cell number N and with the mean cell volume V according to *Peters* [1994] (see text), and the reported values are its minimum and maximum (occurring at approximately $t = t_{di}$ and $t = t_{df}$, respectively).

^a The 24 hour average

Table 4. Daytime Net Community Production and Daily Gross Production for the Three Algal Groups and for the Whole Picophytoplankton and Picophytoplankton ¹⁴C Assimilation.

	Net	Gross
<i>Prochlorococcus</i>	0.43	0.78
<i>Picoeukaryotes</i>	0.25	0.44
<i>Synechococcus</i>	0.08	0.13
Total picophytoplankton ^a	0.76	1.34
Picophytoplankton ¹⁴ C ^b	1.1	

Values are average integrals (0-100 m) for the equatorial time series (ETS), in gC m⁻² d⁻¹ (see text).

^a From present study.

^b From Y. Dandonneau and A. Le Bouteiller (personal communication, 1998).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allen C.B., Kanda J. & E.A. Laws, 1996.** New production and photosynthetic rates within and outside a cyclonic mesoscale eddy in the North Pacific subtropical gyre. *Deep Sea Res. I*, 43, 917-936.
- André J.M., 1992.** Ocean Color Remote-sensing and the Subsurface Vertical Structure of Phytoplankton Pigments. *Deep Sea Res.*, 39, 763-779.
- Antoine D., André J.-M. & A. Morel, 1996.** Oceanic primary production. 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll. *Global Biogeochemical Cycles*, 10, 57-69.
- Azam F., Fenchel T., Field J.G., Gray J.S., Meyer-Reil L.A. & F. Thingstad, 1983.** The ecological role of water-column microbes in the Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10, 257-263.
- Banse K., 1977.** Determining the carbon-to-chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Mar. Biol.*, 41, 199-212.
- Banse K., 1982.** Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role in the marine pelagial. *Limnol. Oceanogr.*, 27, 1059-1071.
- Banse K., 1992.** Grazing, temporal changes of phytoplankton concentrations, and the microbial loop in the open sea. In: *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*, Falkowsky P.G. & A.D. Woodhead (eds.), Plenum Press, New York, 409-440.
- Banse K., 1995.** Zooplankton: Pivotal role in the control of ocean production. *ICES J. mar. Sci.*, 52, 265-277.
- Barber R.T. & F.P. Chavez, 1991.** Regulation of primary productivity rate in the equatorial Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, 36, 1803-1815.
- Barber R.T., Sanderson M.P., Lindley S.T., Chai F., Newton J., Trees C.C., Foley D.G. & F.P. Chavez, 1996.** Primary productivity and its regulation in the equatorial Pacific during and following the 1991-1992 El Niño. *Deep Sea Res. II*, 43, 933-969.
- Bender M., Grande K.D., Johnson K., Marra J., Williams P.J.leB., Sieburth J., Pilson M., Langdon C., Hitchcock G., Orchardo J., Hunt C., Donaghay P. & K. Heinemann, 1987.** A comparison of four methods for the determination of planktonic community metabolism. *Limnol. Oceanogr.*, 32, 1085-1098.
- Bender M., Ducklow H., Kiddon J., Marra J. & J. Martin, 1992.** The carbon balance during the 1989 spring bloom in the North Atlantic Ocean, 47°N, 20°W. *Deep Sea Res.*, 39, 1707-1725.
- Bidigare R.R. & M.E. Ondrusek, 1996.** Spatial and temporal variability of phytoplankton pigment distributions in the central equatorial Pacific Ocean. *Deep Sea Res. II*, 43, 809-834.
- Binder B.J. & S. Chisholm, 1995.** Cell Cycle regulation in Marine *Synechococcus* sp. Strains. *Appl. Environ. Microbiol.*, 61, 708-717.
- Binder B.J., Chisholm S.W., Olson R.J., Frankel S.L. & A.Z. Worden, 1996.** Dynamics of picophytoplankton, ultraphytoplankton and bacteria in the central equatorial Pacific. *Deep Sea Res. II*, 43, 907-931.
- Blain S., Leynaert A., Treguer P., Dinet M.-J. & M. Rodier, 1997.** Biomass, growth rates and limitation of equatorial Pacific diatoms. *Deep Sea Res. I*, 44, 1255-1275.
- Blanchot J., Rodier M. & A. Le Bouteiller, 1992.** Effect of El Niño-Southern Oscillation events on the distribution and abundance of phytoplankton in the western Pacific ocean along 165°E. *J. of Plank. Res.*, 4, 137-156.
- Blanchot J. & M. Rodier, 1996.** Picophytoplankton abundance and biomass in the western tropical Pacific Ocean during the 1992 El Niño year: results from flow cytometry. *Deep Sea Res. I*, 43, 877-895.
- Blanchot J., André J.-M., Navarette C. & J. Neveux, 1997.** Picophytoplankton dynamics in the equatorial Pacific: diel cycling from flow-cytometer observations. *C. R. Acad.Sci. Paris, Sciences de la vie*, 320, 925-931.
- Bonnet S., 1995.** Manuel d'analyses chimiques dans l'eau de mer. *O.R.S.T.O.M., Notes techniques, Sci. Mer, Oceanogr.*, T. 2, 45 pp.
- Brzezinski M.A., 1988.** Vertical distribution of ammonium in stratified oligotrophic waters. *Limnol. Oceanogr.*, 33, 1176-1182.

