

Éléments nutritifs
Assimilation
Régénération
Océan Antarctique

Nutrients
Assimilation
Regeneration
Antarctic Ocean

Distribution et évolution des éléments nutritifs dans le secteur indien de l'Océan Antarctique en fin de période estivale

P. Le Corre^a, H. J. Minas^b

^a Laboratoire d'Océanographie Chimique, Université de Bretagne Occidentale, Faculté des Sciences, 6, avenue Le Gorgeu, 29283 Brest Cedex, France.

^b Laboratoire d'Océanographie, Station marine d'Endoume, Centre Universitaire de Luminy, 13288 Marseille Cedex 2.

Reçu le 28/2/83, révisé le 27/5/83, accepté le 30/5/83.

RÉSUMÉ

La distribution des éléments nutritifs (nitrates, silicates et phosphates) est présentée d'après une coupe méridienne de 28 stations réparties entre 40°S et 62°S à l'ouest des îles Kerguelen, en relation avec l'évolution des masses d'eaux et le développement du phytoplancton. Les sels nutritifs (les rapports N/P et N/Si en particulier) permettent de distinguer nettement les différents domaines de l'océan austral. Dans les eaux superficielles antarctiques, l'ensemble des sels nutritifs se maintient à des teneurs élevées, et toute limitation de la production par ces éléments paraît exclue. Les raisons du blocage du système productif dans ces eaux connues pour leur richesse potentielle extrême, demeurent encore imparfaitement élucidées. Le gradient, Nord-Sud, en sels nutritifs, particulièrement accentué dans le cas des silicates, a été attribué à l'effet conjugué de deux phénomènes distincts, l'un de nature biologique, l'autre lié à la structure de remontée. Dans cette hypothèse, les rapports d'assimilation $\Delta N/\Delta Si$ se révèlent en meilleure conformité avec les données de la littérature. Dans la couche homogène de surface, les calculs d'assimilation confrontés aux teneurs en particules montrent clairement un transfert important en silicium vers les couches plus profondes, nettement plus modeste en azote. L'évaluation de la régénération au niveau de l'eau antarctique intermédiaire aboutit à la conclusion d'un mélange à trois eaux : eau du minimum thermique, eaux centrales et eau profonde du minimum d'oxygène. Une analyse multivariable portant sur les résultats en oxygène, sels nutritifs et salinité et les calculs de régénération effectués au niveau du minimum d'oxygène, indiquent que le minimum n'est pas formé sur place mais résulte de phénomènes d'advection. L'eau antarctique de fond laisse apparaître des anomalies importantes en silice (50 $\mu\text{atg/l}$), qui doivent être attribuées à la régénération à partir du sédiment. Nos résultats révèlent aussi des anomalies en azote (5 $\mu\text{atg/l}$), dont l'origine n'est pas très claire.

Oceanol. Acta, 1983, 6, 4, 365-381.

ABSTRACT

Distribution and variation of nutrients in the Indian sector of the Antarctic Ocean during late summer.

Nutrient distribution (nitrate, silicate, phosphate) was obtained from a north-south transect made up of 28 stations between 40°S and 62°S, west of the Kerguelen Islands, where data on hydrography and phytoplankton growth were also collected. Different areas in the Southern Ocean are clearly distinguished by nutrient data (especially N/P and N/Si ratios). In the Antarctic surface waters, very high nutrient levels are generally found; thus any limitation of phytoplankton production by these elements may be ruled out. Which factor accounts for the lack of sustained algal production in these

potentially rich waters is still a matter of debate. The cause of the north-south nutrient gradient, especially notable for silicate, was tentatively ascribed to a combination of biological conditions on the one hand, and the vertical structure of the upwelling area on the other. This hypothesis of a dual cause would improve the consistency of observed assimilation ratios $\Delta\text{Si}/\Delta\text{N}$ with the data usually reported in the literature. Assimilation calculations with respect to the data on the amount of particulate matter show that a noticeable transfer of silicate, together with a lesser one of nitrogen, takes place from the homogeneous surface layer to the underlying waters. Regeneration assessment in the Antarctic intermediate water leads to the conclusion that mixing occurs between three water bodies: thermal minimum water, central water and the deep water characterized by a minimum oxygen content. A multivariate analysis performed on oxygen, salinity and nutrient data, together with a regeneration assessment, shows that the low level of oxygen results from advective phenomena rather than from a local origin. A well-marked silicate increase (up to $50 \mu\text{g-at.l}^{-1}$) is found in the Antarctic bottom water and ascribed to regeneration from sediments. An increase of nitrogen ($5 \mu\text{g-at.l}^{-1}$) is also found; however the source of this increase remains unclear.

Oceanol. Acta, 1983, 6, 4, 365-381.

INTRODUCTION

L'Océan Antarctique se différencie nettement des autres océans. Une position géographique particulière, la présence d'un vaste continent glacé confèrent à ses masses d'eaux des caractéristiques physiques extrêmes. Il en est de même des caractéristiques chimiques : les sels nutritifs en particulier se maintiennent à toutes les profondeurs à des valeurs élevées (Ruud, 1930; Clowes, 1938; Gordon, Molinelli, 1975; Jacobs, Georgi, 1977), et l'Océan Antarctique se présente comme un vaste réservoir en sels minéraux.

L'étude des mécanismes physiques, chimiques et biologiques qui contribuent à la formation des masses d'eaux antarctiques, l'étude de leur évolution dans le bassin puis de leur transfert vers les autres océans, demeurent d'actualité. Jusqu'à présent, les paramètres physiques ont retenu le maximum d'attention. Après les travaux de synthèse déjà anciens de Deacon (1937), de Sverdrup *et al.* (1942), et plus récents de Gordon (1967) et de Gordon et Goldberg (1970), la structure hydrologique de l'Océan Antarctique est connue, ainsi que les grandes lignes de la circulation générale. Les traceurs chimiques ont été peu utilisés. Alors que les études s'affinent, ils doivent apporter de nouveaux éléments, en particulier les silicates dont les larges plages de variations autorisent des différenciations fines (Cooper, 1952; Richards, 1958; Metcalf, 1969; Carmack, 1973).

