

# Flux de carbone en milieu pélagique de Méditerranée occidentale lors de la floraison printanière

Flux de carbone  
Plancton  
Méditerranée nord-occidentale  
Floraison printanière

Carbon flux  
Plankton  
Northwest Mediterranean  
Spring bloom

Guy JACQUES

Laboratoire Arago, Université Pierre et Marie Curie et Unité Associée 117 du CNRS, 66650 Banyuls-sur-Mer, France.

Reçu le 4/3/86, révisé le 19/2/87, accepté le 24/2/87.

## RÉSUMÉ

Les données de la campagne Médiproduct I (mars et avril 1969) permettent, sur la base de facteurs de conversion, d'établir un schéma vraisemblable du flux de carbone dans le réseau pélagique à la suite de la fertilisation par le mélange vertical d'hiver qui affecte les eaux du large.

En un mois,  $13,7 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$  sont produits par le phytoplancton, dont un quart ( $3,4 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ ) correspond à un recyclage rapide, essentiellement par le zooplancton, des sels nutritifs au sein de la couche euphotique. Un quart du carbone photosynthétisé ( $3,4 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ ) sert à accroître la biomasse du phytoplancton.

Le reste du carbone produit ( $10,3 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ ) est exporté à l'extérieur du compartiment des producteurs primaires. Près de la moitié ( $5,2 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ ) sert à l'entretien et à la croissance du stock de zooplancton qui voit, dans le même laps de temps, sa production décupler. Pourtant, sa biomasse augmente seulement de  $1 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ , ce qui indique des besoins métaboliques élevés et (ou) une utilisation rapide par les prédateurs. L'autre moitié est entraînée à l'extérieur du système, soit vers les eaux profondes, soit vers la périphérie par glissement le long des surfaces isopycnes. La quantité de sels nutritifs encore présents à la mi-avril ( $0,37 \text{ gP} \cdot \text{m}^{-2}$  à comparer aux  $0,25 \text{ gP} \cdot \text{m}^{-2}$  utilisés en un mois) indique que l'apport hivernal n'est pas encore épuisé et qu'il permet la continuation de la floraison, à son rythme, pendant un mois environ. En terme de « production nouvelle », le mélange hivernal est ainsi à l'origine de la plus grande fraction de la production annuelle dans les eaux du large.

*Oceanol. Acta*, 1988. Océanographie pélagique méditerranéenne, édité par H. J. Minas et P. Nival, 143-148.

## ABSTRACT

Carbon flux within the pelagic ecosystem of the Western Mediterranean during vernal blooming

Data from the Mediproduct I cruise (March-April 1969), together with the appropriate conversion factors, were used to calculate carbon flux in the pelagic ecosystem, following fertilization due to vertical winter mixing.

In the space of one month,  $13.7 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$  are produced by the phytoplankton, one quarter ( $3.4 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ ) of which corresponds to a rapid regeneration of nutrients within the euphotic layer mainly by the way of zooplankton. One quarter of the production ( $3.4 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ ) is used by the phytoplankton to increase its biomass.

The remainder of the photosynthetic carbon ( $10.3 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ ) is exported outside the primary producers box. About one half ( $5.2 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ ) is used for maintenance and growth of the zooplankton which increase their production tenfold. However, during this period, the biomass of the zooplankton increases by only  $1 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ , which indicates high metabolic requirements and (or) rapid transfer to predators. Finally, about one half leaves the system either to deep layers or to the periphery by gliding along isopycnal surfaces. Nutrients still present in mid-April ( $0.37 \text{ gP} \cdot \text{m}^{-2}$  in comparison with the  $0.25 \text{ gP} \cdot \text{m}^{-2}$  used during one month) suggest that winter fertilization will sustain such a bloom for nearly one more month. In terms of "new production", winter mixing accounts for the greater part of annual production in offshore waters.

*Oceanol. Acta*, 1988. Océanographie pélagique méditerranéenne, édité par H. J. Minas et P. Nival, 143-148.

