OCEANOLOGICA ACTA, 1990, VOL. SPÉCIAL 10

3

Biomasse et structure de tailles dans les eaux oligotrophes du Pacifique Sud-Ouest (croisière Proligo)

Oligotrophic Size structure Phytoplankton Biomass Tropical waters

Oligotrophe Structure de tailles Phytoplancton Biomasse Eaux tropicales

Lionel LEMASSON ^a, Loïc CHARPY ^a, Jean BLANCHOT ^b

^a Centre ORSTOM - B.P. 529 - Papeete (Tahiti)
^b Centre ORSTOM - B.P. A5 - Nouméa (Nouvelle-Calédonie)

Reçu le 15/09/89, révisé le 30/04/90, accepté le 08/05/90.

RÉSUMÉ

La biomasse des organismes inférieurs à 35 μ m a été évaluée dans les eaux tropicales oligotrophes du Bassin Nord Fidjien (Océan Pacifique Sud-Ouest) en septembre-octobre 1985 (croisière Proligo). Cette biomasse a été évaluée de deux façons ; d'une part globalement à partir de mesures d'ATP pour la biomasse totale, et de mesures de Chl*a* pour la biomasse des autotrophes ; d'autre part à partir de comptages en épifluorescence et après coloration pour évaluer l'importance des différents taxons : eubactéries, cyanobactéries, hétéroflagellés et ciliés hétérotrophes.

Les principaux résultats sont les suivants :

• Il y a une très bonne concordance entre les estimations de la biomasse obtenue à partir des comptages et celle obtenue à partir de l'ATP.

• Le carbone de la biomasse vivante dans les eaux oligotrophes ne représente que 20 % du carbone organique particulaire en suspension (20 % du seston inférieur à 35 μ m).

• le phytoplancton représente en moyenne 40 % de la biomasse vivante évaluée en carbone.

• Ce sont les ciliés qui représentent le compartiment hétérotrophe le plus important (près du tiers de la biomasse vivante totale entre 0,2 et $35 \,\mu$ m).

• La biomasse des bactéries est, comme celle des cyanobactéries, très faible ; l'ensemble représente 4 % du carbone vivant total.

• Les biomasses de bactéries et de cyanobactéries sont équivalentes.

• Plus de 80 % de la biomasse phytoplanctonique est constituée de cellules inférieures à 3 μ m, et 50 % de cellules inférieures à 1 μ m. Une grande partie de Chl*a* appartiendrait à de très petits organismes (Prochlorophytes).

Oceanologica Acta, 1990, volume spécial 10, Actes du colloque Tour du Monde Jean Charcot, 2-3 mars 1989, Paris. 000-000.

ABSTRACT

Biomass and size structure in oligotrophic waters of South-West Pacific Ocean (Proligo cruise)

Biomass of organisms smaller than 35 μ m has been evaluated in oligotrophic tropical waters at a steady point in the North Fijian Basin (SW Pacific) in austral spring (September/October, 1985; Proligo cruise).

Cote 8

ORSTOM Fonds Documentaire

σx

pis

This biomass has been measured by two methods:



21 AOUT 1991.

• Epifluorescent counts and coloration for evaluation of the importance of different taxa : eubacteria, cyanobacteria, heteroflagellates and heterotrophic ciliates.

The main results are:

• the estimates of biomass obtained by counting are almost the same than those obtained by ATP measurements.

• Carbon and living biomass in oligotrophic waters represent only 20 % of suspended particulate organic carbon (20 % of seston lower than 35 μ m);

• Phytoplankton represents roughly 41 % of living carbon;

 \bullet Ciliates are the most important heterotrophic population (a bit less than a third of living biomass between 0,2 to 35 μm);

• Bacteria and cyanobacteria are very poor in biomass. It represents 4 % of the total living carbon;

• Bacteria and cyanobacteria biomass are equivalent;

• More than 80 % of the phytoplanktonic biomass particles are smaller than 3 μ m and 50 % are smaller than 1 μ m. A big part of Chla would be made of very small organisms (Prochlorophytes).

Oceanologica Acta, 1990, volume spécial **10**, Actes du colloque Tour du Monde Jean Charcot, 2-3 mars 1989, Paris. 000-000.

INTRODUCTION

Depuis plus de vingt ans, on sait que le picoplancton $(< 2 \ \mu m)$ et le nanoplancton $(< 20 \ \mu m)$ peuvent représenter un compartiment important des populations naturelles de phytoplancton. Wauthy *et al.* (1967) furent les premiers à soupçonner l'existence de ces très petites cellules ; ils estimaient déjà que dans les eaux oligotrophes du Pacifique Sud "l'ultraplancton" (phytoplancton inférieur à 10 μ m) représentait de 85 à 95 % de la biomasse plytoplanctonique.

L'avènement de méthodes et instruments nouveaux, a permis une analyse plus précise de cette classe de tailles ; Joint et Pomeroy (1986) ont ainsi montré que le picoplancton inférieur à 1 µm produisait dans les eaux tempérées (Mer Celtique) de 20 à 30 % de la production primaire totale, et que le nanoplancton compris entre 1 et 5 µm, pouvait produire 40 % de la production totale. Dans les eaux tropicales de l'Atlantique, Herbland et al. (1985) ont montré que la chlorophylle du picoplancton pouvait représenter jusqu'à 70 % de la chlorophylle totale dans la couche homogène appauvrie en NO3, et que 82 % de la chlorophylle totale étaient liés à des cellules inférieures à 3 µm. Stockner et Antia (1986), Herbland et al. (1985), Platt et al. (1986) ont ainsi montré qu'une grande partie des productions primaire et secondaire, et de la respiration, était due à des populations de très petite taille, la production du phytoplancton inférieur à 2 µm pouvant représenter jusqu'à 80 % de la production primaire.

Co-existant avec le phytoplancton et étroitement mélangées à celui-ci on trouve des populations d'hétérotrophes : bactéries et protozoaires, dont la biomasse est difficilement quantifiable par des méthodes assez pénibles, mais qui sont le maillon essentiel du transfert d'énergie vers les niveaux supérieurs de la chaîne alimentaire. En effet le carbone fixé par le phytoplancton entre dans la chaîne alimentaire selon deux voies différentes : une partie est transmise directement vers les niveaux supérieurs par broutage et transfert d'énergie, une autre partie est incorporée par les bactéries dans le réseau trophique sous forme dissoute et sous forme particulaire inerte.

On sait aussi que les bactéries jouent un rôle important dans la production secondaire comme source de nourriture (Sherr et Sherr, 1984b, 1986). Mais ni le picoplancton, ni les bactéries, ni les petites cyanobactéries, ne peuvent être mangées par la plupart des organismes microzooplanctoniques que l'on récolte, et qui sont supérieurs à 35 μ m. Il est alors vraisemblable que les protozoaires phagotrophes sont un compartiment important de la chaîne alimentaire, et qu'ils sont les principaux consommateurs de pico- et de nanoplancton.

Récemment encore (Sherr et Sherr, 1984a), la question restait posée de l'importance de ce compartiment hétérotrophe; jusqu'à l'avènement de nouvelles méthodes telles que la cytométrie de flux permettant également un tri, le seul moyen d'évaluer les biomasses des divers compartiments pico- et nanoplanctoniques était le comptage optique (épifluorescence et colorations).