- Cailliau C., Claustre H., Vidussi F., Marie D. & D. Vaultot, 1996. Carbon biomass, and gross growth rates as estimated from ^{14}C pigment labelling, during photoacclimation in *Prochlorococcus* CCMP 1378. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 145, 209-221.
- Campbell L. & E.J. Carpenter, 1986. Diel pattern of cell division in marine *Synechococcus* spp. (Cyanobacteria): use of the frequency cells technique to measure growth rate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 32, 139-148.
- Campbell L. & D. Vaultot, 1993. Photosynthetic community structure in the subtropical Pacific near Hawaii (station ALOHA). *Deep Sea Res.*, 40, 2043-2060.
- Campbell L., Nolla H.A. & D. Vaultot, 1994a. The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 954-961.
- Campbell L., Shapiro L.P. & E. Haugen, 1994b. Immunochemical characterization of eukaryotic ultraplankton from the Atlantic and Pacific oceans. *J. Plankton Res.*, 16, 35-51.
- Carlson D.J., Ducklow H.W. & A.F. Michaels, 1994. Annual flux of dissolved organic carbon from the euphotic zone in the northwestern Sargasso Sea. *Nature*, 371, 405-408.
- Caron D.A. & J.C. Goldman, 1990. Protozoan Nutrient Regeneration. In: *Ecology of marine protozoa* G.M. Capriulo (ed.), Oxford, Univers. press, New-York, 283-306.
- Carr M.E., Lewis M.R., Kelley D. & J. Burton, 1995. A physical estimate of new production in the equatorial Pacific along 150°W. *Limnol. Oceanogr.*, 40, 138-147.
- Chavez F.P. & R.T. Barber, 1987. An estimate of new production in the equatorial Pacific. *Deep Sea Res.*, 34, 1229-1243.
- Chavez F.P., Buck K.R. & R.T. Barber, 1990. Phytoplankton taxa in relation to primary production in the equatorial Pacific. *Deep Sea Res.*, 37, 1733-1752.
- Chavez F.P., Buck K.R., Coale K.H., Martin J.H., DiTullio G.R., Welschmeyer N.A., Jacobson A.C. & R.T. Barber, 1991. Growth rates, grazing, sinking, and iron limitation of equatorial Pacific phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 36, 1816-1833.
- Chavez F.P. & S.L. Smith, 1995. Biological and chemical consequences of open ocean upwelling. In: *Upwelling in the ocean: modern processes and ancient records*, Summerhayes C.P., Emeis K.C., Angel M.V., Smith R.L. & B. Zeitzschel (eds), J. Wiley and Sons, Chichester, 149-170.
- Chavez F.P., Buck K.R., Service S.K., Newton J. & R.T. Barber, 1996. Phytoplankton variability in the central and eastern tropical Pacific. *Deep Sea Res. II*, 43, 835-870.
- Chisholm S.W., Olson R.J., Zettler E.R., Goericke R., Waterbury J.B. & N.A. Welschmeyer, 1988. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, 334, 340-343.
- Chisholm S.W., 1992. Phytoplankton size. In: *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea*, Falkowsky P.G. & A.D. Woodhead (eds.), Plenum Press, New York, 213-237.
- Christoffersen K., 1994. Variations of feeding activities of heterotrophic nanoflagellates on picoplankton. *Mar. Microb. Food Webs*, 8, 111-123.
- Claustre H. & J. Gostan, 1987. Adaptation of biochemical composition and cell size to irradiance in two microalgae: possible ecological implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 40, 167-174.
- Claustre H. & J.-C. Marty, 1995. Specific phytoplankton biomasses and their relation to primary production in the tropical North Atlantic. *Deep Sea Res.*, 42, 1475-1493.
- Claustre H., Morel A., Babin M., Cailliau C., Marie D., Marty J.-C., Tailliez D. & D. Vaultot, 1999. Variability in particle attenuation and chlorophyll fluorescence in the tropical Pacific: scales, patterns and biogeochemical implications. *J. Geophys. Res.*
- Cloern J.E., C. Grenz & L. Videgar-Lucas, 1995. An empirical model of the phytoplankton chlorophyll: carbon ratio- the conversion factor between productivity and growth rate. *Limnol. Oceanogr.*, 40, 1313-1321.
- Coale K.H., Fitzwater S.E., Gordon R.M., Johnson K.H. & R.T. Barber, 1996. Control of community growth and export production by upwelled iron in the equatorial Pacific ocean. *Nature*, 379, 621-624.

- Collos Y. & G. Slawyk, 1976. Significance of cellular content in natural populations of marine phytoplankton growing in shipboard cultures. *Mar. Biol.*, 34, 27-32.
- Cullen J.J., Lewis M.R., Davis C.O. & R.T. Barber, 1992a. Photosynthetic characteristics and estimated growth rates indicate grazing is the proximate control of primary production in the equatorial Pacific. *J. of Geophys. Res.*, 97, 639-654.
- Cullen J.J., Neale P.J. & M.P. Lesser, 1992b. Biological Weighting function for the inhibition of phytoplankton photosynthesis by ultraviolet radiation. *Science*, 258, 646-650.
- Cuhel R.L. & J.B. Waterbury, 1984. Biochemical composition and short term nutrient incorporation patterns in a unicellular cyanobacterium, *Synechococcus*. *Limnol. Oceanogr.*, 29, 370-374.
- Cushing D.H., 1989. A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. Review. *J. of Plankton. Res.*, 11, 1-13.
- Dandonneau Y., 1992. Surface chlorophyll concentration in the tropical Pacific ocean: an analysis of data collected by merchant ship from 1978 to 1989. *J. of Geophys. Res.*, 97, 3581-3591.
- Dandonneau Y. & A. Le Bouteiller, 1992. A simple and rapid device for measuring planktonic primary production by in situ sampling, and Carbon-14 injection and incubation. *Deep Sea Res.*, 39, 795-803.
- Dandonneau Y. & J. Neveux, 1997. Diel variations of *in-vivo* fluorescence in the eastern equatorial Pacific: an unvarying pattern. *Deep Sea Res. II*, 44, 1869-1880.
- Denman K.L. & A.E. Gargett, 1983. Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 801-815.
- Dortch Q., 1990. The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 61, 183-201.
- Duddale R.C. & J.J. Goering, 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 196-206.
- Dugdale R.C. & F.P. Wilkerson, 1986. The use of Nitrogen-15 to measure nitrogen uptake in euphotic oceans; experimental considerations. *Limnol. Oceanogr.*, 31, 673-689.
- Dugdale R.C. & F.P. Wilkerson, 1992. Nutrient limitation of new production in the sea. In: *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea*, Falkowsky P.G. & A.D. Woodhead (eds.), Plenum Press, New York, 107-122.
- Dugdale R.C., Wilkerson F.P., Barber R.T. & F.P. Chavez, 1992. Estimating new production in the equatorial Pacific Ocean at 150°W. *J. of Geophys. Res.*, 97, 681-686.
- Dugdale R.C., Wilkerson F.P. & H.J. Minas, 1995. The role of a silicate pump in driving new production. *Deep Sea Res.*, 42, 697-719.
- Dupouy C., Neveux J. & J.-M. André, 1998. Spectral absorption coefficient of photosynthetically active pigments in the equatorial Pacific Ocean (165°E-150°W). *Deep Sea Res. II*, 44, 1881-1906.
- DuRand M., 1995. Phytoplankton growth and diel variations in beam attenuation through individual cell analysis. Ph.D. thesis, Massachusetts Institute of Technology-Woods Hole Oceanographic Institution Joint Program in Oceanography, 263 pp.
- DuRand M.D. & R.J. Olson, 1996. Contributions of phytoplankton light scattering and cell concentration changes to diel variations in beam attenuation in the equatorial Pacific from flow cytometric measurements of pico-, ultra- and nanoplankton. *Deep Sea Res. II*, 43, 891-906.
- Dusenberry J.A. & S.L. Frankel., 1994. Increasing the sensivity of FACScan flow cytometer to study oceanic picoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 206-209.
- Eldin G., Rodier M. & M.-H. Radenac, 1997. Physical and nutrient variability in the upper equatorial Pacific associated with westerly wind forcing and wave activity in October 1994. *Deep Sea Res. II*, 44, 1783-1800.
- Eppley R.W., Rogers J.N. & J.J. McCarthy, 1969. Half saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 19, 912-920.
- Eppley R.W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery Bulletin*, 1063-1085.