## RAPPEL SUR LA STRUCTURE DU MILIEU PÉLAGIQUE MÉDITERRANÉEN

Chaque avancée dans la recherche sur le fonctionnement du système méditerranéen altère son image de mer oligotrophe. Même en dehors des aires enrichies par les apports fluviaux, la Méditerranée présente, en effet, toute une palette de mécanismes de fertilisation :

- cisaillement entre courants de direction opposée, à l'exemple du seuil de Gibraltar (Minas *et al.*, 1984) ;
- remontées d'eau liées à la circulation générale : soit à la bordure nord des tourbillons anticycloniques, comme en Mer d'Alboran (Minas *et al.*, 1984), soit à l'interface entre deux tourbillons de sens opposé, comme cela a été montré au large des côtes algériennes (Millot, 1985) ;
- dôme de divergence au centre des cellules de circulation cycloniques tel celui de Mer Ligure (Gostan, 1968 ; Jacques *et al.*, 1976) ;
- affleurements côtiers liés au vent, notamment sur le littoral nord balayé par le mistral (Minas, 1968 ; Millot, 1979).

Cependant, par la surface concernée, par l'énergie qui en est à l'origine, par le flux de sels nutritifs mis en jeu, le mélange vertical d'hiver constitue l'événement le plus spectaculaire affectant le milieu pélagique méditerranéen. Il est d'abord associé à la formation des eaux profondes (Gascard, 1977 ; Lacombe *et al.*, 1977). Ensuite, ce mélange a des répercussions spectaculaires sur le réseau trophique ; il induit en effet, après un certain délai, une floraison planctonique d'autant plus efficace qu'elle correspond principalement à une « production nouvelle » et qu'elle se situe au début de la phase de réchauffement des eaux, période cruciale pour le développement du zooplancton. L'effet direct ou différé de cette cyclose a été suivi sur les différents compartiments du système pélagique ; les sels nutritifs (Coste *et al.*, 1972), le phytoplancton (Jacques *et al.*, 1973), le zooplancton (Razouls, Thiriot, 1972-1973). Notre synthèse s'appuyant sur ces travaux, nous y renvoyons le lecteur, notamment pour les aspects méthodologiques. L'ensemble de ces recherches a permis de décrire deux phases dans l'évolution du système pélagique.

1) En hiver, trois zones peuvent être observées :

- une région centrale de mélange actif, avec une teneur en sels nutritifs pratiquement aussi élevée en surface que dans les eaux profondes. La production primaire demeure cependant très basse car la cyclose entraîne les algues vers les niveaux de faible éclaircissement ;
- une région périphérique occupée par le courant liguro-provençal, facteur constant d'oligotrophie pour des raisons diamétralement opposées : stabilité verticale mais absence de réserves minérales ;
- une zone frontale séparant ces deux régions, avec un maximum relatif de production, car la couche euphotique bénéficie en partie de la stratification côtière et, en partie, de l'enrichissement du large.

2) Au début du printemps, le réchauffement superfi-

ciel infléchit l'évolution de la zone centrale précédemment engagée dans le mélange. L'établissement d'un gradient vertical de densité permet une floraison planctonique dans la couche euphotique qui vient d'être fertilisée.

La répétition, à un mois d'intervalle, d'un réseau d'une trentaine de stations lors de la campagne