La structure de tailles des populations planctoniques des eaux tropicales océaniques a été étudiée dans les eaux oligotrophes du bassin Nord Fidjien (Océan Pacifique SW, fig. 1) lors de la croisière Proligo du N/O Jean Charcot (oct 1985). Une station au point fixe (# P11, 15°S, 173°E) a été occupée du 16 septembre au 7 octobre 1985.

Le but de cet article est de présenter, pour les particules comprises entre 0,2 et 35 µm, une quantification des parts respectives de C vivant par rapport au C particulaire total, puis dans ce C vivant, d'évaluer les parts respectives des compartiments autotrophes et hétérotrophes. Enfin, à l'intérieur de chacun de ces compartiments, de déterminer la structure de tailles pour le phytoplancton compris entre 0,2 µm et 35 µm (dans lequel on incluera les cyanobactéries, ou cyanophycées), et les biomasses respectives des composantes du compartiment hétérotrophe : microflagellés hétérotrophes et ciliés, qui sont les groupes les plus abondants en terme de carbone, et les bactéries.

MÉTHODES

La terminologie la plus communément utilisée (Sherr et Sherr, 1984a ; fig. 2) a été adoptée :

• picoplancton (compris entre 0,2 μm et 2 μm);

nanoplancton (compris entre 2 μm et 20 μm);

• microplancton (compris entre 20 μm et 200 μm.

la classification de Sieburth et al. (1978) séparant les protozoaires aquatiques en 2 groupes a été retenue:

• Protozoaires nanoplanctoníques, de 2 à 20 μm ; ce sont surtout des microflagellés hétérotrophes, des petits ciliés et des amibes.

 Protozoaires microzooplanctoniques, de 20 à 200 μm; ils comprennent les ciliés plus grands et les amibes.

Dans l'étude présente, la limite supérieure a été choisie à 35 µm, et les études portent sur les populations comprises entre 0,2 µm et 35 µm.



Figure 1

Carte de la région du Pacifique sud-ouest, Bassin Nord-Fidjien, et position de la station # P11 (Croisière Proligo). Map of the North-Fidjian Basin (southwest Pacific ocean) and

situation of the # PII station (Proligo cruise).

STRUCTURE DE TAILLES DANS LE PACIFIQUE TROPICAL

La pénétration lumineuse a été mesurée avec un quantamètre LICOR, donnant le PAR (Photosynthetic Available Radiation) entre 350 et 700 nm. La cellule (à correction de cosinus) était gréée sur le câble avec un capteur de pression. Après prélèvement avec une bouteille G.Oceanics de 301, l'eau était transvasée (après pré-tamisage sur soie de 35 µm de vide de maille) dans des conteneurs "obscurs" ; le sous-échantillonnage des flacons d'incubation (en borosilicate) était effectué au laboratoire. Certaines incubations étaient faites in situ, d'autres dans un incubateur thermostaté (éclairage artificiel, tubes de type Grolux pour l'horticulture) d'autres enfin en incubateur avec circulation d'eau de surface (température de la couche homogène) et tamisage de la lumière avec des filtres de nickel calibrés, permettant un tamisage de la lumière de 0,7 % à 60 % de la lumière incidente.

L'activité introduite était de l'ordre de 10 µCi pour des volumes de 250 cm³ d'échantillon à incuber. Après incubation les échantillons sont filtrés sur filtre de fibre de verre GF/F et rincés avec 2 cm³ de solution HCl N/100. Les comptages en scintillation liquide (Aquasol) étaient effectués à bord avec un compteur Packard Tricarb - 300. Les comptages ont été corrigés avec une courbe de "quenching".

Les nutrients et autres descripteurs chimiques ont été analysés par les méthodes classiques (Grasshoff et al., 1983) au Technicon, les phosphates l'étant simultanément au Technicon et au spectrophotomètre. Aucune différence statistique n'existe entre les résultats obtenus par les moyens d'analyse. La chlorophylle a été mesurée à partir de filtrations effectuées sur filtres GF/F et d'extraction à l'acétone, les calibrations étant faites avec de la chlorophylle de Sigma Co, et les mesures de fluorescence avec un fluorimètre Turner 112. Le matériel particulaire était recueilli sur filtres GF/F préalablement passés à 450°C et lavés avec HCl N/10, puis rincés à



Figure 2

Rôle des protozoaires hétérotrophes dans le réseau trophique. Flèches en trait plein : voies directes de recyclage des nutrients inorganiques dissous (NID) et de la matière organique dissoute (MOD). (d'après Sherr et Sherr, 1984a).

Roles of heterotrophic protozoa in aquatic food webs. Dashed arrows: recycling pathways of dissolved inorganic nutrient (NID) and dissolved organic matter (MOD). Solid arrows: direct pathways of carbon and energy flows (from Sherr and Sherr, 1984a).

L. LEMASSON et al.

l'eau bi-distillée. Le Cp a été déterminé au laboratoire à terre avec un appareil CHN HP-185B. L'ATP, récolté sur filtre Millipore 0,45 μ m et extrait suivant la méthode de Holm-Hansen et Booth (1966), a été déterminé avec un luminomètre LKB, l'étalonnage étant fait avec des standards internes.

Les séparations de tailles ont été effectuées sur filtres Nuclépore.

• *Bactérioplancton* : La biomasse a été déterminée par numération (autofluorescence et épifluorescence pour les cyanobactéries, AODC et épifluorescence pour les eubactéries, (Garnier et Dufour, 1987).

•Nanozooplancton : les prélèvements étaient effectués à la bouteille de 30 l, la biomasse et la composition faunistique étant déterminées par comptage après fixation (Blanchot, 1987).

Tous ces résultats sont disponibles au Centre de données de l'ORSTOM de Nouméa (Lemasson et Crémoux, 1985; Blanchot et Gérard, 1987).

Méthode de détermination de la biomasse inférieure à $35 \,\mu m$

Le terme biomasse s'applique usuellement à toute la matière particulaire organique, vivante et inerte, alors que le terme propre est seston. *Stricto sensu*, il ne devrait s'appliquer qu'à la partie vivante, la biomasse inerte étant une partie du tripton. Aussi dans la suite de cet article les termes biomasse et tripton seront-ils utilisés dans leur sens propre. La biomasse, évaluée en terme de carbone, sera représentée par C_{ATP} ou par C_v (Carbone "vivant").

Grâce à l'ATP, qui ne se trouve que dans la partie vivante, et avec un coefficient de conversion idoine, on en déduira C_{ATP} :

 $C_{ATP} = [ATP]^* 250 \text{ (en poids)}$

[ATP] : concentration en g ATP m⁻³

Le coefficient 250, généralement utilisé pour l'océan (Holm, Hansen et Booth, 1966), est, selon Laws *et al.*, (1984) en bon accord avec les observations de comptages au microscope et d'évaluation de biomasse par biovolume. Sa valeur pour les compartiments hétérotrophes sera discutée dans la suite de l'article.

La part du tripton, représentée par : C_p +, C_p étant le C particulaire total, vivant et inerte, sera donnée par la relation suivante :

 $Cp = C_{ATP} + Cp +$

Notations : Les notations suivantes seront utilisées par la suite: C_{phy} , C_b , C_{zpk} , C_{het} , ΣC_v représentant respectivement, le carbone du phytoplancton, des bactéries, du zooplancton et des hétérotrophes.