- Eppley R.W., Renger E.H., Vendrick E.L. & M.M. Mullin, 1973.** A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 18, 534-551.
- Eppley R.W., Sharp J.H., Renger E.H., Perry M.J. & W.G. Harrison, 1977.** Nitrogen assimilation by phytoplankton and others organisms in the surface waters of the central North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, 39, 111.
- Eppley R.W. & B.J. Peterson, 1979.** Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, 282, 677-680.
- Eppley R.W. & E.H. Renger, 1986.** Nitrate-based primary production in nutrient-depleted surface waters off California. *Océanogr. trop.*, 21, 229-238.
- Eppley R.W., Chavez F.P. & R.T. Barber, 1992.** Standing stocks of particulate carbon and nitrogen in the equatorial Pacific at 150°W. *J. Geophys. Res.*, 97, 655-661.
- Falkowsky P.G., 1975.** Light-shade adaptation in marine phytoplankton. In: *Primary production in the sea*, Falkowsky P.G., (Eds.), *Plenum Press*, New York, 99-119.
- Fasham M.J.R., Ducklow H.W. & S.M. McKelvie, 1990.** A Nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *J. Mar. Res.*, 48, 591-639.
- Feely R.A., Wanninkhof R., Cosca C.E., Murphy P.P., Lamb M.F. & M.D. Seckley, 1995.** CO₂ distributions in the equatorial Pacific during the 1991-1992 ENSO event. *Deep Sea Res.*, 42, 777-804.
- Ferrier-Pagès C. & F. Rassoulzadegan, 1994.** N remineralization in planktonic protozoa. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 411-419.
- Fitzwater S.E., Knauer G.A. & J.H. Martin, 1982.** Metal contamination and its effect on primary production measurements. *Limnol. Oceanogr.*, 27, 544-551.
- Fitzwater S.E., Coale K.H., Gordon R.M., Johnson K.S. & M.E. Ondrusek, 1996.** Iron deficiency and phytoplankton growth in the equatorial Pacific. *Deep Sea Res. II*, 43, 995-1015.
- Furuya K., 1990.** Subsurface chlorophyll maximum in the tropical and subtropical western Pacific Ocean: vertical profiles of phytoplankton biomass and its relationship with chlorophyll *a* and particulate organic carbon. *Mar. Biol.*, 107, 529-539
- Furuya K. & W.K.W. Li, 1992.** Evaluation of photosynthetic capacity in phytoplankton by flow cytometric analysis of DCMU-enhanced chlorophyll fluorescence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 88, 279-287.
- Gardner W.D., Walsh I.D. & M.J. Richardson, 1993.** Biophysical forcing of particle production and distribution during a spring bloom in the North Atlantic. *Deep Sea Res. II*, 40, 171-195.
- Garside C., 1982.** A chemoluminescent technique for the determination of nanomolar of nitrate and nitrite in seawater. *Mar. Chem.*, 11, 159-167.
- Garside C., 1985.** The vertical distribution of nitrate in open surface ocean water. *Deep Sea Res.*, 32, 723-732.
- Gentilhomme V., 1992.** Quantification des flux d'absorption et de régénération de l'azote minéral (nitrate, nitrite, et ammonium) et organique (urée) dans la couche euphotique des océans oligotrophes. *Thèse doct. ès-Sciences, Univ Aix-Marseille II*, 141 pp.
- Gentilhomme V. & P. Raimbault, 1994.** Absorption et régénération de l'azote dans la zone frontale du courant algérien (Méditerranée occidentale): réévaluation de la production nouvelle. *Oceanologica acta*, 17, 555-562.
- Gieskes W.W.C. & G.W. Kraay, 1983.** Unknown chlorophyll *a* derivatives in the North Sea and the tropical Atlantic Ocean revealed by HPLC analysis. *Limnol. Oceanogr.*, 28, 757-766.
- Gieskes W.W.C. & G.W. Kraay, 1986.** Floristic and physiological differences between the shallow and the deep nanophytoplankton community in the euphotic zone of the open tropical Atlantic revealed by HPLC analysis of pigments. *Mar. Biol.*, 91, 567-576.
- Glibert P., 1982.** Regional studies of daily, seasonal and size fraction variability in ammonium remineralization. *Mar. Biol.*, 70, 209-222.

- Glibert P., Lipschultz F., Mc Carthy J.J. & M.A. Altabet, 1982. Isotope dilution models of uptake and remineralization of ammonium by marine plankton. *Limnol. Oceanogr.*, 27, 639-650.
- Glibert P.M., Dennett M.R. & D.A. Caron, 1988. Nitrogen uptake and ammonium regeneration by pelagic microplankton and marine snow from the north Atlantic. *J. Mar. Res.*, 46, 837-852.
- Goericke R. & N.A. Welschmeyer, 1993. The marine prochlorophyte *Prochlorococcus* contributes significantly to phytoplankton biomass and primary production in the Sargasso Sea. *Deep Sea Res.*, 40, 2283-2294.
- Goldman J.C. & D.A. Caron, 1985. Experimental studies on an omnivorous microflagellate: implications for grazing and nutrient regeneration in the marine microbial food chain. *Deep Sea Res.*, 32, 899-915.
- Goldman J. & M.R. Dennett, 1985. Susceptibility of some marine phytoplankton species to cell breakage during filtration and post-filtration rinsing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 86, 47-58.
- Gordon R.M., Coale K.H. & K.S. Johnson, 1997. Iron distributions in the equatorial Pacific: Implications for new production. *Limnol. Oceanogr.*, 42, 419-431
- Grande K.D., Marra J., Langdon C., Heinemann K. & M.L. Bender, 1989a. Rates of respiration in the light measured in marine phytoplankton using an ^{18}O isotope-labelling technique. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 129, 95-120.
- Grande K.D., Williams P.J.leB., Marra J., Purdie D.A., Heinemann K., Eppley R.W. & M.L. Bender, 1989b. Primary production in the north Pacific gyre, a comparison of rates determined by the ^{14}C , O_2 concentration and ^{18}O methods. *Deep Sea Res.*, 36, 1621-1634.
- Grasshoff K., Ehrhardt M. & K. Kremling, 1983. Methods of seawater analysis. Verlag Chemie, Kiel, 419 pp.
- Guiraud G. & J.C. Fardeau, 1980. Détermination isotopique par spectrométrie optique de composés faiblement enrichis en azote-15. *Analysis*, 8, 148-152.
- Hansen B., Bjørnsen P.K. & P.J. Hansen, 1994. The ratio between planktonic predators and their prey. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 395-403.
- Harrison P.J. & C.O. Davis, 1977. Use of the perturbation technique to measure nutrient uptake rates of natural phytoplankton populations. *Deep Sea Res.*, 24, 247-255.
- Harrison W.G., 1978. Experimental measurements of nitrogen remineralization in coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 684-694.
- Harrison W.G., 1980. Nutrient regeneration in the sea. In: *Primary productivity in the sea*, Falkowski P.G. (Eds.), Plenum, New York, 433-460.
- Harrison W.G., 1983. Use of isotopes. In: *Nitrogen in the marine environment*, Carpenter E.J. & D.G. Capone (eds), Academic Press, New-York, 763-807.
- Harrison W.G. & L.J.E. Wood, 1988. Inorganic nitrogen uptake by marine picoplankton, Evidence for size partitioning. *Limnol. Oceanogr.*, 33, 468-475.
- Harrison W.G., 1990. Nitrogen utilization in chlorophyll and primary productivity maximum layers, an analysis based on the f ratio. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 60, 85-90.
- Harrison W.G., Harris R., Karl D.M., Knauer G.A. & D.G. Redalje, 1992. Nitrogen dynamics at the VERTEX times-series site. *Deep-Sea Res.*, 39, 1535-1552.
- Harrison W.G., 1992. Regeneration of nutrients. In: *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*, Falkowski P.G. & A.D. Woodhead (eds.), Plenum Press, New York, 385-407.
- Harrison W.G., Harris L.R. & B.D. Irwin, 1996. The kinetics of nitrogen utilization in the oceanic layer: Nitrate and ammonium interactions at nanomolar concentrations. *Limnol. Oceanogr.*, 41, 16-32.
- Herbland A., Le Bouteiller A. & P. Raimbault, 1985. Size structure of phytoplankton biomass in the equatorial Atlantic Ocean. *Deep Sea Res.*, 32, 819-836.
- Hill P.S., Nowell A.R.M. & P.A. Jumars, 1992. Encounter rate by turbulent shear particles similar in diameter to the Kolmogorov scale. *J. Mar. Res.*, 50, 643-668.