Si l'Océan Antarctique est important par l'influence qu'il peut avoir sur les caractéristiques physiques et chimiques des grandes masses d'eaux océaniques, il est tout aussi important dans le domaine biologique. Une vaste zone de divergence ceinture l'ensemble du continent antarctique, avec des remontées d'eaux profondes extrêmement riches en sels nutritifs qui lui confèrent, par la surface concernée et le niveau des teneurs en fertilisant, un potentiel de production bien supérieur à l'ensemble des résurgences côtières et des dômes tropicaux. L'Océan Antarctique a pu être classé

en se référant aux fortes teneurs en sels nutritifs de ses eaux superficielles parmi les régions à hautes productivités. Les mesures, que ce soit de pigments ou de production, n'ont pas confirmé, en dehors des zones côtières, cette grande richesse annoncée d'une façon prématurée (pour une revue sur le sujet on pourra se référer à Jacques, Minas, 1981). Plusieurs auteurs (Saijo, Kawashima, 1964; Holm-Hansen *et al.*, 1977) en prenant en compte les différents facteurs intervenant pour régler la production ont tenté de mettre en évidence, sans succès, un éventuel facteur limitant. L'examen approfondi de l'évolution des sels nutritifs dans les eaux superficielles peut apporter de nouvelles indications.

Le comportement propre des sels nutritifs demeure encore obscur. L'origine des hautes teneurs en sels minéraux, des silicates en particulier, dans l'eau profonde, n'est pas très claire et reste discutée. Tantôt l'hypothèse d'une influence prépondérante des apports continentaux (Cooper, 1952; Schutz, Turekian, 1965; Burton, Liss, 1968), tantôt celle d'une production primaire supposée luxuriante et induisant une sédimentation intense (Calvert, 1968; Gregor, 1968; Edmond, 1973) ont été avancées. Il paraît nécessaire de prendre en compte la faiblesse du niveau de production avant de formuler de nouvelles hypothèses sur l'évolution des sels nutritifs, que ce soit au niveau des couches superficielles que des couches profondes. Des trois secteurs de l'Océan Antarctique (atlantique, indien et pacifique), le secteur indien demeure le moins connu. Ceci nous a conduit à réaliser une campagne « Antiprod I » en mars 1977 (Groupe Mediprod, 1978) dans la partie ouest de ce domaine où les mesures étaient encore rares. La campagne a été axée sur les études de production. Les caractéristiques physiques et chimiques des masses d'eau ont pu être cependant déterminées de la surface au fond lors d'une radiale Nord-Sud, de 28 stations menées sur $66^{\circ}30'$, à l'ouest des îles Kerguelen du secteur subtropical, au voisinage de la divergence antarctique (fig. 1). Nous présentons et

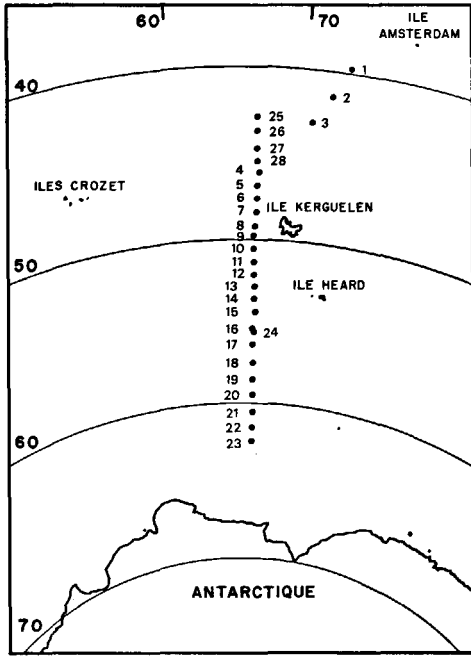


Figure 1
Position des stations occupées par le « Marion Dufresne » (TAAF) durant la campagne Antipro I en mars 1977.

Position of the stations occupied by R.V. "Marion Dufresne" (TAAF) on cruise Antipro I in March 1977.

discutons dans ce texte la distribution des éléments nutritifs (nitrates, silicates, phosphates). Dans la couche de surface, nous tenterons de prendre en compte la faiblesse des niveaux de production dans l'interprétation des résultats. Une attention particulière sera portée au comportement de ces éléments au niveau de la convergence antarctique lors de la formation de l'eau antarctique intermédiaire. dans les couches plus profondes, notre objectif sera d'apporter une contribution à l'identification chimique des masses d'eaux et d'évaluer l'enrichissement dû à la régénération.

MÉTHODES

Les prélèvements ont été effectués aux immersions standard à l'aide de bouteilles de type Niskin. Les sels nutritifs ont été déterminés à bord, sur des échantillons préfiltrés à 200 μ , dès la fin du prélèvement, en analyse automatique (Autoanalyzer II), selon notre manuel

Figure 2
Distribution verticale de la température entre 40 et 62°S pendant la campagne Antipro I en mars 1977 (tracée d'après les résultats de Gamberoni et al., Groupe Medipro, 1978).

Vertical distribution of temperature between 40 and 62°S on cruise Antipro I in March 1977 (data from Gamberoni et al., Groupe Medipro, 1978).