Cette biomasse C_{ATP} se répartit en deux grands compartiments :



Toutes ces populations sont étroitement mélangées dans un ensemble de tailles comprises entre 0,2 et $35 \,\mu$ m.

La biomasse du phytoplancton pourrait normalement être déductible des comptages. Cependant, ceux-ci ne recensent que les cellules suffisamment grandes pour être visibles, alors qu'une bonne partie de la chlorophylle se trouve dans les prochlorophytes de taille comprise entre 0,4 et 0,8 μ m (Chisholm *et al.*, 1988) qui ne peuvent être dénombrés visuellement par comptage ; ils n'ont pu être découverts que récemment avec la cytométrie de flux.

Pour obtenir la partie de biomasse correspondant aux autotrophes, un paramètre spécifique de ceux-ci tel que la chlorophylle a été choisi, permettant ensuite l'utilisation d'un rapport de conversion : $C_{phy}/Chla$ (poids/poids). Le problème est alors d'avoir un rapport fiable $C_{phy}/Chla$.

Plusieurs solutions sont disponibles :

• soit prendre un rapport dans la littérature (tab. 1) :

Tableau 1

Valeurs du rapport Cphy/Chla

Auteurs	C phy		Lieu	
Strickland (1960)	30		Pac.Central N	
Eppley <i>et al.</i> (1973) Eppley <i>et al.</i> (1973)	35 a 60 50 à 200	moy = 180	0m; Pac.Cent. N	
Eppley (1968)	10 à 230	·	cultures	
Sinclair et al. (1979)	25 à 140 33 à 107		estuaire (C _{ATP} /Chla)	
Berman and Eppley(1974)	13 à 93 90	moy = 53	C comptages/Chla	

On constate que les valeurs du rapport sont comprises entre des limites très larges, ce qui s'explique par la diversité des proportions entre tripton, cellules phytoplanctoniques et cellules hétérotrophes que l'on rencontre d'une part dans le temps, d'autre part dans l'espace.

• Soit calculer ce rapport à partir d'expériences appropriées. Deux possibilités s'offrent alors :

a. Prendre le rapport $C_p/Chla$ calculé dans le maximum profond de chlorophylle (MPC) ; dans ce cas on fait l'hypothèse que $C_p/Chla$ est peu différent de $C_{phy}/Chla$, ce qui revient à estimer que dans le MPC l'essentiel de la biomasse est constitué de phytoplancton ; on fait cependant une grosse erreur, comme nous le verrons par la suite, car il y a, outre une quantité non négligeable de

372

tripton, une biomasse importante de flagellés hétérotrophes et de ciliés dans le MPC. Cette valeur prise dans le MPC est alors certainement trop élevée. Dans notre cas C_{phy} /Chla dans le MPC est voisin de 70, ce qui parait effectivement excessif.

b. Calculer $Cp_{hy}/Chla$ à partir d'incubations à la lumière, en considérant que l'accroissement DC de C au cours de l'incubation est proportionnel au rapport $C_{phy}/Chla$ c'està-dire que :

 $D C_{phy}/C_{phy} = D Chla/Chla$

On négligera la respiration dans ce calcul.

Mais le rapport $C_{phy}/Chla$, variable sur la colonne d'eau, est plus élevé dans les couches superficielles que dans le MPC. Comme il n'est pas possible d'avoir une distribution continue de ce rapport sur toute la colonne d'eau, il a semblé intéressant de considérer deux couches: la couche homogène et celle du MPC. Le rapport a été calculé en utilisant une série de mesures effectuées lors de Proligo, et lors de croisières Prefil (Prog. Procal) qui ont eu lieu dans la zone des îles Loyauté, relativement proches (160 ° E, 20° S) de la station Proligo, et dont les eaux sont également oligotrophes (tab 2):

Tableau 2

Croisière	Prof (m)	Phytopl.	Nb mesures	C/Chla
PREFIL 3 #1014-déc 1982	20 (CH) 80 (MPC)	0,5<<5 μm	1 1	100 38
PREFIL 6 #1062-sept 1983	100 (MPC)	0,5<<50 µı	n l	23
PREFIL 9 #1047-mai 1984 #1064-mai 1984	80 (MPC) 90 (MPC)	0,5<<5 μm	1 1	22 35
PROLIGO #559-oct 1985	0 à 80 (CH) 80 à 120 (MPC)	0,5<<35 µr	m 6 3	102 34

On prendra donc une moyenne, soit $C_{phy}/Chla = 100$ pour la couche homogène (CH), et pour la couche du MPC: $C_{phy}/Chla= 30$. Cette dernière valeur est d'ailleurs la même que celle proposée par Strickland (1960), pour des populations non carencées en éléments nutritifs, ce qui est le cas dans la couche du MPC située dans la nutricline.

Les valeurs de biomasses des différents compartiments hétérotrophes ont été déterminées à partir de comptages et de coefficients de conversion "Volume cellulaire-Carbone". Une difficulté réside dans le choix de ces coefficients, puisque les volumes cellulaires des populations de Ciliés et de Flagellés hétérotrophes varient énormément (Sherr et Sherr, 1986 ; Björnsen et Bo Riemann, 1988). Un certain nombre de déterminations de tailles (20 par catégorie) ont été effectuées lors de la croisière. Ce sont ces valeurs (Φ 27,26 µm pour les ciliés, Φ 7,76 µm pour les hétéroflagellés), d'ailleurs voisines de celles de Sherr et Sherr (1986), qui ont été utilisées (tab. 3). Le facteur de conversion C_{cell} -Volume_{cell} est celui proposé par Laws *et al.* (1984):

 $C_{cell} = V_{cell} * 0,15 \text{ gC ml}^{-1}$

Pour les bactéries, l'estimation du contenu en carbone a été faite avec le facteur de conversion de 5,6 * 10^{-13} gC .µm⁻³ (Bratbak, 1985; Björnsen and Riemann 1988; Simon et Azam 1988) et un volume cellulaire moyen de 0,0575 µm³ (Dufour et Garnier, 1990).

Tableau 3

Teneurs en Carbone des diverses populations (eau tamisée sur $35 \ \mu m$)

Cellules	C.(cell)-1	Diam. cell. moyen	Réf.
Ciliés	754,4 pg	21,26 +/- 12,07 μm	Blanchot (1985) (rés. non pub.)
		20 µm	Sherr et Sherr (1986)
Flag. hétérotrophes	36,8 pg	7,76 +/- 4,43 μm	Blanchot (1985) (rés. non pub.)
		10 µm	Sherr et Sherr (1984a)
Cyanobactéries	0,15 pg		Laws et al. (1984)
Bactéries	32,2 fg	V = 0,0575 µm3	Bratbak 1985) Dufour et Garnier (1990)

RÉSULTATS

Des comptages ont été effectués sur toute la colonne d'eau à 10 niveaux entre 0 et 200 m, à une seule station (# 552 - 20 sept 1985) pour les compartiments concernant les bactéries, les cyanobactéries, les hétéroflagellés et les ciliés ; les autres descripteurs de biomasse (ATP, C_p , P_p , Chla) ont été mesurés à ces mêmes niveaux, avec la production primaire et les descripteurs hydrologiques. La couche homogène allant de 0 à 80 m (fig. 3), un rapport $C_{phy}/Chla = 100$ a été utilisé, ainsi qu'au niveau 200 m, situé au-dessous de la couche du MPC ; cette couche du MPC est comprise entre 90 et 150 m, dans laquelle un rapport de 30 a été retenu.