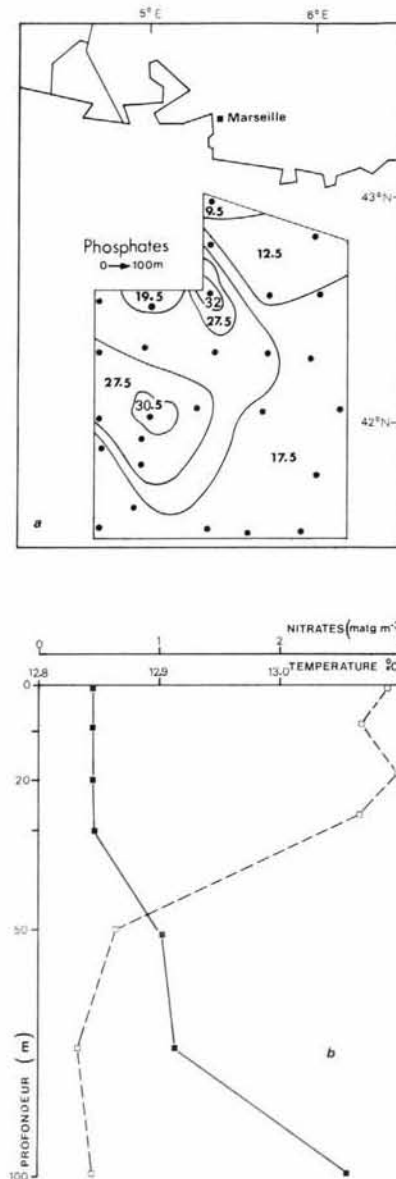


Figure 1

Mode d'évaluation de la consommation des sels nutritifs en Méditerranée nord-occidentale :

a) distribution du phosphore minéral ( $\mu\text{M} \cdot \text{m}^{-2}$ ) dans les 100 premiers mètres sous une surface de  $16\,000\text{ km}^2$  en mars 1969 ;

b) profil vertical comparé de la température et des nitrates (analogie à celle des phosphates) en avril 1969. L'essentiel de la consommation s'est bien effectué dans la couche réchauffée totalement située dans les cent premiers mètres (d'après Coste *et al.*, 1972 modifié).

*Method of assessment of nutrient consumption in the northwest Mediterranean :*

a) *distribution of phosphates ( $\mu\text{M} \cdot \text{m}^{-2}$ ) in the upper 100 m under a  $16\,000\text{ km}^2$  area in March 1969 ;*

b) *vertical profile comparing temperature and nitrates (analogy with phosphates) in April 1969. There is a direct relationship between the warmed layer and the consumption layer : integration of values within the upper 100 m is justified (after Coste *et al.*, 1972, modified).*

Médiprod I de 1969 (Minas, 1971) permet de prendre en compte l'évolution de ce système. La première « photographie » (1-15 mars) se situait en fin d'action des conditions hivernales avec une dernière expulsion d'air froid une dizaine de jours avant la campagne. La seconde (4-17 avril) bénéficia de conditions printanières avec l'arrivée d'air chaud ( $> 13^{\circ}\text{C}$ ). Dans la région provençale, objet de notre étude, la circulation cyclonique maintient les masses d'eau à une même latitude moyenne ; leurs caractéristiques évoluent ainsi sur place. Cette situation permet d'établir un bilan comparatif entre les deux périodes pour un volume d'eau  $V$  de  $1\,600\text{ km}^3$ , soit une épaisseur d'eau de  $100\text{ m}$ , cette couche couvrant totalement la zone euphotique qui est aussi celle de consommation des sels nutritifs (Jacques *et al.*, 1973 ; fig. 1 a), et une surface de  $16\,000\text{ km}^2$  (fig. 1 b). Pour chaque facteur, il est aisé d'établir la concentration moyenne ou totale soit par unité de volume, soit par unité de surface (il s'agit alors de l'intégration, sous un mètre carré, de la couche d'épaisseur  $100\text{ m}$ ), comme cela a été représenté pour les phosphates. Notre synthèse proposera un schéma vraisemblable du flux de carbone au sein du système pélagique ; elle en établira le bilan chiffré et situera la place de cette fertilisation par rapport aux autres mécanismes affectant les eaux du large sur l'ensemble du cycle annuel.

## BILAN DE FONCTIONNEMENT DU SYSTÈME PÉLAGIQUE (FIG. 2)

### Consommation des sels nutritifs

Peu utilisées tant que persistent les mouvements convectifs qui diminuent l'intensité lumineuse moyenne à laquelle sont exposées les cellules (notion de « profondeur critique »), les réserves minérales injectées dans les couches superficielles sont consommées dès que le réchauffement superficiel met fin à la cyclose.