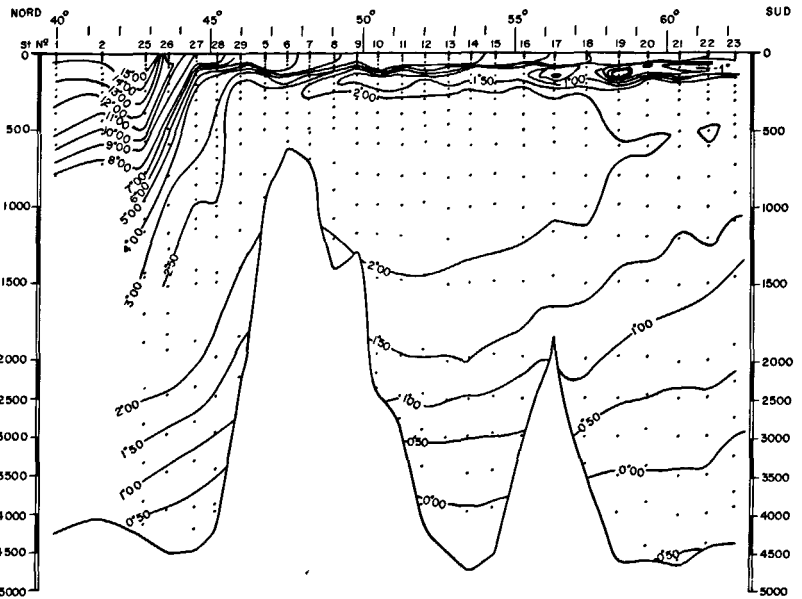
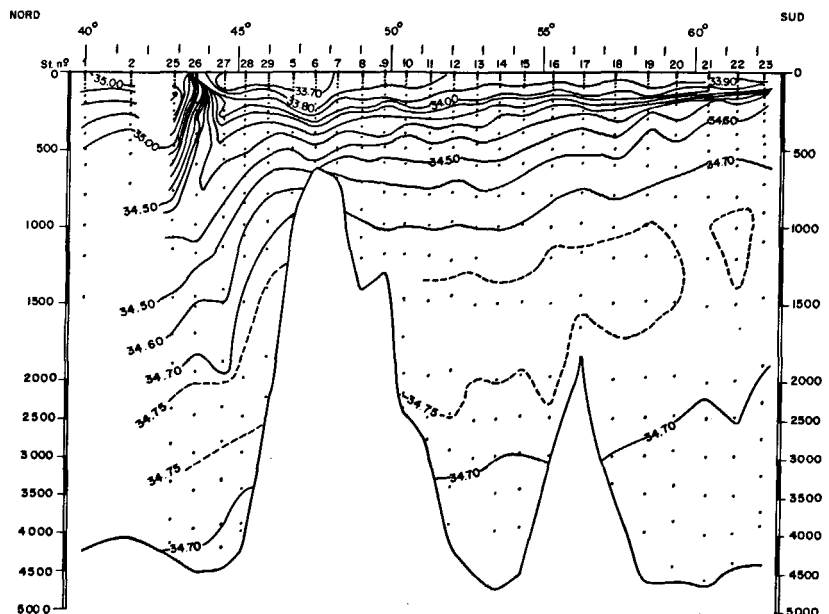


Figure 3
Distribution verticale de la salinité entre 40 et 62°S pendant la campagne Antipro I en mars 1977 (tracée d'après les résultats de Gamberoni et al., 1978).

Vertical distribution of salinity between 40 and 62°S on cruise Antipro I in March 1977 (data from Gamberoni et al., 1978).



d'analyse (Tréguer, Le Corre, 1975). La précision des méthodes ($P = 0,05$) atteint pour les nitrates $0,1 \mu\text{atg/l}$, pour les phosphates $0,01 \mu\text{atg/l}$ et pour les silicates $0,1 \mu\text{atg/l}$ au niveau de $10 \mu\text{atg/l}$, et $1 \mu\text{atg/l}$ au niveau de $100 \mu\text{atg/l}$, lorsqu'un étage de dilution est intégré au montage. L'ammoniaque a été mesuré occasionnellement dans les eaux de surface, selon la méthode de Koroleff (1970), avec une précision de $0,07 \mu\text{atg/l}$. Les mesures de température, de salinité ainsi que d'oxygène sont dues à l'équipe d'Océanographie Physique du Muséum National d'Histoire Naturelle (Gamberoni *et al.*, 1978).

Schéma hydrologique

La distribution des températures et des salinités (fig. 2 et 3), l'analyse du diagramme θ, S^0_{∞} (fig. 4) permettent

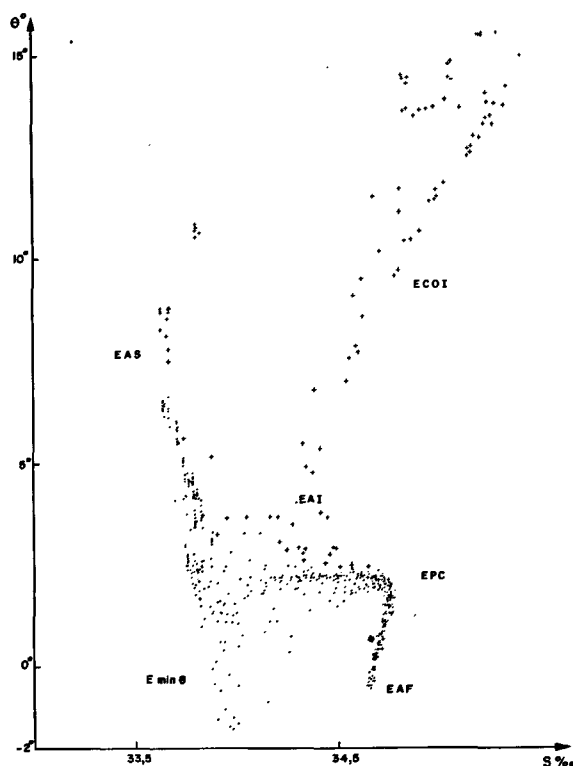


Figure 4

Diagramme température potentielle-salinité aux stations de la campagne Antiprod I en mars 1977 : ● résultats aux stations du domaine antarctique; + résultats aux stations des domaines subantarctique et subtropical. EAS : eau antarctique superficielle; ECOI : eau centrale de l'Océan Indien; EAI : eau antarctique intermédiaire; Emin θ : eau du minimum thermique; EPC : eau profonde circumpolaire; EAF : eau antarctique de fond.