Le tableau 4 rassemble les résultats. Entre 0 et 200 m on constate que le C_{ATP} ne représente qu'environ 20 % du Carbone particulaire (Cp) total. Avec 4 stations, et un échantillonnage sur 10 niveaux à chaque station, la moyenne du pourcentage de C_{ATP} est de 17,3 % du C_p total (tab. 5).

Les distributions verticales de C_{ATP} , C_p +, $\sum C_p$, $\%(C_{ATP}/C_p)$ et P_p de la station 552 sont représentés sur la figure 4 ; on constate que les deux courbes de distribution de P_p et de $\%(C_{ATP}/C_p)$ présentent un dessin identique, montrant le lien étroit existant entre le phosphore et la matière vivante.

Tableau 4

Calcul de la biomasse par population

Z	CATP	C _{bact}	Ccyano	Cciliés	$C_{fl. het}$	Cphyto	ΣC_v	%C _{ATP} /C
0	8250	103	36	528	2462	2300	5429	19,5
10	10000	-	39	-	-	2700		16,8
20	6500(1)	341	84	1117	2498	5000	9040	13,5
40	12000	(299) ⁽²⁾	95	2014	2898	4600	9906	26,9
50		277	-	-	-	-		
60	12000	200	63	3357	2975	6600	13195	12,7
70		844						
80	19000(3)	325	113	5379	2176	4100	12093	22,7
90		557						
100	14250	280	155	6050	1539	3780	11804	21,2
120	13000	544	225	2671	2077	6810	12327	20,9
150	12250	196	3	3697	2176	3660	9732	18,5
200	9000	219	1	2097	2338	500	5155	10,5
250	1500	46	0		300			4,2
500	1750							2,8
750	1000							1,0
1000	2500							4,5
1500	1000							2,2
2000	250							0,6
2500	1750							1,8
3000	1500							2.7

(1) cette valeur parait faible au vu de la distribution verticale des autres descripteurs chimiques; la valeur interpolée: 10700, est plus vraisemblable.

 (2) valeur interpolée.
(3) Cette valeur, trop élevée au vu des autres descripteurs est due à une mesure vraisemblablement aberrante. La valeur interpolée 13125 semble plus probable.

Tableau 5

Pourcentage de biomasse par rapport au Carbone du seston

Date	% C _{ATP} /C _p
20/9 24/9 2/10 3/10	17,3 18,8 24,2 13,7
Моу	18,9





Distribution verticale de la température, de PO4 -P et NO3-N, de la Chla et de la biomasse totale des divers taxons à la station 552. Les positions de la

the habit observe the interval between the MPC depth (120 m) and this observe the interval between the MPC depth (120 m) and this observe the interval between the MPC depth (120 m) and the destination of the depth of the deep maximum of chlorophyll are pointed out on the diagram. It is interesting to observe the interval between the MPC depth (120 m) and this one of the history of the depth this one of the biomass maximum (between 60 and 120 m).



Figure 4

Distribution verticale du carbone vivant (C_v ou C_{ATP}), du carbone particulaire inerte (C_p +), du phosphore particulaire (P_p) et du pourcentage de C_v par rapport au carbone particulaire total, vivânt et inerte (C_p). On constate que tout le C_v se trouve pratiquement dans les 200 premiers mètres. Vertical distribution of living carbon (C_v or C_{ATP}), dead particulate carbon (C_p +), particulate phosphorus (P_p) and ratio (in percentage) of C_v to total particulate carbon, living and unliving (C_p). Nearly the whole C_v is the unner 200 m layer upper 200 m layer.

Distribution verticale de la biomasse et structure hydrologique

La répartition de la température présente une anomalie au bas de la couche homogène, avec une inversion de température remarquable; ce type de distribution a été observé plusieurs jours de suite. La concentration en Chla est faible dans la couche homogène entre 0 et 80 m (inférieure à 0,06 mg.m⁻³), alors que la biomasse totale ($\sum C_v$) est importante entre 20 et 150 m ; toute la biomasse inférieure à 35 µm se situe pratiquement dans la couche épuisée en nutrients, c'est-à-dire dans les 150 premiers mètres, avec une distribution verticale homogène comme nous le montre la figure 3. Le maximum de chlorophylle se trouve décalé vers le bas par rapport à la biomasse hétérotrophe.

Si la moyenne de $\sum C_v/C_p$ est proche de 20 %, on constate cependant qu'entre 0 et 150 m le pourcentage de $\sum C_v/C_p$ peut parfois atteindre 50 % (fig. 5).

Entre 750 et 3000 m, la concentration en ATP varie de 1 à 10 ng.l⁻¹, soit 0,25 à 2,50 μ g. C l⁻¹, un maximum de 2,5 μ g.l⁻¹ étant observé à 2750 m. Ces valeurs sont un peu plus élevées que celles de Winn *et al.* (1984), qui avaient trouvé, dans la même gamme de profondeurs, des concentrations en ATP de 1 à 2 ng.l⁻¹, soit 0,25 à 0,50 μ g C l⁻¹.



Pourcentage de C_{v (ATP)} par rapport au C_p total pour l'ensemble de la croisière. Le trait gras représente une valeur moyenne du pourcentage, qui est voisin de 20 % dans la couche homogène.

Ratio of $C_{v(ATP)}$ to total C_p (in percentage) for the whole cruise. Thick line is the mean value of the ratio (around 20% in the mixed layer.

La distribution verticale des biomasses est représentée figures 6, 7 et 8. La biomasse des flagellés hétérotrophes se répartit à peu près uniformément sur toute la colonne d'eau, alors que les cyanobactéries disparaissent endessous de 120 m. Le pic de ciliés, entre 60 et 150 m, correspond au maximum de biomasse de phytoplancton. Le maximum d'hétéroflagellés se trouve dans les couches supérieures (20 à 60 m) là où se trouve le maximum de bactéries et de cyanobactéries.

Afin de comparer les deux modes d'évaluation de la biomasse à la station 552, on a calculé le C correspondant au nombre de cellules comptées à chaque niveau. Avec 9 valeurs entre 0 et 200 m, la corrélation entre $C_{v (ATP)}$ et ΣC_{v} (somme des biomasses de chaque compartiment) est très hautement significative : r = 0,89 (P < 0,001). La distribution ΣC_{v} vs $C_{v(ATP)}$ est représentée figure 9.

L'équation de la droite des moindres rectangles est :

$$\Sigma C_v = 1,49 * C_{v(ATP)} - 7455,6$$

Proportions des biomasses des divers compartiments par rapport à la biomasse totale pour la station 552

Pour avoir le pourcentage de Cv par rapport au \sum Cp on utilisera comme référence le Cv (ATP) qui donne une valeur globale de la biomasse entre 0,45 µm et 35 µm (l'erreur introduite en comparant Cv (ATP) entre 0,45 µm et 35 µm et \sum Cv entre 0,2 et 35 µm est très faible, et dans les limites des erreurs de mesures, car la biomasse bactérienne entre 0,2 et 0,45 µm est elle-même très faible).

La biomasse de chaque groupe est ensuite comparée à la biomasse totale $\sum Cv$ (en pourcentage)^{*}; les résultats sont rassemblés dans le tableau 6.