Coste *et al.* (1972) ont déterminé les quantités de phosphates présentes dans le volume d'eau  $V$  à chacune des deux périodes  $t_1$  en mars (concentration

$P_1$ ) et  $t_2$  en avril (concentration  $P_2$ ). En prenant en considération les concentrations moyennes par mètre carré de surface océanique, on peut écrire :

$$P_1 = 0,62\text{ gP} \cdot \text{m}^{-2},$$

$$P_2 = 0,37\text{ gP} \cdot \text{m}^{-2},$$

$$\Delta P = -0,25\text{ gP} \cdot \text{m}^{-2}\text{ en un mois.}$$

### Production primaire

La fertilisation déclenche une floraison particulièrement marquée dans les aires qui ont été le siège des mouvements verticaux les plus actifs. En prenant comme base les rapports atomiques entre les principaux éléments de l'eau de mer ( $P/N/C = 1/16/106$  ; Redfield *et al.*, 1963), souvent appliqués à l'assimilation photosynthétique, l'accroissement théorique de carbone peut être déduit de la diminution des phosphates :

$$\begin{aligned}\Delta C_{\text{théorique}} &= 0,25 \times 106 \times \frac{12}{31} \\ &= 10,3\text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}\text{ en un mois.}\end{aligned}$$

Ceci indique le gain net de matière organique mis à la disposition du réseau trophique, c'est-à-dire la « production nouvelle ». Ce calcul conduit à une valeur minimale, car elle suppose l'absence totale d'apports de P entre la mi-mars et la mi-avril. La mesure de la production par la méthode au  $^{14}\text{C}$  représente, quant à elle, l'ensemble production nouvelle + production recyclée. En tablant sur une augmentation linéaire de la production journalière entre  $t_1$  (production moyenne  $C_1$  durant la campagne de mars) et  $t_2$  (production  $C_2$  en avril), on peut calculer l'accroissement de carbone pour un  $\Delta t$  de 30 jours :

$$\begin{aligned}\Delta C_{\text{total}} &= \frac{C_1 + C_2}{2} \Delta t = \frac{0,60 + 0,31}{2} \times 30 \\ &= 13,7\text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}.\end{aligned}$$

La comparaison entre cette valeur (13,7) et celle déduite de la diminution des phosphates dans le même laps de temps (10,3) montre qu'à cette période, environ 75 % de la production primaire se base sur l'utilisation de réserves d'origine profonde ; cette production nouvelle donne une idée réaliste de la fertilité des eaux.

### Accroissement de la biomasse phytoplanctonique

Une part de la matière organique ainsi produite se retrouve, à la fin de la période d'observation, sous forme de biomasse phytoplanctonique nouvelle. L'accroissement, en terme de carbone, de cette biomasse ( $\Delta Bp$ ) peut être dérivé de la variation du pool chlorophyllien entre  $t_1$  et  $t_2$ . En choisissant un rapport de conversion pondéral  $C/\text{Chl } a = 55$  (Ketchum, Corwin, 1965), on obtient :

$$\begin{aligned}\Delta Bp &= (0,098 - 0,036) \times 55 \\ &= 3,4\text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}\text{ en un mois.}\end{aligned}$$

Nous avons ainsi une première vision du devenir des  $13,7\text{ gC}$  produits en un mois par mètre carré de

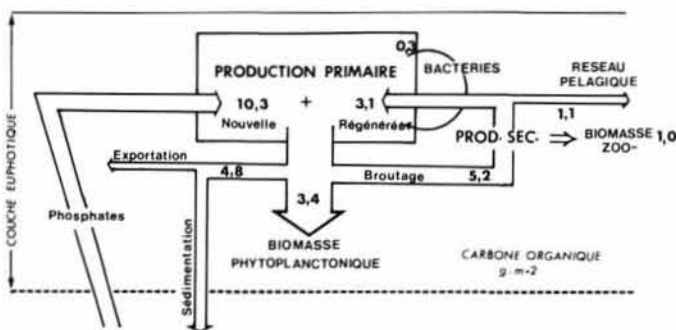


Figure 2

Circulation de la matière ( $C_{\text{organique}}$  par mètre carré de surface) au sein du système pélagique de Méditerranée nord-occidentale dans le mois qui suit le mélange vertical hivernal.