Temperature-salinity diagram for stations occupied on cruise Antiprod I in March 1977: ● Results from stations occupied in Antarctic area; + Results from stations occupied in subantarctic and subtropical areas. EAS: Antarctic Surface Water; ECOI: Central Indian Water; EAI: Antarctic Intermediate Water; Emin θ : θ minimum water; EPC: Circumpolar Deep Water; EAF: Antarctic Bottom Water.

d'identifier les grandes masses d'eaux en présence dans le secteur étudié. L'examen détaillé de ces données a été effectué par Gamberoni *et al.* (1982). Leur étude révèle une structure hydrologique profonde conforme dans l'ensemble au schéma général décrit par Deacon (1937), visualisé d'abord par Sverdrup *et al.* (1942), puis Gordon et Goldberg (1970), sous la forme de bloc diagramme s'appliquant indifféremment aux trois secteurs de l'Océan Antarctique : secteurs atlantique,

pacifique et indien. La situation est différente au niveau des eaux superficielles : alors que la région subantarctique a une extension variant habituellement de 7° à 13° , dans le secteur de Kerguelen, les convergences antarctiques et subtropicales se placent respectivement à 46°S et 43°S , et trois degrés seulement séparent les régions subtropicales et antarctiques. Ce résultat n'est peut être qu'apparent et refléterait la complexité de la circulation superficielle dans ce secteur. La présence de structure tourbillonnaire peut faire parvenir plus au sud, en surface, d'une manière temporaire des eaux subtropicales. Les résultats disponibles dans cette région (Copin-Montegut, Copin-Montegut, 1978; Antiprod II, Groupe Mediprod, 1983) mettent en évidence une certaine permanence du phénomène caractérisé aussi par une structure thermique en forme de dôme au niveau de $41-42^\circ\text{S}$ et la possibilité de remontée dans ce secteur. On se référera à la publication de Gamberoni *et al.* (1982) pour obtenir des précisions sur le schéma hydrologique.

Les eaux superficielles des domaines subantarctique et subtropical

Répartition des éléments nutritifs

Les stations effectuées au Nord du 43°S (stations 1, 2, 3, et 25) présentent des structures hydrologiques (voir Gamberoni *et al.*, 1982) sensiblement similaires. Sous la couche superficielle dessalée du fait de l'influence des précipitations et quasi épuisée en sels nutritifs (fig. 5a, b, c), entre 150 m et environ 800 m de profondeur, sur le diagramme θ, S^0_{∞} les points se répartissent le long d'une droite voisine de celle qui représente l'eau centrale de l'Océan Indien (Sverdrup *et al.*, 1942). Cette masse d'eau est plutôt pauvre en éléments nutritifs, qui présentent une évolution linéaire avec la température.

$$\text{NO}_3^- \text{ (en } \mu\text{atg/l)} = (-2,3 \pm 0,12)\theta + (39,7 \pm 1,2)$$

$$n = 26, R^2 = 0,94,$$

$$\text{PO}_4^{3-} \text{ (en } \mu\text{atg/l)} = (-0,14 \pm 0,01)\theta + (2,49 \pm 0,05)$$

$$n = 25, R^2 = 0,97.$$

Entre 43°S , qui correspond à la limite sud de ces eaux d'origine subtropicale, et 46°S qui situe l'emplacement de la convergence antarctique (signalé par la fin du minimum thermique), se place le domaine subantarctique. Le passage du secteur antarctique au domaine subantarctique est mis en évidence en surface par la présence d'un front thermique d'environ 2° , alors que la salinité reste relativement stable (fig. 2 et 3). Au front est associée une diminution des éléments nutritifs. Cette décroissance est nette pour les silicates qui, déjà affaiblis lorsqu'ils parviennent à la limite Nord du domaine antarctique ($5 \mu\text{atg/l}$), chutent au niveau de $2 \mu\text{atg/l}$. Les eaux superficielles subantarctiques se caractérisent par une disproportion très marquée entre les teneurs en nitrates et phosphates (respectivement $17,7 \mu\text{atg/l}$ et $1,22 \mu\text{atg/l}$ à la station 28) et les teneurs en silicates ($2 \mu\text{atg/l}$). Dans cette zone, la silice peut intervenir pour limiter la production, qui demeure faible (Jacques, Minas, 1981). Au Nord, un gradient thermohalin accentué, associé à une chute importante et rapide des phosphates ($\Delta\text{PO}_4^{3-} = 1 \mu\text{atg/l}$) et des nitrates

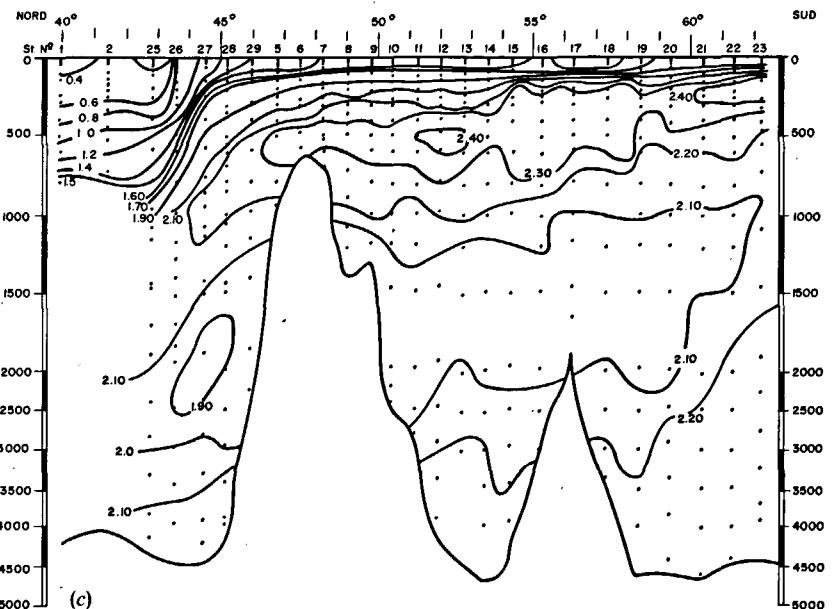
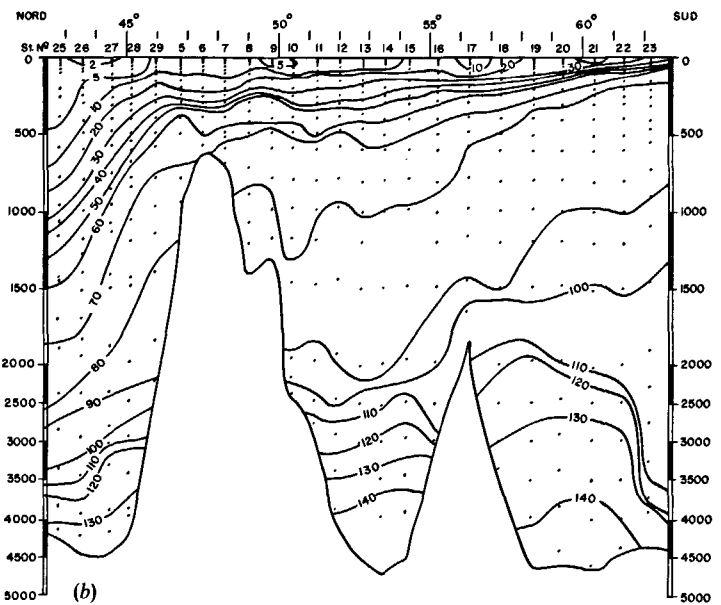
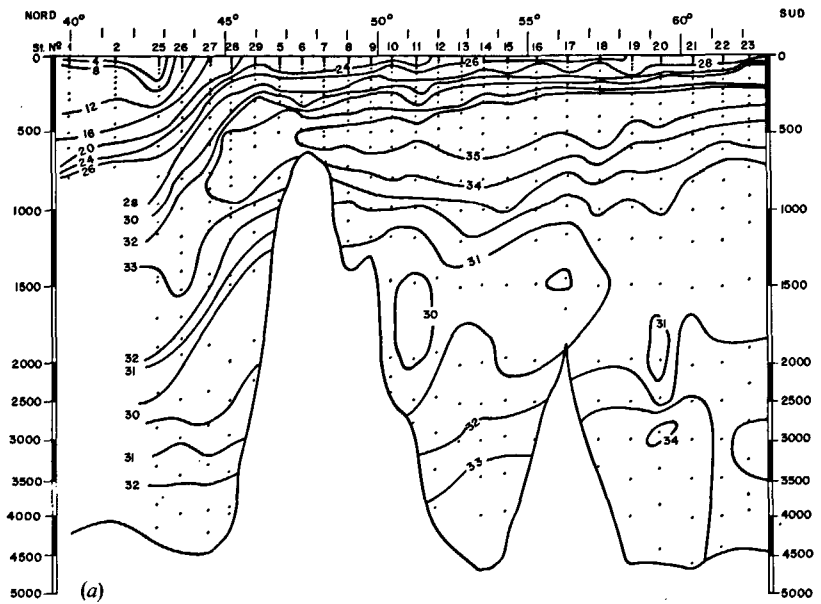