Tableau 6

Part des divers compartiments par rapport à la biomasse totale (en %)

C _{v(ATP)}	B _b	B _{cyano}	B _{ciliés}	B _{flag.het}	B _{phy}
ΣСр	ΣCv	ΣCv	ΣCv	ΣCv	ΣCv
17,3	3,3	0,8	31,5	23,2	41,2

Les proportions relatives à la biomasse totale sont représentées sur la figure 10. On remarque que la part des cyanobactéries dans le phytoplancton total, évaluée en carbone, est faible, puisque $B_{cyano}/B_{phyto} = 2,0$ %; on notera également l'importance des particules inertes dans la matière organique particulaire puisqu'elle représente plus de 80 % de celle-ci.



Figure 6

Biomasses (éch. Log) des divers compartiments. Distribution uniforme des bactéries et cyanobactéries entre 0 et 140 m (pic de cyanobactéries à 120 m, dans le pic du MPC).

dans le pic du MPC). Biomass (in logarithmic scale) of each living class. Vertical distributions of bacteria and cyanobacteria: similar between 0 and 140 m (sharp maximum of cyanobacteria at 120 m, in the MPC maximum).



Distributions des Copépodes (nombre d'individus par m⁻³) et des % C_{phy}/C_v . Le maximum de production primaire est au dessus de MPC. (Rapprocher des fig. 6, 8).

fig. 6, 8). Distribution of copepods (number per m^3) and % (C_{PHY}/C_v . The maximum of primary production is above the MPC. (Compare with Fig. 6, 8).



Distributions verticales : production primaire (¹⁴C), C_p, ATP, Chla (# 552). Le pic de production correspond à un pic de Cp, et à un maximum d'ATP. La couche productive s'étend sur 200 m (PAR (200m) = 0,36% PAR (0⁻). Vertical distributions: primary production (¹⁴C), C_p, ATP, Chla (# 552). The maximum of production is corresponding to the maximum of C_p and ATP. The layer of primary production is spreading to 200 m; (PAR (200) = 0,036% PAR (0⁻).



Figure 8





Régression $C_{v(ATF)}$ et ΣC_v . La droite des moindres rectangles ne passe pas par l'origine, et met en évidence la différence entre les deux types de détermination de la biomasse.

Linear regression $C_{V(ATP)}$ vs ΣC_v . The last sqares line does not get through the origin; there is a difference between the two methods of determination of biomass. This difference is examined in the text. Figure 10

Distributions relatives des biomasses des divers compartiments à la station 552. Comparative distributions of biomass of the living classes (# 552). Il est remarquable de constater que la biomasse est constituée surtout de ciliés et de phytoplancton (70 % du total), alors que l'ensemble (bactéries + cyanobactéries) ne représente que 4,1 % de la biomasse totale.

Biomasses intégrées entre 0 et 200 m

Les valeurs des biomasses intégrées sur la colonne d'eau entre 0 et 200 m, avec 9 niveaux de mesures, sont données dans le tableau 7.

Tableau 7

Figure 11

Valeurs des biomasses en mg. C m-2 entre 0 et 200 m

$\Sigma C_p C_{v(ATP)}$	C _b	C _{cyano}	C _{ciliés}	C flag.h	C _{phy}	ΣCv
13682,4 2369,3	65,5	16,1	630,7	463,8	823,1	1999,2

Variations nycthémérales de la biomasse totale

Aucune conclusion ne peut être tirée des distributions verticales d'ATP in situ entre les stations du matin et du soir. Il y a tout d'abord une forte influence des ondes internes sur la répartition verticale des biomasses (Lande et Yentsch, 1988). Ensuite, comme 60 % de l'ATP représentent les hétérotrophes, les variations de biomasse totale sont étroitement reliées à celles des composantes de ce groupe de populations. Nous ne disposons que d'une seule série d'observations in situ sur les répartitions des différentes populations entre le matin et le soir (tab. 7). Il n'est donc pas possible d'en tirer des conclusions, mais compte tenu du fait que les mesures portent sur l'intégralité de la colonne d'eau entre 0 et 200 m (ce qui atténue les variations éventuelles dues à des

oscillations verticales de la masse d'eau), ces observations nous donnent une indication sur les variations nycthémérales de biomasse. On constate que si la biomasse des ciliés croît entre le matin et le soir, celle des hétéroflagellés varie dans l'autre sens, comme cela apparaît sur les figures 11 et 12.

Tableau 8

Variations de biomasse des divers compartiments. # 53 (20 Sept 1985) Intégration entre 0 et 200 m (mg C m⁻²)

	C _{ciliés}	C flag.hét.	C phy	C _{v(ATP)}
Matin	525,3	990,5	625,5	2141,4
Soir	860,2	322,1	766,5	1941,3
D(Csoir-Cmatin)	+334,9	-668,4	+141,0	-200,1
Variations (%)	+63,8	-67,5	+22,5	-9,3

On observe en effet une forte baisse de la biomasse d'hétéroflagellés entre le matin et le soir (rapport de 1 à 3). La biomasse totale Cv(ATP) par contre a peu varié (9 %) : compte tenu des erreurs méthodologiques sur la détermination de l'ATP on peut estimer qu'elle est restée constante. En fait il y a redistribution des biomasses : augmentation des ciliés (+ 64 %), diminution des flagellés hétérotrophes (- 67 %).

Structure de tailles du phytoplancton et de la biomasse

A partir de la répartition des biomasses entre hétérotrophes et autotrophes, il est alors intéressant d'étudier la répartition par tailles du phytoplancton entre 0,2 et 35 µm. Nous utiliserons trois descripteurs globaux : P_p (phosphore particulaire) pour l'ensemble du seston,



Figure 12

Variations du $C_{v(ATP)}$ et C_{phy} entre le matin et le soir. On constate l'importance des ondes internes dans les distributions verticales des paramètres (#552, 20 sept). Variations of $C_{v(ATP)}$ and C_{PHY} from morning to night. Internal waves are influencing the vertical distributions of parameters (#552, 20 sept).

Variations of ciliates and heteroflagellates biomass from morning to night. The number of heteroglagellates is sharply decreasing during the day, whereas the ciliates number is rather increasing (#552, 20 sept).

Variations de biomasses des ciliés et des hétéroflagellés entre le matin et le soir. Il y a une baisse brutale des hétéroflagellés pendant la journée, alors que

le nombre de ciliés tend plutôt à croître (#552, 20 sept).

ATP pour l'ensemble de la matière vivante et Chl*a* pour le phytoplancton. Les séparations par tailles ont été faites pour l'assemblage compris entre 0,2 et 35 μ m, à 1, 3, 5 et 10 μ m.

ENSEMBLE DU SESTON

• P_p : il existe une excellente relation entre le P_p et le log naturel du diamètre : Ln Φ . Par exemple, à la station (# 57 - 23 sept 1985), la corrélation est très hautement significative (r = 0,981 pour 5 valeurs ; fig. 13).



Figure 13

Relation P_p / Diamètre des particules du seston ; r = 0.98. Relations PP vs Diameter of seston particles; (r = 0.98).

L'équation de la droite de régression est :

$$P_n = 15,087 + 4,386 * Ln \Phi$$

Ceci signifierait que, si l'on admet que tout le P_p appartient à des cellules vivantes, la teneur de P relative à la taille de la cellule diminue lorsque la taille augmente, comme cela a été montré pour le carbone (Björnsen et Bo Riemann, 1988).