Main pathway of the matter flux ( $C_{\text{organique}}$  by square metre) in the pelagic ecosystem of the northwest Mediterranean during the month following the winter vertical mixing.

surface océanique. Le quart (3,4 gC) se retrouve sous forme de biomasse phytoplanctonique nouvelle, alors que le reste est exporté hors du compartiment des producteurs primaires. Une partie de ce flux quittera le compartiment pélagique. Une autre partie sera utilisée sur place par le zooplancton et par les bactéries qui assureront d'ailleurs un recyclage partiel : environ le quart de la matière organique produite est ainsi rapidement régénéré, au sein même de la couche euphotique, et est repris dans le circuit de production (production régénérée =  $3,4 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$  en un mois).

### Consommation du phytoplancton par les herbivores

La biomasse phytoplanctonique minimale nécessaire à l'entretien et au développement du zooplancton est égale au produit de la biomasse herbivore par sa ration, quantité de nourriture consommée par unité de biomasse herbivore. Les données de Médiprod I (Nival *et al.*, 1975) ou celles obtenues dans la même région à la même période du cycle annuel (Nival *et al.*, 1973) ont permis d'estimer :

- la biomasse zooplanctonique au temps  $t_1$  :

$$Bh_1 = 0,223 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} ;$$

- le taux de croissance apparente :

$$k = 0,027 \text{ j}^{-1} ;$$

- le coefficient d'assimilation :

$$A = 0,7 ;$$

- le taux de respiration :

$$r = 0,16 \text{ j}^{-1} .$$

La quantité de nourriture ingérée ( $Bi$ ) en un mois ( $\Delta t = 30 \text{ j}$ ) est :

$$Bi = \frac{k+r}{k \cdot A} Bh_1 (e^{k \cdot \Delta t} - 1) = 5,24 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} .$$

Cette estimation vient compléter la vision du flux de carbone. Sur les  $10,3 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$  de biomasse phytoplanctonique mis à la disposition des compartiments ou systèmes extérieurs, la moitié, soit  $5,2 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ , sert à l'entretien et à la croissance du zooplancton. Mais seulement  $1 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$  se retrouve sous forme de biomasse zooplanctonique en fin de la période. Le reste ( $5,1 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ ) rejoint les eaux profondes ou les écosystèmes périphériques, notamment par glissement le long des surfaces isopycnes.

## DISCUSSION

### Le fonctionnement du système nord-méditerranéen

Des données récentes modifient-elles notre vision du système nord-méditerranéen ? L'analyse multiparamètres en continu lors des campagnes océanographiques et l'imagerie satellitaire, ont mis en évidence un système frontal presque permanent à la bordure du courant ligurien (Béthoux, Prieur, 1983). Cette zone

frontale, large d'une dizaine de kilomètres, ensemble complexe de convergences et de divergences, n'avait guère été soupçonnée auparavant. Des phénomènes d'advection y assurent un enrichissement de la couche euphotique avec une élévation de la production, le phytoplancton produit servant d'ailleurs à « tracer » ce mouvement. Ce système fonctionne comme un chémostat naturel qui serait réglé pour maintenir une biomasse de 1 à  $1,5 \text{ mg Chl } a \cdot \text{m}^{-3}$  (Prieur, comm. pers.). Il est difficile d'établir l'importance de ce phénomène pour le système étudié car :

- il a surtout été suivi un peu plus à l'est, en Mer Ligure ;
- son importance, comparée aux autres mécanismes de fertilisation à la période fin d'hiver-début de printemps, reste à établir ;
- il serait, de toute façon, difficile de préciser la fraction de notre aire de  $16\,000 \text{ km}^2$  concernée par ce système frontal.

Cette amélioration des connaissances ne nous paraît pas remettre en cause notre approche. Les phénomènes qui se déroulent au niveau du système frontal s'ajoutent aux mécanismes à plus grande échelle que nous avons présentés. Ils sont d'ailleurs probablement d'un ordre de grandeur inférieur, du moins pour la période de l'année prise en considération. Le flux de carbone établi constituerait ainsi une estimation minimale de la production nouvelle.