Figure 5
 Distribution verticale des éléments nutritifs (en $\mu\text{g-at/l}$) entre 40 et 62°S pendant la campagne Antiprod I en mars 1977. 5a) distribution verticale des nitrates; 5b) distribution verticale des silicates; 5c) distribution verticale des phosphates.
 Vertical distribution of nutrients in ($\mu\text{g-at/l}$) between 40 and 62°S on cruise Antiprod I in March 1977. 5a) vertical distribution of nitrate; 5b) vertical distribution of silicate; 5c) vertical distribution of phosphate.

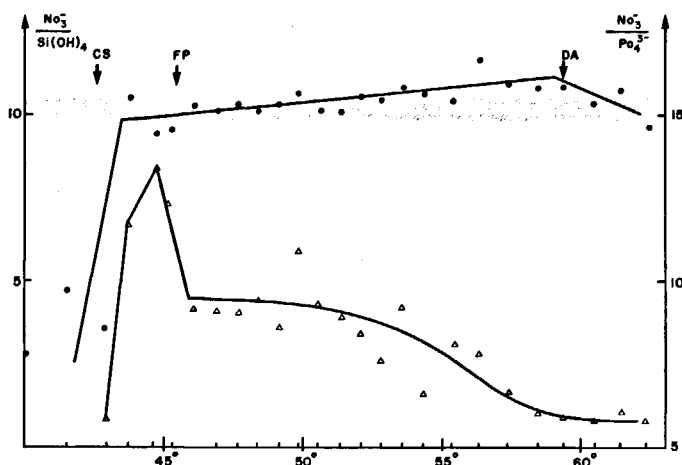


Figure 6

Variations comparées des rapports N/P (●) et N/Si (Δ) dans les eaux superficielles durant la campagne Antiprod I : — la convergence subtropicale est marquée par une chute des rapports N/P et N/Si ; — au front polaire correspond une augmentation des rapports N/Si ; — la divergence est signalée par un maxima des rapports N/P.

Comparison of the variations of N/P (●) and N/Si (Δ) ratios in the surface waters on cruise Antiprod I : — the subtropical convergence area corresponds to a sharp decrease of N/P and N/Si ratios ; — an increase of N/Si ratio corresponds to the polar front ; — a maximum of N/P ratio is found in the divergence area.

($\Delta\text{NO}_3^- = 15 \mu\text{atg/l}$), marque la limite des eaux subantarctiques et l'emplacement de la convergence subtropicale.

Évolution des rapports $\text{NO}_3^-/\text{PO}_4^{3-}$, (N/P) et $\text{NO}_3^-/\text{Si(OH)}_4$, (N/Si) dans les eaux superficielles : limites des différents domaines.

Les évolutions spatiales des rapports N/P et N/Si sont représentées sur la figure 6. L'un et l'autre révèlent des variations marquées, qui permettent de distinguer nettement les différents domaines de l'Océan Austral. Le rapport N/P atteint un maximum voisin de 16 vers 58°S, pouvant refléter un maximum de remontée et alors signaler l'emplacement de la divergence. De part et d'autre de cette limite dans le domaine antarctique, le rapport N/P diminue. Il décroît lentement et graduellement vers une valeur proche de 15 lors de la dérive des eaux superficielles vers le Nord. Cette décroissance doit être reliée à des phénomènes biologiques. Elle peut correspondre à une assimilation plus importante de l'azote comparée au phosphore par le phytoplancton dans le domaine de l'Antarctique. Cette possibilité est écartée par l'analyse des rapports N/P dans le particulier (Copin-Montegut, Copin-Montegut, 1978). Ces rapports se révèlent plutôt faibles, indiquant au contraire une utilisation en excès des phosphates. Son origine se situe alors dans des vitesses différentes de régénération de l'azote et du phosphore : l'azote dégradé plus difficilement est entraîné en plus grande proportion vers les couches plus profondes, créant un excès relatif de phosphate dans la couche de surface.