• ATP : Curieusement les résultats sont beaucoup plus variables avec l'ATP, comme s'il y avait une redistribution au cours du temps entre la partie inerte et la partie vivante dans le seston, variations qui n'apparaîtraient pas dans le Pp. Ces variations de l'ATP dans une classe de tailles peuvent refléter des alternances dans les successions de populations, provoquées par des apports transitoires d'éléments nutritifs comme cela est suggéré par le modèle de Klein et Coste (1984). La dispersion des résultats est très grande (tab. 9). Elle montre en fait la très grande variabilité des populations (ou des compartiments vivants). On peut cependant en conclure que, B représentant la biomasse:

B (< 10 μ m) = 60 à 100 % de Btotale B (< 5 μ m) = 50 à 100 % de Btotale. (50 % entre 120 et 150 m) B (< 3 μ m) = 50 à 80 % de Btotale

 $D((3 \mu m) = 30 a 30 \% dc Diotaic$

B (< 1 μ m) = 40 à 60 % de Btotale.

	Distribution par classes de tailles de Cv (ATP)					
Date	(m)	<1 µm	<3 µm	<5 µm	<10 µm	
17/9	60		55,1	_		
19/9	30	97,3	74,0			
22/9	20		19,4	61,3		
23/9	20		45,3	88,9	100	
25/9	0	50,0		50,0		
1/10	0	41,3	79,6			
	20	63,3				
2/10	0		77,2			
-	10	82,2		58,1		
	20			100		
	40			100		
	60			46,8		
	80			100		
	100			100		
	120			55,0		
	150			48,1		
	200			100		
6/10	60	100		100		
	140	100		100		

PHYTOPLANCTON ET DISTRIBUTION DE TAILLES

Les résultats sont plus cohérents avec les distributions de tailles du phytoplancton déduites de la Chla (tab. 10). Rappelons que les deux séries ont été traitées par la même méthode : filtrées sur GF/F et extraites au méthanol.

Tableau 10

Tableau 9

Répartition par tailles du phytoplancton

Taille: X µm	(0,5<[Chla] <xµm)< th=""><th colspan="3">Nombre d'observations</th></xµm)<>	Nombre d'observations		
	(0,5<[Chl a]<35µm)			
0,5 < X < 5 μm	86,3	25; σ = 6,1	Ensemble de la croisière	
	84,6	10	# 564 (2 oct.)	
	88,0	12	# 579 (6 oct)	
0,5 < X < 3 μm	84,6	11; σ = 11,1	Ensemble de	
$0,5 < X < 1 \ \mu m$	56,4	31	la croisière	

Les distributions verticales de la chlorophylle inférieure à 5 μ m et à 3 μ m sont très voisines (fig. 14) ; il y a dans les deux cas un minimum à 20 m. La concordance est d'autant plus intéressante que les trois distributions ont été mesurées à des jours différents, les structures physiques (température et thermocline) n'ayant pas changé.

Les comparaisons de la Chl $a < 1 \ \mu m$ du 20/9 (# 552) et du 24/9 (# 559) représentées fig. 14 apparaissent très différentes l'une de l'autre, ce qui pourrait montrer la variabilité de la distribution des classes de tailles à l'intérieur d'un même assemblage, en fonction du temps ou en relation avec des évènements impulsionnels (enrichissements de courte durée).



Figure 14

Distribution verticale du phytoplancton (Chla) par classes de tailles. Vertical distribution of phytoplankton (Chla) in size classes.

Nous disposons de 3 distributions verticales $< 1 \, \mu m$, dont deux sont très voisines (celles du 24/9 et du 5/10) avec un maximum intéressant à 120 m pour les deux distributions (fig. 14). Celle du 20/9 (# 552) est fort différente puisque la proportion moyenne de cellules inférieures à 1 µm entre 0 m et 120 m n'est que de 22 % alors que pour les deux autres stations cette proportion est de 57 %. Ceci montre la variabilité de la distribution des classes de taille à l'intérieur d'un même assemblage qui est fonction du temps ou en relation avec des évènements de type impulsionnel (enrichissements de courte durée) ; ces distributions reflèteraient donc soit une situation anormale consécutive à un micro-upwelling (apport d'éléments nutritifs) ayant entraîné un développement phytoplanctonique du type "production en zone riche", c'est-à-dire avec des grosses cellules de phytoplancton et donc un compartiment de cellules inférieures à 1 µm plus réduit, soit une réalité impliquant une instabilité réelle et une oscillation des biomasses des populations des divers compartiments autour d'un équilibre jamais atteint.

DISCUSSION

Cet essai d'évaluation de la biomasse des diverses populations dans des eaux oligotrophes fait appel à un certain nombre d'hypothèses.

Tout d'abord intervient le choix du rapport $C_{phy}/Chla$. On trouve dans la littérature (tab. 1) une très large gamme de valeurs, allant de 12 (pour des cultures, Taguchi 1976) à 200 (Eppley *et al.*, 1973). La valeur choisie ($C_{phy}/Chla =$ 30, Strickland, 1960) est celle de populations non carencées et en bonne santé, ce qui correspond aux conditions rencontrées lors de la croisière Proligo, où la croissance du phytoplancton en milieu hauturier oligotrophe est limitée plus par le broutage que par la lumière ou les éléments nutritifs (Goldman *et al.*, 1979; Hecky et Kilham, 1988). Cette question de la limitation de la croissance a été discutée par Howarth (1988) qui, comme Goldman *et al.* (1979), estime qu'aucune limitation n'existe dans les eaux oligotrophes où le

phytoplancton croît à son taux de croissance maximum (μmax) et n'est pas du tout limité en nutrients car les rapports C/N/P des cellules algales sont voisins des rapports théoriques (Goldman 1980 ; Goldman et al. 1979, 1983 ; Howarth, 1988). Ce phytoplancton est en effet adapté pour croître dans des conditions de faibles concentrations en nutrients. Taguchi et al. (1988), en utilisant la technique du marquage de la chlorophylle, trouvent que ce rapport est remarquablement constant et égal à 31 \pm 1 g C.(g Chla)-1 dans le MPC. Par contre dans la couche homogène des 50 premiers mètres, ce rapport est voisin de 80 (zone des Caraïbes) et de 100 ou plus dans certaines eaux oligotrophes du Pacifique. Nous avons donc choisi un rapport de 30 dans la couche du MPC, et de 100 dans la couche homogène. La valeur de la biomasse du phytoplancton calculée peut donc en fait être plus élevée si l'on prend un rapport légèrement supérieur à 30.

Le choix des rapports de conversion Volume cellulaire/Carbone, pour les hétérotrophes, est délicat et discutable. Deux composantes interviennent : d'une part la taille de la cellule, d'autre part la teneur en carbone de cette cellule qui est une fonction non linéaire du volume de celle-ci ; on peut estimer en fait qu'elle est quasiment inversement proportionnelle au diamètre de la cellule (Björnsen et Bo Riemann, 1988). De ce fait, la teneur en carbone est relativement plus élevée pour les cellules de petite taille que pour les grosses cellules. Le choix du diamètre moyen des ciliés (21,26 µm) et des flagellés hétérotrophes (7,76 µm) a été fait d'après les résultats de Proligo ; ils sont très voisins de ceux de Sherr et al. (1984a et b, 1986). En outre un certain nombre d'hypothèses doivent être faites sur la taille moyenne des populations de ciliés et de flagellés hétérotrophes, de même que sur la teneur en carbone cellulaire et qui ont été discutées par les auteurs cités précédemment ; la valeur de 0,15 pg C.ml-1 a finalement été choisie, qui est une valeur moyenne pour cette gamme de tailles.