### Les facteurs de conversion

Utiliser des facteurs de conversion qui n'ont pas été établis au moment des mesures ou qui proviennent de la littérature générale est une opération pleine de risques. Notons cependant que c'est le cas de figure habituel, y compris lors de la modélisation sophistiquée du fonctionnement des aires de remontée du Pérou (Walsh, 1975) ou de l'Orégon (Wroblewski, 1977) ; cette façon de faire ne pose actuellement ni plus ni moins de problèmes qu'il y a quinze ans.

Pour les processus d'assimilation et de régénération nous avons opté pour un taux C/P de 106 identique à celui établi par Redfield *et al.* (1963) pour la composition élémentaire du plancton. L'application de ces rapports aux phases d'assimilation et d'oxydation s'est largement répandue depuis ce travail. Pourtant certains des rapports océaniques de Redfield nécessitent des modifications. Ainsi, Takahashi *et al.* (1985) proposent d'utiliser de nouveaux rapports P/N/C/O<sub>2</sub> : soit de 1/16/103/172 si la valeur de carbone représente seulement l'accroissement dans le pool total de CO<sub>2</sub>, soit de 1/16/140/172 si l'on tient compte de l'oxygène utilisé pour l'oxydation du NH<sub>3</sub>. Ces modifications des relations P/N/C, minimes dans le premier cas, touchent essentiellement l'utilisation de l'oxygène lors de la minéralisation (Broecker *et al.*, 1985, proposent d'utiliser un taux consommation d'oxygène/production de phosphate de  $175 \pm 6$ , très proche de celui indiqué par Takahashi). Comme nous avons essentiellement utilisé le seul rapport C/P lors des processus d'assimilation, il n'y a pas de raison de remettre en cause les facteurs de conversion choisis.

L'utilisation d'un rapport C/P plus élevé induirait une augmentation de la production nouvelle. Ceci renforcerait nos conclusions : d'une part vers une réévaluation en hausse de la production méditerranéenne ; d'autre part, sur l'importance de la phase printanière dans le bilan annuel de production.

Pour le rapport C/Chl *a*, nous avons utilisé la valeur de 55 (Ketchum, Corwin, 1965), alors que les données de la littérature indiquent une plage de variation de 30 à 100 en fonction du stade de développement du phytoplancton. L'accroissement de la biomasse phytoplanctonique, tel que nous l'avons estimé à partir des teneurs en chlorophylle, varierait de  $1,9 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$  à  $6,2 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$  pour un mois, suivant que l'on opte pour l'une ou l'autre de ces valeurs extrêmes. En conséquence, le flux de carbone à la disposition des compartiments ou systèmes extérieurs représenterait de 50 à près de 85 % de la quantité produite. Nous restons favorables à utiliser un rapport moyen de 55 parce que les autres rapports entre constituants cellulaires étaient classiques (Nival *et al.*, 1972), et parce que ce bilan représente une intégration de situations spatio-temporelles variées : du courant liguro-provençal aux eaux du large sur  $16\,000 \text{ km}^2$  et du mélange hivernal à la floraison printanière.

#### Importance de cette phase printanière dans le bilan annuel

A la mi-avril, fin de la période d'observation, les réserves minérales apportées par le mélange hivernal ont-elles été totalement exploitées ? En mars, la teneur moyenne en phosphates dans les cent premiers mètres est de  $0,62 \text{ gP} \cdot \text{m}^{-2}$ . Le maximum atteint en surface (à une seule station) est de  $0,32 \mu\text{M}$ , soit 20 % en-dessous de la teneur des eaux profondes qui se situe entre 0,40 et  $0,45 \mu\text{M}$ . La première partie de la campagne se situe donc un peu après le maximum de mélange vertical. Si l'on généralise cette proportion de 20 % à tout le volume *V*, la teneur maximale pour l'aire considérée a dû atteindre, quelque temps auparavant, une valeur proche de  $0,74 \text{ gP} \cdot \text{m}^{-2}$ . Ce « supplément » de sels nutritifs ( $0,74-0,62$ ) non pris en compte dans notre étude a servi à élaborer de la matière organique carbonée que l'on peut estimer à :

$$\begin{aligned} \text{avant mars : } \Delta C_{\text{théorique}} &= 0,12 \times 106 \times \frac{12}{31} \\ &= 5,9 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}. \end{aligned}$$