- Hurt G.C. & R.A. Armstrong, 1996. A pelagic ecosystem model calibrated with BATS data. *Deep Sea Res. II*, 43, 653-683.
- Ishizaka J., Kiyosawa H., Ishida K., Ishikawa K. & M. Takahashi, 1994. Meridional distribution of autotrophic picoplankton in the Central North Pacific Ocean during Late Northern Summer 1990. *Deep Sea Res.*, 41, 1754-1766.
- Ishizaka J., Harada K., Ishikawa K., Kiyosawa H., Furusawa H., Watanabe Y., Ishida H., Suzuki K., Handa N. & M. Takahashi, 1997. Size and taxonomic plankton community structure and carbon flow at the equator, 175°E during 1990-1994. *Deep-Sea Res. II*, 44, 1927-1950.
- Iturriaga R. & B.G. Mitchell, 1986. Chroococcoid cyanobacteria: a significant component in the food web dynamics of the open ocean. *Marine Ecol. Prog. Ser.*, 28, 291-297.
- Iturriaga R. & J. Marra, 1988. Temporal and spatial variability of chroococcoid cyanobacteria *Synechococcus* spp. specific growth rates and their contribution to primary production in the Sargasso sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 44, 175-181.
- Jacquet S., Lennon J.-F., Marie D. & D. Vaulot, 1991. Picophytoplankton population dynamics in coastal waters of the N.W. Mediterranean Sea. *Soumis à Limnol. Oceanogr.*
- Jeffrey W.H., Pledger R.J., Aas P., Hager S., Coffin R.B., Von Haven R. & D.L. Mitchell, 1996. Diel and depth profiles of DNA photodamage in bacterioplankton exposed to ambient solar ultraviolet radiation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 137, 283-291.
- Johnson P.W. & J.McN. Sieburth, 1979. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnol. Oceanogr.*, 24, 928-935.
- Kana T.M. & P.M. Glibert, 1987. Effect of irradiances up to 2000 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ on marine *Synechococcus* WH7803. 1. Growth, pigmentation, and cell composition. *Deep Sea Res.*, 34, 479-495.
- Kanda J., Saino T. & A. Hattori, 1985. Nitrogen uptake by natural populations of phytoplankton and primary production in the Pacific Ocean: Regional variability of uptake capacity. *Limnol. Oceanogr.*, 30, 987-999.
- Kanda J., Laws E.A., Saino T. & A. Hattori, 1987. An evaluation of isotope dilution effect from conventional data sets of ^{15}N uptake experiments. *J. of Plank. Res.*, 9, 79-90.
- Karl D.M., Christian J.R., Dore J.E., Hebel D.V., Letelier R.M., Tupas L.M. & C.D. Winn, 1996. Seasonal and interannual variability in primary production and particle flux at station ALOHA. *Deep Sea Res. II*, 43, 539-568.
- Ketchum B.H. & N. Corwin, 1965. The cycle of phosphorus in a plankton bloom in the Gulf of Maine. *Limnol. Oceanogr.*, 10, R148-R168.
- Kiddon J., Bender M.L. & J. Marra, 1995. Production and respiration in the 1989 North Atlantic spring bloom: an analysis of irradiance-dependent changes. *Deep Sea Res.*, 42, 553-576.
- Kirchman D.L., Keil R.G. & P.A. Wheeler, 1989. The effect of amino acids on ammonium utilization and regeneration by heterotrophic bacteria in the subarctic Pacific. *Deep Sea Res.*, 36, 1763-1776.
- Knauer G.A., Redalje D.G., Harrison W.G. & D.M. Karl, 1990. New production at the VERTEX time-series site. *Deep Sea Res.*, 37, 1121-1134.
- Knowles R. & T.H. Blackburn, 1992. Nitrogen isotope techniques. *Academic Press*, New York, 311 pp.
- Ku T.-L., Luo S., Kuasakabe M. & J.K.B. Bishop, 1995. ^{228}Ra -derived nutrient budgets in the upper equatorial Pacific and the role of 'new' silicate in limiting productivity. *Deep Sea Res. II*, 42, 479-498.
- Kuosa H., 1991. Picoplanktonic algae in the northern Baltic Sea: seasonal dynamics and flagellate grazing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 73, 269-276.
- Kuoppo-Leinikki P. & H. Kuosa, 1990. Estimation of flagellate grazing on bacteria by size fractionation in the Northern Baltic Sea. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 34, 283-290.
- Landry M.R., 1994. Methods and controls for measuring the grazing impact of planktonic protist. *Mar. Microb. Food Web*, 8, 37-57.