Enfin, il est toujours possible que les divers tamisages nécessaires pour évaluer les fractions de phytoplancton détruisent une partie des cellules ce qui entraînerait une sous-estimation des fractions intermédiaires. Cependant Takahashi *et al.* (1983) estiment que le prétamisage n'a pas une incidence profonde sur la structure des populations, les cellules étant d'autant plus résistantes qu'elles sont plus petites.

Il existe une différence notable entre les évaluations de la biomasse totale calculée avec l'ATP (2369,3 mg C.m⁻²) et avec la sommation des diverses populations (1999,2 mg C.m⁻²). Outre les incertitudes d'échantillonnage et d'analyse, le choix du rapport de conversion C/ATP a une grande importance. Pour le phytoplancton un rapport de 250 est communément adopté ; or le compartiment phytoplanctonique représente environ 40 % de la biomasse. Pour le zooplancton le rapport C/ATP, beaucoup plus faible, est voisin de 50. On peut donc supposer que le chiffre utilisé de 250 pour l'ensemble des populations est trop élevé, ce qui nous donnerait un C_{ATP} un peu trop grand. Nous avons vu que la biomasse réelle (C_v) représentait 17,3 % du C_p total (écart - type = 4,3). Cette valeur est caractéristique des eaux oligotrophes. En effet Beers et Stewart (1969) estiment que le pourcentage C_v/C_p est de 30 % dans le Pacifique tropical, avec une répartition 1/2 phyto et 1/2 zooplancton et Winn et al. (1984) trouvent qu'entre 0 et 150 m le C_p vivant représente moins de 30 % du Cp (variations entre 8,9 % et 30,5 %). Cette valeur de Cv, voisine de 20 % pour la couche homogène, est une valeur du même ordre de grandeur que celles que l'on trouve dans les milieux hauturiers (moins de 30 % de C_v, avec une gamme de valeurs allant de 8,9 à 30,5 % entre 0 et 50 m ; Winn et al. 1984). En zone côtière Poulet (1976) trouve une valeur moyenne de 21 %; mais Beers et Stewart (1969) estiment que le pourcentage de C_v est de 30 % dans le Pacifique tropical, avec une répartition moitié phytoplancton moitié zooplancton.

Il y a donc une masse importante de tripton, carbone inerte qui est une composante des débris cellulaires, des pelotes fécales, des débris organiques d'origines diverses mais qui entre cependant dans la chaîne alimentaire et dont on ignore totalement le taux de renouvellement.

Les valeurs de C_v entre 250 m et 3000 m, représentant de 0,6 à 4,2 % du C_p total, et correspondant à des concentrations en ATP de 0 à 10 ng.l-1 (# 552, 20 sept) sont un peu supérieures à celles de Winn et al. (1984) lesquels ont mesuré, en utilisant des filtres GF/F, des valeurs de 1 à 2 ng.l-1. Cette différence est sans doute due à la variété de filtres utilisés ; en effet des tests comparatifs sur l'extraction de l'ATP faite en parallèle avec des filtres Millipore 0,45 µm et des filtres GF/F lors de Proligo ont montré que les filtres Millipore extrayaient, toutes choses égales par ailleurs, 1,6 fois plus d'ATP que les filtres GF/F (analyses faites sur des séries de 5 mesures). Sans nous étendre sur les raisons de cette différence, il est possible qu'elle soit due à l'épaisseur plus importante du GF/F, et à une rétention plus grande d'eau salée, ce qui provoquerait une légère baisse de température du Tris lors de l'introduction du filtre dans le Tris bouillant ; or on sait la très grande importance de la température lors de l'extraction de l'ATP, (Perry et al., 1979). Lors de Proligo toutes les extractions d'ATP ont été faites en utilisant des filtres Millipore, ce qui expliquerait les écarts trouvés. Mais, même en tenant compte de cette différence les biomasses mesurées en profondeur sont plus élevées dans le Bassin Nord-Fidjien que dans le Pacifique tropical nord.

Malgré les hypothèses, restrictions et approximations indispensables (dont celles faites sur le diamètre moyen des populations en particulier) les deux modes d'évaluation de la biomasse donnent des résultats très voisins. Dans ces conditions on constate que le

compartiment eubactérien ne représente que 3,3 % de Cv. Cette valeur peut sembler faible mais elle est comparable aux valeurs de 1 à 5 % données par Paerl et Williams (1976) dans le lac Tahoe (eaux oligotrophes). Banse (1977) sans donner d'autres précisions estime que la biomasse bactérienne est inférieure à 10 % de la biomasse totale, limite qui semble toutefois très élevée. Pour les cyanobactéries Laws et al. (1984) estime leur biomasse de l'ordre de 2%, valeur voisine des 0,8% trouvés dans les eaux nord-fidjiennes. La somme des biomasses eubactérienne et cyanobactérienne représente 4,1 % du C_v. Ces valeurs peuvent sembler faibles apriori comparées aux autres compartiments vivants, mais il faut souligner que dans la grande majorité des évaluations de biomasse faites dans les eaux océaniques hauturières, les compartiments des ciliés et des hétéroglagellés (qui représentent ici près de 55 % du C_v) étaient soit très mal évalués et sous-estimés, soit pratiquement ignorés. L'ATP provenant des cellules les plus petites de ces populations était alors comptabilisé dans la biomasse bactérienne, ce qui accroissait l'importance de celle-ci. Takahashi et al. (1983) estimaient en effet que la partie inférieure à 3 µm est dominée par des petits flagellés, dont les diamètres des cellules varient entre 1 et 3 µm, et de coccoïdes non flagellés dont le diamètre est voisin de 1 µm. Or l'importance réelle de ces hétérotrophes n'a été mise en évidence et prouvée que de façon relativement récente (Sherr et al., 1984a et b, 1986; Pomeroy 1984). La part des hétéroflagellés est estimée à environ 30 % du Cv par Laws et al. (1984), chiffre du même ordre que les 45 % calculés pour Proligo.

On sait depuis quelque temps déjà (Takahashi *et al.* 1983, 1984 ; Li *et al.* 1983) que la biomasse phytoplanctonique en zone oligotrophe est constituée pour sa grande majorité de très petites cellules, bien que cela ait été soupçonné bien auparavant (Wauthy *et al.* 1967). Proligo a donc permis de préciser que cette biomasse est constituée pour plus de 50 % de cellules inférieures à 1 μ m, et pour 85 % de cellules inférieures à 3 μ m. Les concentrations en ATP et en Chla, pour la partie inférieure à 1 μ m, et converties en C_v, sont très voisines l'une de l'autre, ce qui montre que ce compartiment est constitué essentiellement de cellules algales ; c'est une confirmation indirecte de la faible importance de la biomasse eubactérienne dans l'évaluation du C_v.

Dans les eaux oligotrophes de la zone hawaïenne Takahashi *et al.* (1983) trouvaient des résultats comparables pour le phytoplancton : 53 % de la biomasse est inférieure à 1 μ m, contre 56 % lors de Proligo ; 77 % inférieure à 3 μ m contre 85 % lors de Proligo. 87 % inférieure à 5 μ m contre 86 % lors de Proligo. Il y a donc une remarquable constante dans la structure de tailles du phytoplancton dans les eaux oligotrophes du Pacifique.