En avril, la concentration moyenne résiduelle dans les cent premiers mètres est encore de  $0,37 \text{ gP} \cdot \text{m}^{-2}$ , moins de la moitié du stock initial ayant été consommé. La potentialité de production nouvelle à la mi-avril est donc de :

$$\begin{aligned} \text{après la mi-avril : } \Delta C_{\text{théorique}} &= 0,37 \times 106 \times \frac{12}{31} \\ &= 15,2 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}. \end{aligned}$$

A un rythme de production analogue au mois précé-

dent, ceci représente environ un mois de floraison supplémentaire. Le mélange vertical hivernal est ainsi à l'origine d'une production nouvelle voisine de  $32 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ . Or, pour ce secteur, la production annuelle avancée est inférieure à  $100 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$  (Sournia, 1973) dont environ  $25 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$  dus au recyclage (Minas, 1968), soit une production nouvelle proche de  $25 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$  pour l'année. C'est donc la totalité de la « nouvelle production » annuelle qui serait la conséquence directe ou différée du mélange hivernal, la phase de floraison s'étendant seulement sur deux mois et demi. Ceci entraîne une vision nouvelle de la production du système de Méditerranée nord-occidentale.

#### Une nouvelle vision du bilan annuel de production

Le mélange vertical, à l'origine d'une production nouvelle de  $30 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ , constitue bien le mécanisme essentiel de fertilisation. Mais il n'est pas seul à agir au cours de l'année, où interviennent deux autres phénomènes. En été, la diffusion de sels nutritifs à travers la thermocline dans les parties centrales des divergences (Jacques *et al.*, 1976 ; Klein, Coste, 1984) et, toute l'année, l'advection de sels nutritifs dans les cellules de remontée de la zone frontale, dont nous avons parlé. Aucune donnée ne permet de chiffrer ces flux, et donc de déterminer leur effet sur la production primaire. Ils ont, de toute façon, un intérêt particulier pour le réseau trophique, car ils maintiennent des foyers de production nouvelle à d'autres époques que le printemps. En conséquence, la production annuelle des eaux du large de Méditerranée occidentale est certainement nettement supérieure aux  $100 \text{ gC}$  généralement avancés, et le pourcentage moyen de recyclage inférieur à 75 %. Le schéma classique du flux de matière sels nutritifs d'origine profonde-diatomées-mésozooplancton apparaît valable pour la phase printanière. Le zooplancton assure un recyclage rapide des sels nutritifs et a donc un rôle rétroactif sur le phytoplancton. En terme de carbone, cette excretion représente  $3,1 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$  sur les  $3,4$  de production recyclée. A cette période, le zooplancton est le chaînon presque exclusif de recyclage, la régénération bactérienne représentant seulement un potentiel de production de  $0,3 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2}$ . Le cheminement est certainement plus complexe et plus varié aux autres époques. Le flux des sels nutritifs étant alors plus diffus, une part importante de la matière transite par les formes les plus petites de chaque échelon trophique, les bactéries jouant alors un rôle important dans le recyclage.

#### Remerciements

Les données de base de cet article proviennent des campagnes et recherches du Groupe Médipro, soutenu par le CNRS dans le cadre de la RCP 247 puis du GRECO 34.