- Landry M.R., Kirshtein J. & J. Constantinou, 1995a.** A refined dilution technique for measuring the community grazing impact of microzooplankton, with experimental test in the central equatorial Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 120, 53-63.
- Landry M.R., Constantinou J. & J. Kirshtein, 1995b.** Microzooplankton grazing in the central equatorial Pacific during February and August, 1992. *Deep Sea Res. II*, 42, 657-672.
- Landry M.R., Kirshtein J. & J. Constantinou, 1996.** Abundances and distributions of picoplankton populations in the central equatorial Pacific from 12°N to 12°S, 140°W. *Deep Sea Res. II*, 43, 871-890.
- Landry M.R., Barber R.T., Bidigare R.R., Chai F., Coale K.H., Dam H.D., Lewis M.R., Lindley S.T., McCarthy J.J., Roman M.R., Stoecker D.K., Verity P.G. & J.R. White, 1997.** Iron and grazing constraints on primary production in the central equatorial Pacific: An EqPac synthesis. *Limnol. Oceanogr.*, 42, 405-418.
- Langdon C., Marra J. & C. Knudson, 1995.** Measurements of net and gross O₂ production, dark O₂ respiration, and ¹⁴C assimilation at the marine light mixed layers site (59°N, 21°W) in the northeast Atlantic ocean. *J. geophys. Res.*, 100, 6645-6653.
- Laws E.A., DiTullio G.R., Carder K.L., Betzer P.R. & S. Hawes, 1990.** Primary production in the deep blue sea. *Deep Sea Res.*, 37, 715-730.
- Le Borgne R., Brunet C., Eldin G., Radenac M.-H. & M. Rodier, 1995.** Campagne océanographique FLUPAC, N.O., 23 sept. - 29 oct. 1994. Recueil des données, T. 1, 337 pp.
- Le Borgne R., Rodier M., Le Bouteiller A. & J.W. Murray, 1998.** Zonal variability of biological features and particules export flux in the Pacific equatorial upwelling between 165°E and 150°W (Avril-May 1996). *Oceanologica Acta*.
- Le Bouteiller A. & A. Herbland, 1982.** Diel variation of chlorophyll *a* as evidenced from a 13-day station in the equatorial Atlantic Ocean. *Oceanologica Acta*, 5, 433-441.
- Le Bouteiller A. & A. Herbland, 1984.** Carbon fixation and productivity index in relation to chlorophyll and light in the equatorial Atlantic Ocean. *Océanogr. trop.*, 19, 161-179.
- Le Bouteiller A., 1986.** Environmental control of nitrate and ammonium uptake by phytoplankton in the equatorial Atlantic Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 30, 167-179.
- Le Bouteiller A. & J. Blanchot, 1991.** Size distribution and abundance of phytoplankton in the Pacific equatorial upwelling. *La Mer*, 29, 175-179.
- Le Bouteiller A., Blanchot J. & M. Rodier, 1992.** Size distribution patterns of phytoplankton in the western Pacific, towards a generalization for the tropical open ocean. *Deep Sea Res.*, 39, 805-823.
- Le Bouteiller A., 1993.** Comparison of in-bottle measurements using Nitrogen-15 and Carbon-14. *ICES mar. Sci. Symp.*, 197, 121-131.
- Lee S. & J.A. Furhman, 1987.** Relationship between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.*, 53, 127-133.
- Legendre L. & F. Rassoulzadegan, 1995.** Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia*, 41, 153-172.
- Letelier R.M., Bidigare R.R., Hebel D.V., Ondrusek M., Winn C.D. & D.M. Karl, 1993.** Temporal variability of phytoplankton community structure based on pigment analysis. *Limnol. Oceanogr.*, 38, 1420-1437.
- Lewis M.R., Harrison W.G., Oakey M.S., Hebert D. & T. Platt, 1986.** Vertical nitrate fluxes in the oligotrophic ocean. *Science*, 234, 870-873.
- Li W.K.W., Subba Rao D.V., Harrison W.G., Smith J.C., Cullen J.J., Irwin B. & T. Platt, 1983.** Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. *Science*, 219, 292-295.
- Li W.K.W. & M. Wood, 1988.** Vertical distribution of North Atlantic ultraphytoplankton: analysis by flow cytometry and epifluorescence microscopy. *Deep Sea Res.*, 35, 1615-1638.
- Li W.K.W., 1989.** Shipboard analytical flow cytometer of oceanic ultraphytoplankton. *Cytometry*, 10, 564-579.

- Li W.K.W., Dickie P.M., Harrison W.G. & B.D. Irwin, 1993. Biomass and production of bacteria and phytoplankton during the spring bloom in the western north Atlantic ocean. *Deep Sea Res.*, 40, 307-327.
- Li W.K.W., 1994a. Phytoplankton biomass and chlorophyll concentration across the North Atlantic. *Scientia mar.*, 58, 67-79.
- Li W.K.W., 1994b. Primary production of Prochlorophytes, cyanobacteria and eucaryotic ultraphytoplankton: measurements from flow cytometric sorting. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 169-175.
- Li W.K.W., 1995. Composition of ultraphytoplankton in the central North Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 122, 1-8.
- Lien, R.C., D.R. Caldwell, M.C. Gregg & J.N. Moum, 1995. Turbulence variability at the equator in the central Pacific at the beginning of the 1991-93 El Niño, *J. Geophys. Res.*, 100, 6881-6898.
- Liu H., 1995. Estimation of picophytoplankton growth and microzooplankton grazing in the equatorial Pacific. In: *campagne océanographique FLUPAC à bord du NO l'Atalante. 23 Septembre au 29 octobre 1994. Recueil de données. Tome 2: optique marine, matière organique dissoute, pigments photosynthétiques, observations microscopiques, productions primaire, "broutage", zooplancton, sédimentation*, Le Borgne R. & H. Gesbert (eds), Archives Sciences de la mer n°2, Centre ORSTOM, Nouméa, 235-251.
- Liu H., Campbell L. & M.R. Landry, 1995. Growth and mortality rates of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* measured with a selective inhibitor technique. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116, 277-287.
- Liu H., Nolla A.H. & L. Campbell, 1997. *Prochlorococcus* growth rate and contribution to primary production in the equatorial and subtropical North Pacific ocean. *Aquat. Microb. Ecol.*, 12, 39-47.
- Longhurst A.R. & W.G. Harrison, 1989. The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Prog. Oceanogr.*, 22, 47-123.
- Longhurst A.R., 1991. Role of the marine biosphere in the global carbon cycle. *Limnol. Oceanogr.*, 36, 1507-1526.
- Lorenzen C.J., 1966. A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll. *Deep Sea Res.*, 13, 223-227.
- Mac Isaac J.J. & R.C. Dugdale, 1969. The kinetics of nitrate and ammonia uptake by natural populations of marine phytoplankton. *Deep Sea Res.*, 16, 45-57.
- Mac Isaac J.J. & R.C. Dugdale, 1972. Interactions of light and inorganic nitrogen in controlling nitrogen uptake in the sea. *Deep Sea Res.*, 19, 209-232.
- Mac Isaac J.J., Dugdale R.C. & G. Slawyk, 1974. Nitrogen uptake in the northwest africa upwelling area: results from the CINECA-CHARCOT II cruise. *Tethys*, 6, 69-76.
- Mackey D.J., Parslow J., Higgins H.W., Griffiths F.B. & J.E. O'Sullivan, 1995. Plankton productivity and biomass in the western equatorial pacific: biological and physical controls. *Deep Sea Res. II*, 42, 499-553.
- Maestrini S.Y., Sournia A. & A. Herbland, 1993. Measuring phytoplankton production in 1992 and the coming years, a dilemma ? *ICES mar. Sci. Symp.*, 197, 244-259.
- Malone T.C., 1980. Algal size. In: *The physiological ecology of phytoplankton*, I. Morris (ed.), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 433-463.
- Martin J.H., Brenkow W.W., Fitzwater S.E. & R.M. Gordon, 1990. Yes, it does: A reply to the coment by Banse. *Limnol. Oceanogr.*, 35, 775-777.
- Martin J.H., Coale K.H., Johnson K.S., Fitzwater S.E., Gordon R.M., Tanner S.J., Hunter C.N., Elrod V.A., Nowicki J.L., Coley T.L., Barber R.T., Lindley S., Watson A.J., Van Scoy K., Law C.S., Liddicoat M.I., Ling R., Stanton T., Stockel J., Collins C., Andreson A., Bidigare R., Ondrusek M., Latasa M., Millero F.J., Lee K., Yao W., Zhang J.Z., Friederich G., Sakamoto C., Chavez F., Buck K., Kolber Z., Greene R., Falkowsky P., Chisholm S.W., Hoge F., Swift R., Yungel J., Turner S., Nightingale P., Hatton A., Liss P. & N.W. Tindale, 1994. Testing the iron hypothesis in ecosystems of the equatorial Pacific ocean. *Nature*, 371, 123-129.