L'évolution des rapports N/Si est nettement plus accentuée que celle des rapports N/P. Les valeurs sont minimales dans la zone Sud (N/Si < 1), ceci du fait du grand excès de silicates par rapport aux nitrates dans les eaux de remontées (fig. 5a, b). Les rapports augmentent très rapidement lors de la progression des masses d'eaux superficielles vers le Nord, pour atteindre à partir de

50°S et à l'approche du front polaire un palier relativement stable et voisin de 5, alors que la tendance a été inversée et que les nitrates se révèlent en très large excès. Dans le domaine antarctique à proprement parler, les teneurs en nitrates montrent assez peu de variations et l'évolution du rapport N/Si est alors liée directement à celle des silicates. Les rapports N/Si mettent nettement en évidence l'emplacement du front polaire (fig. 6). Ces rapports augmentent brutalement d'environ un facteur 2 à cette limite (46°S), les eaux subantarctiques révélant un déficit des plus importants en silicates. Les rapports N/P par contre n'indiquent aucune évolution sensible lors de la transition entre ces deux domaines. Plus au Nord, sous l'influence des eaux d'origine subtropicale, les rapports N/Si chutent nettement (N/Si < 1). Il en est de même des rapports N/P, qui déclinent très rapidement à cette limite pour atteindre des valeurs inhabituellement basses (N/P < 5), mettant en évidence dans ces masses d'eaux, à cette période de l'année, un excès très important en phosphates. L'ensemble de ces résultats montre que l'utilisation combinée des rapports N/Si et N/P est efficace pour délimiter les différents domaines de l'Océan Austral. Ils confirment les résultats obtenus en physique, qui mettent en évidence un rapprochement des convergences antarctiques et subtropicales et une sérieuse réduction du domaine subantarctique dans notre secteur d'étude.

Les eaux superficielles du domaine antarctique ; évolution des éléments nutritifs

Les eaux antarctiques superficielles froides et peu salées (fig. 2 et 3), forment une couche homogène dont l'épaisseur augmente progressivement du Sud (50 m) au Nord (100 m). Elles sont isolées en cette période de l'année (été austral) des eaux sous-jacentes par un minimum thermique subsurface qui reflète la situation hivernale de ces masses d'eaux. Bien marqué au Sud ($\theta < -1^\circ$ à 75 m), le minimum s'estompe vers le Nord, alors que son immersion devient importante (250 m) pour disparaître au voisinage de la convergence antarctique (fig. 2). Ces eaux superficielles sont animées, au nord de la divergence, d'un mouvement vers le Nord-Est dont la composante nord est relativement faible : entre 6 mois et 2 ans (Edmond, 1973) sont nécessaires pour qu'elles atteignent le niveau de la convergence antarctique, et le cycle de production peut se dérouler normalement.

Teneurs en sels nutritifs. Incidence sur la production

Les teneurs en sels nutritifs (nitrates, silicates et phosphates) à la fin de l'été se maintiennent à des valeurs extrêmement élevées dans l'ensemble du domaine antarctique (fig. 5a, b, c). Sur notre radiale, en surface, les concentrations se situent entre 28 et 22 $\mu\text{atg/l}$ pour les nitrates, 1,8 et 1,4 $\mu\text{atg/l}$ pour les phosphates et entre 30 et 5 $\mu\text{atg/l}$ pour les silicates. Au maximum de remontées, qui doit se situer légèrement au sud de la station 23 si l'on se réfère à la structure verticale et aux résultats obtenus par ailleurs (Antiprod II, Groupe Mediprod, 1983 ; Conrad 17, Jacobs *et al.*, 1980 ; Eltanin Cruises 4-55, Gordon, Molinelli, 1975), les

valeurs peuvent atteindre 30 $\mu\text{atg/l}$ en NO_3^- , 2 $\mu\text{atg/l}$ en PO_4^{3-} et 60 à 70 $\mu\text{atg/l}$ en Si(OH)_4 et sont conformes aux valeurs déterminées dans le secteur atlantique et pacifique (Gordon, Molinelli, 1975). Potentiellement ces eaux s'avèrent extrêmement riches si l'on se réfère aux teneurs en sels nutritifs, qui se maintiennent à des niveaux extrêmement élevés dans l'ensemble du domaine antarctique. Malgré cette grande richesse nutritive, les eaux antarctiques présentent un niveau de production et des biomasses phytoplanctoniques faibles : les valeurs de production primaire à la fin de la période estivale se situent dans une gamme de 0,1 à 7 $\text{mg C.m}^{-3} \text{J}^{-1}$, et les teneurs en chlorophylle *a* sont comprises entre 0,2 et 0,5 mg.m^{-3} (Jacques, Minas, 1981). Ces résultats, qui confirment ceux obtenus en particulier par El-Sayed (1967; 1968; 1970), Holm-Hansen *et al.* (1977) et Plancke (1977) s'inscrivent en faux contre la richesse des eaux du large et placent l'Antarctique parmi les mers peu productives. Les raisons de cette pauvreté ont été discutées sur la base des résultats d'Antiprod I par Jacques et Minas (1981). Ces auteurs aboutissent à la conclusion que, contrairement à une opinion souvent admise, la lumière et la température ne suffisent pas à expliquer la faiblesse des taux de production. Ils écartent aussi l'hypothèse d'une influence prépondérante de l'instabilité des masses d'eaux superficielles sur le blocage du système productif, bien que ce dernier facteur différencie nettement la zone côtière productive de celle du large très pauvre. La possibilité d'une pression importante de broutage par les herbivores sur le phytoplancton n'a pas été envisagée.