## RÉFÉRENCES

- Béthoux J.-P., Prieur L., 1983. Hydrologie et circulation en Méditerranée nord-occidentale. in : *Écologie des microorganismes en Méditerranée occidentale (ECOMED)*, *Pétri. Tech.*, **299**, 25-34.
- Broecker W. S., Takahashi T., Takahashi T., 1985. Sources and flow patterns of deep-ocean waters as deduced from potential temperature, salinity, and initial phosphate concentration, *J. Geophys. Res.*, **90**, C4, 6925-6939.
- Coste B., Gostan J., Minas H.-J., 1972. Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale. I : Structures hydrologiques et distribution des sels nutritifs, *Mar. Biol.*, **16**, 320-348.
- Gascard J.-C., 1977. Mouvements verticaux profonds en Méditerranée nord-occidentale en hiver (milieu peu stratifié), *Annal. Hydrogr.*, **5**, 177-181.
- Gostan J., 1968. Contribution à l'étude hydrologique du bassin liguro-provençal entre la Riviera et la Corse, *Thèse Doct. État, Univ. Paris VI*, 1-206.
- Jacques G., Minas H.-J., Minas M., Nival P., 1973. Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale. II : Biomasse et production phytoplanctonique, *Mar. Biol.*, **23**, 251-265.
- Jacques G., Minas M., Neveux J., Nival P., Slawyk G., 1976. Conditions estivales dans la divergence de Méditerranée nord-occidentale. III : Phytoplancton, *Annal. Inst. Océanogr.*, **52**, 141-152.
- Ketchum B., Corwin N., 1965. The cycle of phosphorus in a plankton bloom in the Gulf of Maine, *Limnol. Oceanogr., Suppl.*, **10**, R148-R168.
- Klein P., Coste B., 1984. Effects of wind-stress variability on nutrient transport into the mixed layer, *Deep-Sea Res.*, **31**, 21-37.
- Lacombe H., Gascard J.-C., Gonella J., 1977. L'effacement de la stratification de densité, en hiver, au large de la côte de France. Relation avec les mouvements marins constatés. Hypothèses tendant à expliquer les phénomènes, *Annal. Hydrogr.*, **5**, 153-167.
- Millot C., 1979. Wind induced upwellings in the Gulf of Lions, *Oceanol. Acta*, **2**, 3, 261-274.
- Millot C., 1985. Some features of the Algerian current, *J. Geophys. Res.*, **90**, 7169-7176.
- Minas H.-J., 1968. Recherches sur la production organique primaire dans le bassin méditerranéen nord-occidental. Rapports avec les phénomènes hydrologiques, *Thèse Doct. Fac. Sci., Univ. Aix-Marseille*, 1-228.
- Minas H.-J., 1971. Résultats préliminaires de la campagne « Médiprod I » du Jean-Charcot (1-15 mars et 4-17 avril 1969), *Invest. Pesq.*, **35**, 137-146.
- Minas H. J., Coste B., Minas M., 1984. Océanographie du détroit de Gibraltar et des parages annexes, *Courrier CNRS*, **57**, 10-77.
- Nival P., Malara G., Charra R., Boucher D., 1972. La matière organique particulaire en Méditerranée occidentale en mars 1970 (chlorophylle, protéines, glucides). Mission « Médiprod II » du Jean-Charcot, *Annal. Inst. Océanogr.*, **48**, 141-156.
- Nival P., Charra R., Palazzoli L., 1973. Variation spatiale du taux de respiration du zooplancton en Méditerranée occidentale en mars 1970 : mission Médiprod II du Jean Charcot, *Annal. Inst. Océanogr.*, **49**, 123-133.
- Nival P., Nival S., Thiriot A., 1975. Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée nord-occidentale. V : Biomasse et production zooplanctonique. Relations phyto-zooplancton, *Mar. Biol.*, **31**, 249-270.
- Razouls C., Thiriot A., 1972-73. Données quantitatives du méso-plancton en Méditerranée occidentale (saisons hivernales 1966-1970), *Vie Milieu*, **23B**, 209-241.
- Redfield A. C., Ketchum B. H., Richards F. A., 1963. The influence of organisms on the composition of sea-water, in : *The Sea*, vol. 2, édité par M. N. Hill, Interscience, New York, London, 26-77.
- Sournia A., 1973. La production primaire planctonique en Méditerranée. Essai de mise à jour, *Bull. Ét. Comm. Méd., Monaco*, **5**, 1-128.
- Takahashi T., Broecker W. S., Langer S., 1985. Redfield's ratios based on chemical data from isopycnal surfaces, *J. Geophys. Res.*, **90**, C4, 6907-6924.
- Walsh J. J., 1975. A spatial simulation model of the Peru upwelling ecosystem, *Deep-Sea Res.*, **22**, 201-236.
- Wroblewski J. S., 1977. A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling, *J. Mar. Res.*, **35**, 357-394.