- McCarthy J.J., Taylor W.R. & J.L. Taft, 1977. Nitrogenous nutrition of the plankton in the Chesapeake Bay. *Limnol. Oceanogr.*, 22, 996-1011.
- McCarthy J.J. & J.C. Goldman, 1979. Nitrogenous nutrition of marine phytoplankton in nutrient-depleted waters. *Science*, 203, 670-672.
- McCarthy J.J., Garside C., Nevins J.L. & R.T. Barber, 1996. New production along 140°W in the equatorial Pacific during and following the 1992 El Niño event. *Deep Sea Res. II*, 43, 1065-1094.
- McDuff R.E. & S.W. Chisholm, 1982. The calculation of *in situ* growth rates of phytoplankton populations from fraction of cells undergoing mitosis: A clarification. *Limnol. Oceanogr.*, 27, 783-788.
- Minas H.J., Minas M. & T.T. Packard, 1986. Productivity in upwelling areas deduced from hydrographic and chemical fields. *Limnol. Oceanogr.*, 31, 1182-1206.
- Moal J., Martin-Jezequel V., Harris R.P., Samain J.-F. & S.A. Poulet, 1987. Interspecific and intraspecific variability of the chemical composition of marine phytoplankton. *Oceanol. Acta*, 10, 339-346.
- Moloney C.L. & J.G. Field, 1991. The size-based dynamics of Plankton food web. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows. *J. of Plankton Res.*, 13, 1003-1038.
- Monger B.C. & M.R. Landry, 1991. Prey-size dependency of grazing by free-living marine flagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 74, 239-248.
- Moore L.R., Goericke R. & S.W. Chisholm, 1995. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 116, 259-275.
- Morel A., 1991. Optical modelling of the upper ocean and marine optics. In: *Particule Analysis in Oceanography. Proceeding of the NATO advanced study institute of individual cell and particle analysis in oceanography held at Aquatfreda di Maratea, Italy, October 21-30, 1990*, 141-188, Springer-Verlag.
- Morel A. & Y.-H. Ahn, 1991. Optics of heterotrophic nanoflagellates and ciliates: A tentative assessment of their scattering role in oceanic waters compared to those of bacterial and algal cells. *J. Mar. Res.*, 49, 177-202.
- Morel A., Ahn Y.-H., Partensky F., Vaultot D. & H. Claustre, 1993. *Prochlorococcus* and *Synechococcus*: A comparative study of their optical properties in relation to their size and pigmentation. *J. of Mar. Res.*, 51, 617-649.
- Mullin M.M., Sloan P.R. & R.W. Eppley, 1966. Relationship between Carbon content, Cell volume and area in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11, 307-311.
- Murray J.W., Downs J.N., Strom S., Wei C.-L. & H.W. Jannasch, 1989. Nutrient assimilation, export production and ²³⁴Th scavenging in the eastern equatorial Pacific. *Deep Sea Res.*, 36, 1471-1489.
- Murray J.W., Barber R.T., Roman M.R., Bacon M.P. & R.A. Feely, 1994. Physical and biological controls on carbon cycling in the equatorial Pacific. *Science*, 266, 58-65.
- Murray J.W., Johnson E. & C. Garside, 1995. A U.S. JGOFS Process Study in the equatorial Pacific (EqPac): Introduction. *Deep Sea Res.*, 43, 275-294.
- Neale P.J., Lesser M.P. & J.J. Cullen, 1993. Effects of ultraviolet radiation on the photosynthesis of phytoplankton in the vicinity of McMurdo station, Antarctica. *Ultraviolet radiation in Antarctica*, 62, 125-142.
- Ness J.C., Dugdale R.C., Dugdale V.A. & J. Goering, 1962. Nitrogen metabolism in lakes. I- Measurements of nitrogen fixation with ¹⁵N. *Limnol. Oceanogr.*, 7, 163-169.
- Neveux J., Vaultot D., Courties C. & E. Fukai, 1989. Green photosynthetic bacteria in the deep chlorophyll maximum of the Sargasso Sea. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 308, 9-14.
- Neveux J. & F. Lantoiné, 1993. Spectrofluorometric assay of chlorophylls and pheopigments using the least squares approximation technique. *Deep Sea Res.*, 40, 1741-1765.