Lorsqu'on considère l'équation de Michaelis-Menten, qui régit l'assimilation des éléments nutritifs, et que l'on prend en compte les constantes K_s (concentration des éléments nutritifs pour lesquelles la vitesse d'assimilation est réduite de moitié) introduite par cette équation et les valeurs qui ont pu être mesurées dans le milieu naturel ou au laboratoire, il paraît exclu que l'un des éléments nutritifs puisse introduire une quelconque limitation dans le développement du phytoplancton. En effet les teneurs en sels nutritifs dans les eaux de surface se situent nettement au-dessus des valeurs déterminées pour K_s , qui varient approximativement entre 0,1 et 6,5 $\mu\text{atg/l}$ pour les nitrates (Eppley *et al.*, 1969; Eppley, Thomas, 1969; MacIsaac, Dugdale, 1969; Thomas, Dodson, 1974) entre 0,12 et 0,55 $\mu\text{atg/l}$ pour les phosphates (Thomas, Dodson, 1968) et entre 0,5 et 3,5 $\mu\text{atg/l}$ pour les silicates (Paasche, 1973 *a, b*; Goering *et al.*, 1973). Il est cependant nécessaire de garder à l'esprit que ces constantes ont été mesurées uniquement sur des espèces faciles à cultiver au laboratoire ou dans le milieu naturel, mais sous des conditions très différentes de celles rencontrées dans l'Océan Antarctique. Les fortes teneurs en ammonium ($\text{NH}_4^+ > 1 \mu\text{atg/l}$) mesurées dans la partie sud du domaine antarctique, peuvent contribuer au blocage du développement phytoplanctonique en réduisant les vitesses d'assimilation (MacIsaac, Dugdale, 1972; Conway, 1977). Cette influence doit être toutefois limitée, et ne peut être retenue à elle seule comme une explication satisfaisante de la situation dans ces eaux superficielles. Si les données propres à Antiprod I, au même titre que l'ensemble des autres observations, expliquent imparfaitement le

mauvais rendement de cet écosystème, d'autres problèmes restent en suspens. L'Océan Antarctique a été annoncé riche essentiellement sur la base de teneurs élevées en éléments minéraux, en retour l'évolution de ces mêmes éléments a été justifiée en tenant compte en premier lieu de cette richesse présumée. Il paraît nécessaire à partir des nouvelles observations de revenir d'une manière critique sur les hypothèses avancées.

Évolution des sels nutritifs : le comportement particulier de la silice

Il existe dans la couche superficielle brassée et homogène, située au-dessus de la couche du minimum thermique, un gradient Nord-Sud pour l'ensemble des sels nutritifs (fig. 7); très peu marqué dans le cas des nitrates et

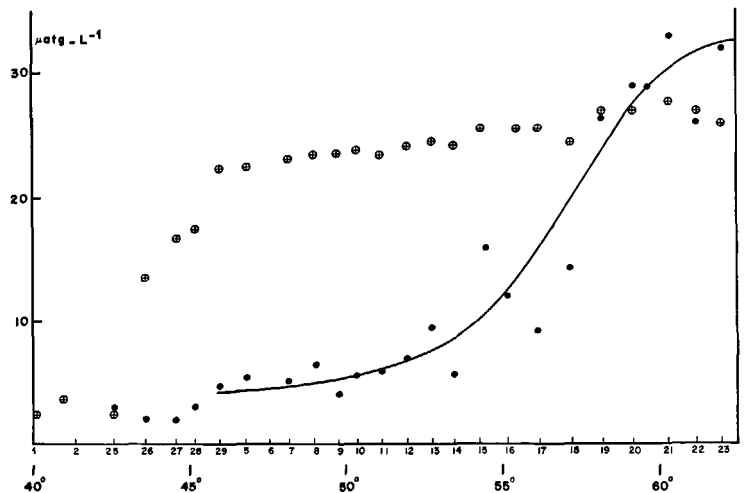


Figure 7

Variations comparées des teneurs en silicates (●) et en nitrates (⊕) dans les eaux superficielles durant la campagne Antiprod I en mars 1977. On remarquera le fort gradient en silicates au sud de 55°S.

Comparison of silicate (●) and nitrate (⊕) variations in the surface waters on cruise Antiprod I, March 1977. A strong silicate gradient shows up south of 55°S.

phosphates qui montrent une évolution similaire lors de la dérive des masses d'eaux superficielles vers le Nord, il se révèle extrêmement prononcé en ce qui concerne les silicates : ainsi entre 60°S et 55°S, 20 $\mu\text{atg/l}$ de silice disparaissent de l'eau de surface. Ce gradient s'accroît au-delà de 60°S au voisinage du maximum de remontée (Conrad 17, Antiprod II) et si on se réfère à ces valeurs ce sont plus de 60 $\mu\text{atg/l}$ de silicates qui sont retirés des eaux superficielles, et ceci sans modification notable des teneurs en phosphates et nitrates. Les résultats de l'Eltanin (Gordon, Molinelli, 1975), avec des stations réparties dans les différents secteurs de l'Antarctique, révèlent le caractère général de cette situation, qui intéresse donc l'ensemble de cet océan. Ce phénomène important, déjà noté par différents auteurs (Clowes, 1938; Gordon, 1975; Edmond, 1973), et qui constitue l'une des originalités marquantes des eaux antarctiques superficielles, a été relié à l'activité supposée intense du phytoplancton. Composé essentiellement de diatomées, le phytoplancton assimilerait préférentiellement les silicates; la chute des tests siliceux au travers de la thermocline éliminerait la silice de la couche de surface, et leur dissolution dans les couches plus profondes expliquerait par ailleurs les hautes teneurs en silice de ces masses d'eaux. Ce transfert massif de silice par voie

biologique a permis à Edmond (1973) d'aboutir à un bilan équilibré en silice dans l'eau profonde circumpolaire. Différentes observations amènent cependant un doute sérieux quant à une nature purement biologique du gradient en silice mis en évidence et peuvent remettre en cause les bases du calcul avancé :

— en premier lieu, le comportement propre des eaux du minimum thermique (eaux d'hiver) : placées à l'écart des phénomènes biologiques, elles révèlent aussi un gradient marqué en silicates (fig. 8 et commentaires ci-dessous);

— la faiblesse générale du niveau de production, la chlorophylle en particulier montre une distribution monotone, et au maximum de gradient en silicates aucune augmentation de teneurs en pigment n'est mise en évidence;

— le rapport extrême qui existe entre les teneurs en nitrates et phosphates assimilées et celles en silicates. Nous avons calculé les rapports d'assimilation $\Delta N/\Delta P$, $\Delta Si/\Delta N$ en nous conformant à l'hypothèse que les anomalies des eaux superficielles antarctiques sont dues uniquement au phénomène biologique. En prenant comme référence pour les calculs la station la plus au sud (St 23), nous obtenons pour la campagne Antipod I (la couche productive étant homogène les calculs ont porté uniquement sur les prélèvements de surface) :

$$\Delta NO_3 = (14,8 \pm 1,3) \cdot \Delta PO_4^{3-} - (1,1 \pm 0,2) \\ R^2 = 0,95, n = 16,$$

$$\Delta Si(OH)_4 = (5,8 \pm 0,6) \cdot \Delta NO_3 + (9 \pm 1) \\ R^2 = 0,92, n = 16.$$