REFERENCES

Banse K. (1978). Determining the carbon-to-chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Marine Biol.* 41, 199-212.

Beers J.R., G.L. Stewart (1969). The vertical distribution of microzooplankton and some ecological observations. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 33(1), 30-44.

Berman T., R. Eppley (1974). The measurement of phytoplankton on parameters in nature. *Sci. Progr.*, Oxford, **61**, 219-239.

Björnsen G.W., Bo Riemann (1988). Towards a quantitave stage in the study of microbial processes in pelagic carbon flows. *Arch. Hydrobiol.* Beih., **31**, 185-193.

Blanchot J. (1987). Résultats sur le nanoplancton, in : Résultats des campagnes à la mer du Programme "PROCAL". 4-Croisière Proligo. B-Planctologie, Ed. ORSTOM/Nouméa, 261 pp.

Bratbak G., I. Dudas (1984). Bacterial dry matter content and biomass estimations. Appl. Env. Microbiol., 48, 755-757.

Chisholm S.W., R.J. Olson, E.R. Zettler, R. Goericke, J.B Waterbury (1988). A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, 334, 340-343.

Eppley R.W., (1968). An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples. *Limnol. Oceanogr.*, 13, 574-582.

Eppley R.W., E.H. Renger, E.L. Venrick, M.M. Mullin (1973). A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **18**(4), 534-551.

Garnier J., P. Dufour (1987). Résultats sur le bactérioplancton, in: Résultats des campagnes à la mer du Programme "PROCAL". 4-Croisière Proligo. B-Planctologie, ed.ORSTOM/Nouméa, 261 pp.

Goldman J.-C., J.J. McCarthy, D.G. Peavy (1979). Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. *Nature*, 279, 210-215.

Goldman J.-C. (1980). Physiological processes, nutrient availability, and the concept of relative growth rate in marine phytoplankton ecology, in Primary Productivity in the Sea. ed. P.G.Falkowski, pp 179-194. New-York, Plenum.

Goldman J.-C., P.M. Gilbert (1983). Inorganic uptake by phytoplankton. In Nitrogen and the Marine Environment, ed. E. Carpenter, D. Capone, New-York, Academic Press.

Grasshoff K., M. Ehrardt, K. Kremling (1983). Methods of seawater analysis, ed. Verlag Chimie, 419 pp.

Hecky R.E., P. Kilham (1988). Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.*, **3**3(4), 796-822.

Herbland A., A. Le Bouteiller, P. Raimbault (1985). Size structure of phytoplankton biomass in the equatorial Atlantic Ocean. *Deep Sea Res.*, **32**(7), 819-836.

Hirota J. (1986). Résultats sur la sédimentation, in : Résultats sur le bactérioplancton, in: Résultats des campagnes à la mer du Programme "PROCAL". 4-Croisière Proligo. B-Planctologie, Ed. ORSTOM/Nouméa, 232-240.

Holm-Hansen O., C.R. Booth (1966). Determination of microbial biomass in ocean profiles. *Limnol. Oceanogr.* 14, 740-747.

Howarth R.V. (1988). Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystem. Ann. Rev. Ecol., 19, 89-110.

Joint I.R., A.J. Pomeroy (1986). Photosynthetic characteristics of nanoplankton and picoplankton from the surface mixed layer. *Marine Biol.*, **92**, 465-474.

Klein P., B. Coste (1984). Effects of wind-stress variability on nutrient transport into the mixed layer. *Deep Sea Res.*, **31**, 21-37.

Lande R., C.S. Yentsch (1988). Internal waves, primary production and the compensation depth of marine phytoplankton. J. Plankton Res., 10(3), 565-571. Laws E.A., D.G. Redalje, L.W. Haas, P.K. Bienfang, R.W. Eppley, W.G. Harrison, D.M. Karl, J. Marra, (1984). High phytoplankton growth and production rates in oligotrophic Hawaiian coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, 29(6), 1161-1169.

Lemasson L., J.-L. Crémoux (1985). Programme PROCAL. II-Croisière Proligo. A-Physique - Chimie - Production primaire. Ed. ORSTOM/Nouméa, 40 pp.

Li W.K., D.V. Subba Rao, W.G. Harrison, J.C. Smith, J.J. Cullen, B. Irwin, T. Platt (1983). Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. *Science*, 219, 292-295.

Paerl H.W., N.J. Williams (1976). The relation between ATP and microbial biomass in diverse aquatic ecosystems. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, **61**(5), 659-664.

Perry W.B., J.T. Boswell, J.A. Sanford (1979). Critical problems with extraction of ATP for bioluminescence assay of plankton biomass. *Hydrobiologia*, **65**(2), 155-163.

Platt T., W.K. Li (1986). Photosynthetic picoplankton. Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 214, 1-583.

Pomeroy L.R. (1984). Sigificance of micro-organisms in carbon and energy flow in marine ecosystems, in Current perspectives on microbial ecology. Proceedings *3rd Symposium Microbial Ecology. Michigan Univ.*, 405-411.

Poulet S.A. (1976). Feeding of Pseudo-Calanus minutus on living and non-living particles. *Marine Biol.*, 34, 117-125.

Sherr B.F., E.B. Sherr (1984a). Role of heterotrophic protozoa in carbon and energy flow in aquatic ecosystems, 412-423, in Current perspectives in microbial ecology, *Am. Soc. Microbiol.*

Sherr B.F., E.B. Sherr, S.Y. Newell (1984b). Abundance and producing of heterotrophic nanoplankton in Georgia Coastal waters. J. *Plank. Res.*, 6(1), 195-202.

Sherr B.F., E.B. Sherr (1986). Small, aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 31(1), 177-183.

Sieburth J.M., V. Smetacek, J. Lenz (1978). Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments and their relationships to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.*, 23, 1256-1263.

Sinclair M., E. Keighan, J. Jones (1979). ATP as a measure of living phytoplankton carbon in estuaries. J. Fish. Res., 36, 180-186.

Stockner J.G., N.J. Antia (1986). Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. J. Fish. Aquat. Sci., 43, 2472-2503.

Strickland J.D. (1960). Measuring the production of marine phytoplankton. Fish. Res. Bd Canada Bull., 122-172.

Taguchi S. (1976). Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms. J. Phycol., 12, 185-189.

Taguchi S., G.R. Di Tullio, E.A. Laws (1988). Physiological characteristics and production of mixed layer and chlorophyll maximum phytoplankton populations in the Caribbean Sea and Western Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.*, ; 3(5-°? &"-"6&"èè;

Takahashi M., P.K. Bienfang (1983). Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters. *Mar. Biol.*, 76, 203-211.

Takahashi M., T. Hori (1984). Abundance of picophytoplankton in the subsurface chlorophyll maximum layer in subtropical and tropical waters. *Marine Biol.*, **79**, 177-186.

Wauthy B., R. Desrosières, J. Le Bourhis (1967). Importance présumée de l'ultraplancton dans les eaux tropicales oligotrophes du Pacifique Sud. *Cah. ORSTOM, Ser. Océanogr.*, V, 2, 109-113.

Winn C.D., D.M. Karl (1984). Microbial production and community growth rate estimates in the tropical North Pacific Ocean. *Biol. Oceanogr.*, 3(2), 123-145.