- Olson R.J., Chisholm S.W., Zettler E.R., Altabet M.A. & J.A. Dusenberry, 1990b.** Spatial and temporal distributions of prochlorophytes in the north Atlantic ocean. *Deep Sea Res.*, 37, 1033-1051.
- Olson R.J., Chisholm S.W., Zettler E.R. & E.V. Armbrust, 1990a.** Pigments, size and distribution of *Synechococcus* in the North Atlantic and Pacific Oceans. *Limnol. Oceanogr.*, 35, 45-57.
- Oudot C. & Y. Montel, 1988.** A high sensitivity method for the determination of nanomolar concentrations of nitrate and nitrite in seawater with a Technicon AutoAnalyser II. *Mar. Chem.*, 24, 239-252.
- Partensky F., Hoepffner N., Li W.K.W., Ulloa O. & D. Vaultot, 1993.** Photoacclimation of *Prochlorococcus* sp (Prochlorophyta) strains isolated from the north Atlantic and the Mediterranean sea. *Plant. Physiol.*, 101, 285-296.
- Partensky F., Blanchot J., Lantoiné F., Neveux J. & D. Marie, 1996.** Vertical structure of picophytoplankton at different trophic sites of the tropical northeastern Atlantic Ocean. *Deep Sea Res.*, 43, 1191-1213.
- Peña M.A., Lewis M.R. & W.G. Harrison, 1990.** Primary productivity and size structure of phytoplankton biomass on a transect of the equator at 135°W in the Pacific Ocean. *Deep Sea Res.*, 37, 295-315.
- Peña M.A., Harrison W.G. & M.R. Lewis, 1992.** New production in the central equatorial Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 80, 265-274.
- Peng T.H. & W.S. Broecker, 1984.** Ocean life cycles and the atmospheric CO₂ content. *J. Geophys. Res.*, 89, 8170-8180.
- Peters F., 1994.** Prediction of planktonic protistan grazing rates. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 195-206.
- Peters F. & T. Gross, 1994.** Increased grazing rates of microplankton in response to small-scale turbulence. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 115, 299-307.
- Peters, H., Gregg M.C. & T.B. Sanford, 1994.** The diurnal cycle of the upper equatorial ocean: turbulence, fine-scale shear and mean shear. *J. Geophys. Res.*, 96, 16913-16928.
- Peterson B.J., 1980.** Aquatic primary productivity and the ¹⁴C-CO₂ method: a history of the productivity problem. *Ann. Rev. Ecol. System*, 11, 359-385.
- Picaut J., Ioualalen M., Menkès C., Delcroix T. & M.J. McPhaden, 1996.** Mechanism of the zonal displacements of the Pacific Warm Pool: Implications for ENSO. *Science*, 274, 1486-1489.
- Platt T., Rao D.V.S. & B. Irwin, 1983.** Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature*, 301, 702-704.
- Platt T., Lewis R. & R. Geider, 1984.** Thermodynamics of the pelagic ecosystems: Elementary closure conditions for biological production in the open ocean. In: *Flows of energy and materials in marine ecosystems*, Plenum, 49-84.
- Platt T., 1985.** Phytoplankton production in oligotrophic ecosystem: the Mediterranean sea. In: *Mediterranean marine ecosystems*, Moraitou-Apostolopoulou M. & V. Kiortis (eds), Plenum Publishing Corporation, 231-246.
- Price N.M., Andersen L.F. & F.M.M. Morel, 1991.** Iron and nitrogen nutrition of equatorial Pacific plankton. *Deep Sea Res.* 38, 1361-1378.
- Price N.M., Ahner B.A. & F.M.M. Morel, 1994.** The equatorial Pacific Ocean: Grazers-controlled phytoplankton populations in an iron-limited ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 520-534.
- Probyn T.A., 1985.** Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton populations in Antarctic surface water. *Limnol. Oceanogr.*, 30, 1327-1332.
- Probyn T.A., 1987.** Ammonium regeneration by microplankton in an upwelling environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37, 53-64.
- Proctor L.M. & J.A. Furhman, 1990.** Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature*, 343, 60-62.

- Radenac M.-H. & M. Rodier, 1996.** Nitrate and chlorophyll distributions in relation to thermohaline and current structures in the western tropical pacific during 1985-1989. *Deep Sea Res.*, 43, 725-752.
- Raimbault P. & V. Gentilhomme, 1990.** Short and long-term responses of the marine diatom *Phaedactylum tricornutum* to spike additions of nitrate at nanomolar levels. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.*, 135, 161-176.
- Raimbault P., Slawick G., Coste B. & J. Fry, 1990.** Feasibility of using an automated colorimetric procedure for the determination of seawater nitrate in the 0 to 100 mM range, examples from field and culture. *Mar. Biol.*, 104, 347-351.
- Raimbault P. & B. Boudjellal, 1996.** Campagne océanographique OLIPAC, N.O., 3 nov. - 1 dec. 1994, Recueil de données, Moutin T. & B. Coste (eds.), CNRS, 266 pp.
- Raimbault P., Slawyk G., Boudjellal B., Coatanoan C., Conan P., Coste B., Garcia N., Moutin T. & M. Pujo-Pay, 1999.** Biomass, new production and export in the Equatorial Pacific at 150°W: Evidence for intense nitrogen recycling. *J. Geophys. Res.*
- Redfield A.C., Ketchum B.H. & F.A. Richards, 1963.** The influence of organisms on the composition of sea-water. In: *The Sea*, Hill M.N. (ed), New York, London, 2, 26-27.
- Rodier M. & R. Le Borgne, 1997.** Export flux of particles at the equator in the western and central Pacific ocean. *Deep Sea Res. II*, 44, 2085-2114.
- Sahlsten E., 1987.** Nitrogenous nutrition in the euphotic zone of the Central North Pacific Gyre. *Mar. Biol.*, 96, 433-439.
- Sherr B. & E. Sherr, 1983.** Enumeration of heterotrophic microprotozoa by epifluorescence microscopy. *Estuarine, Coastal and Shelf science*, 16, 1-7.
- Sherr B.F., Sherr E.B. & J. McDaniel, 1992.** Effect of protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages. *Appl. Environ. Microbiol.*, 58, 2381-2385.
- Sherr E.B. & B.F. Sherr, 1994.** Bacterivory and herbivory: Key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microb. Ecol.*, 28, 223-235.
- Sieburth J. McN., Smetacek V. & J. Lenz, 1978.** Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 1256-1263.
- Sieracki M.E., Haugen E.M. & T.L. Cucci, 1995.** Overestimation of heterotrophic bacteria in the Sargasso Sea: direct evidence by flow and imaging cytometry. *Deep-Sea Res.*, 42, 1399-1409.
- Simon M. & F. Azam, 1989.** Protein content and protein synthesis rates of planktonic bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 51, 201-213.
- Shimada J., Jumars P.A. & E.J. Lessard, 1995.** Influences of turbulence on suspension feeding by planktonic protozoa: experiments in laminar shear fields. *Limnol. Oceanogr.*, 40, 845-859.
- Siegenthaler U. & J.L. Sarmiento, 1993.** Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature*, 365, 119-125.
- Slawick G., 1980.** L'absorption de composés azotés par le phytoplancton marin. Rôle dans la production primaire. Relations avec la photosynthèse et les variables du milieu extra- et intracellulaire. *Thèse Doct. ès-Sciences, Univ. Aix-Marseille II*, 213 pp.
- Smayda T.J., 1970.** The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 8, 353-414.
- Smith R.C., Prezelin B.B., Baker K.S., Bidigare R.R., Boucher N.P., Coley T., Karentz D., MacIntyre S., Matlick H.A., Menzies D., Ondrusek M., Wan Z. & K.J. Waters, 1992.** Ozone depletion: Ultraviolet radiation and phytoplankton in Antarctic waters. *Science*, 255, 952-959.
- Sosik H.M., Chisholm S.W. & R.J. Olson, 1989.** Chlorophyll fluorescence from single cells: Interpretation of flow cytometric signals. *Limnol. Oceanogr.*, 34, 1749-1761.
- Sournia A., 1974.** Circadian periodicities in natural populations of marine phytoplankton. *Adv. Mar. Biol.*, 12, 325-389.

- Steemann Nielsen E., 1952.** The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. perm. int. Explo. Mer*, 18, 117-140.
- Stoens A., Menkès C., Radenac M.-H., Grima N., Dandonneau Y., Eldin G., Memery L., Navarette C., André J.-M., Moutin T. & P. Raimbault, 1999.** The coupled physical-biogeochemical system in the tropical Pacific ocean in sept-nov. 1994. *J. Geophys. Res.*
- Stramska M. & T.D. Dickey, 1992.** Variability of bio-optical properties of the upper ocean associated with diel cycles in phytoplankton population. *J. Geophys. Res.*, 97, 17873-17887.
- Stramski D. & R.A. Reynolds, 1993.** Diel variations in the optical properties of a marine diatom. *Limnol. Oceanogr.*, 38, 1347-1364.
- Stramski D., Shalapyonok A. & R.A. Reynolds, 1995.** Optical characterization of the oceanic unicellular cyanobacterium *Synechococcus* grown under a day-night cycle in natural irradiance. *J. of Geophys. Res.*, 100, 13295-13307.
- Strathmann R.R., 1967.** Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, 12, 411-418.
- Strickland J. & T. Parsons, 1972.** A practical handbook of seawater analysis. *Fish Res. Bd. Canada Bull.*, 167, 310 pp.
- Strom S.L. & H. Loukos, 1997.** Selective feeding by protozoa: model and experimental behaviours and theirs consequences for population stability. *J. of Plankton Res.*, soumis.
- Suttle C.A., 1994.** The significance of viruses to mortality in aquatic microbial communities. *Microb. Ecol.*, 28, 237-244.
- Tans P.P., Fung I.Y. & T. Takahashi, 1990.** Observational constraints on the global atmospheric CO_2 Budget. *Science*, 247, 1431-1438.
- Thomas W.H., 1970.** Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increases in natural tropical Pacific phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 386-394.
- Thompson P.A. , Levasseur M.E. & P.J Harrison, 1989.** Light limited growth on ammonium vs nitrate. What is the advantage for marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 34 , 1014-1024.
- Thompson P.A., P.J Harrison & J. S. Parslow, 1991.** Influence of irradiance on cell volume and carbon quota for ten species of marine phytoplankton. *J. Phycol.*, 27, 351-360.
- U.S. Joint Global Ocean Flux Study, 1997.** Synthesis and modelling project, Implementation Plan. The role of Oceanic Processes in the Global Carbon Cycle. Sarmiento J.J. & R.A. Armstrong (eds.), AOS, Pinceton University, 73 pp.
- Vaulot D., Courties C. & F. Partensky, 1989.** A simple method to preserve oceanic phytoplankton for flow cytometric analysis. *Cytometry*, 10, 629-635.
- Vaulot D., Partensky F., Neveux J., Fauzi R., Mantoura C. & C.A. Llewellyn, 1990.** Winter presence of prochlorophytes in surface water of the northwestern mediterranean sea. *Limnol. Oceanogr.*, 35, 1156-1164.
- Vaulot D., 1992.** Estimate of phytoplankton division rates by the mitotic index method: the f_{max} approach revisited. *Limnol. Oceanogr.*, 37, 644-649.
- Vaulot D., Marie D., Olson R.J. & S.W. Chisholm, 1995.** Growth of *Prochlorococcus*, a Photosynthetic procaryote, in the Equatorial Pacific ocean. *Science*, 268, 1480-1482.
- Vaulot D., LeBot N., Marie D. & E. Fukai, 1996.** Effect of phosphorus on the *Synechococcus* cell cycle in surface Mediterranean waters during summer. *Appl. Environ. Microbiol.*, 62, 2527-2533.
- Vaulot D. & D. Marie, 1998.** Diel variability of photosynthetic picoplankton in the equatorial Pacific. *J. Geophys. Res.*
- Veldhuis M.J.W. & G.W. Kraay, 1993.** Cell abundance and fluorescence of picoplankton in relation to growth irradiance and nitrogen availability in the Res Sea. *Netherlands J. Sea Res.*, 31, 135-145.
- Venrick E.L., Beers J.R. & J.F. Heinbokel, 1977.** Possible consequences of containing microplankton for physiological rate measurements. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 26, 55-76.

- Verity, P.G., Robertson C.Y., Tronzo C.R., Andrews M.G., Nelson J.R. & M.E. Sieracki, 1992.** Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 37, 1434-1446.
- Verity P.G., Stoecker D.K., Sieracki M.E. & J.R. Nelson, 1996.** Microzooplankton grazing of primary production at 140°W in the equatorial Pacific. *Deep Sea Res. II*, 43, 1227-1255.
- Vørs N., Buck K.R., Chavez F.P., Østergaard J.B. & H.A. Thomsen, 1995.** Nanoplankton of the equatorial Pacific with emphasis on the heterotrophic protists. *Deep Sea Res. II*, 42, 585-602.
- Walsh J.J., 1976.** Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 21, 1-13.
- Waterbury J.B., Jackson S.W., Guillard R.R.L. & L.E. Brand, 1979.** Widespread occurrence of a unicellular, marine planktonic, cyanobacterium. *Nature*, 277, 293-294.
- Wheeler P.A. & S.A. Kokkinakis, 1990.** Ammonium recycling limits nitrate use in the oceanic subarctic Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, 35, 1267-1278.
- Wikner J., Rassoulzadegan F. & Å. Hagström, 1990.** Periodic bacterivore activity balances bacterial growth in the marine environment. *Limnol. Oceanogr.*, 35, 313-324.
- Wilkerson F.P., Dugdale R.C. & R.T. Barber, 1987.** Effects of El Nino on new, regenerated, and total production in eastern boundary upwelling systems. *J. of Geophys. Res.*, 92, 347-353.
- Wilkerson F.P. & R.C. Dugdale, 1992.** Measurements of nitrogen productivity in the equatorial Pacific. *J. of Geophys. Res.*, 97, 669-679.
- Williams P.J.leB., Heinemann K.R., Marra J. & D.A. Purdie, 1983.** Comparison of ^{14}C and O_2 measurements of phytoplankton production in oligotrophic waters. *Nature*, 305, 49-50.
- Williams P.J.leB. & J.I. Robertson, 1989.** A serious inhibition problem from a niskin sampler during plankton productivity studies. *Limnol. Oceanogr.*, 34, 1300-1305.
- Wood E.D., Armstrong F.A.J. & F.A. Richards, 1967.** Determination of nitrate in sea water by cadmium-copper reduction to nitrite. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 47, 23-31.