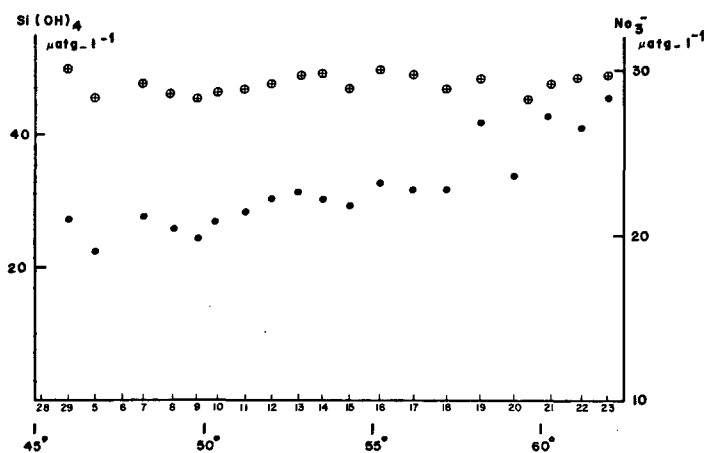


Figure 8

Évolution des nitrates (⊕) et des silicates (●) au niveau des eaux du minimum thermique entre 46 et 62°S au cours de la campagne Antiprod I.

Comparison of nitrate (⊕) and silicate (●) variations at the thermal minimum between 46 and 62°S on cruise Antiprod I.

Dans le cas d'Antiprod II (mars 1980, dans la même zone) avec des mesures plus serrées au sud, des résultats similaires sont obtenus pour l'azote et le phosphore. La situation est encore plus tranchée pour la silice. On arrive à la situation extrême et paradoxale d'une forte évolution en silicates (36 $\mu\text{atg/l}$), entre (55°S et 65°S), alors que les nitrates restent quasi constants (27 \pm 0,5 $\mu\text{atg/l}$), ce qui aboutit, si on retient un modèle uniquement biologique pour le calcul, à une absence de corrélation entre $\Delta Si(OH)_4$ et ΔNO_3 pour l'ensemble

des mesures, et des rapports d'assimilation des plus élevés aux stations où des anomalies significatives en nitrates ont été relevées ($\Delta Si/\Delta N > 50$). Si l'hypothèse d'un phénomène purement biologique donne des résultats assez conformes pour l'azote et le phosphore aux règles établies par Redfield *et al.* (1963), elle remet en cause la validité des rapports établis par Richards (1958) dans le cas du silicium ($\Delta N/\Delta Si \approx 1$), et s'écartent de ceux présentés par d'autres auteurs (Stefansson, 1968; Broenkow, 1965). On peut aussi constater par ailleurs que les rapports Si/N dans le matériel particulaire (Copin-Montegut, Copin-Montegut, 1978), s'ils sont élevés en zone polaire, 1,97 au niveau du front polaire, 2,35 au sud de Kerguelen (plus au nord il est vrai que la zone du maximum de gradient en silicates), demeurent bien en-dessous des valeurs prévues par cette hypothèse.

Nous formulons une interprétation différente pour expliquer la nature du gradient en silicates : ce gradient reflète la combinaison de deux phénomènes distincts, l'un de nature biologique qui correspond à l'assimilation par les diatomées, et l'autre ayant un caractère hydrologique et lié à la structure de remontée. Ce nouveau point de vue est basé sur nos observations au niveau des eaux du minimum thermique : à la base de la couche homogène, dans le domaine antarctique, subsiste en période estivale une couche intermédiaire froide et plus salée que celle de surface (fig. 3) et ayant conservé les caractéristiques physiques acquises l'hiver précédent. Peu éclairée dans la partie sud où elle se situe à une profondeur d'environ 75 m (St 23), pas du tout éclairée dans la partie nord (Morel, Prieur, 1978) où elle s'enfonce vers 250 m, cette couche ne doit pas donner lieu à un développement important du phytoplancton. Les éléments nutritifs doivent s'y maintenir à des niveaux de concentrations proches de ceux existant en surface avant le développement estival du phytoplancton. Nous avons tracé l'évolution des sels minéraux au niveau du minimum thermique (fig. 8). Située à l'écart des phénomènes actifs d'assimilation, cette couche révèle un gradient Nord-Sud en éléments nutritifs. Le gradient apparaît marqué en silicates (de 50 $\mu\text{atg/l}$ à 25 $\mu\text{atg/l}$) et montre une évolution assez similaire à celle qui a été mise en évidence dans la couche brassée de surface. Les nitrates et les phosphates varient peu. Il est très probable au vu de ces résultats, qu'il existe en période hivernale avant la floraison printanière, dans les eaux superficielles, du moins dans la partie la plus sud, un gradient en silicates. Il doit résulter de la structure même de la remontée qui peut s'étendre sur plusieurs degrés (voir les calculs de Gordon, 1967), et faire parvenir à la surface son maximum d'intensité des eaux plus profondes et plus riches en silicates. L'observation de la structure verticale et en particulier des isoplethes en silicates (fig. 5b) confirme ce point de vue. Le gradient horizontal reflète le gradient vertical qui effectivement associe des variations importantes en silicates à une stabilité relative des teneurs en phosphates et nitrates. Le brassage hivernal, en écrétant la structure de remontée, peut aussi contribuer à accentuer le phénomène. Lorsqu'on prend en compte les résultats au niveau du minimum thermique, il apparaît nettement que le gradient présente une importante composante hydrologique.

On peut constater par ailleurs qu'il existe un décalage relativement marqué entre les teneurs en sels nutritifs et celles du minimum thermique de la couche de surface, en particulier pour les silicates (fig. 7 et 8); cette différence doit être imputée à l'assimilation du phytoplancton. Le gradient en surface apparaît comme la superposition de deux phénomènes distincts : l'un de nature biologique, lié au développement du phytoplancton, et l'autre ayant un caractère hydrologique induit par la structure de remontée. Bien que cette nouvelle interprétation nous paraisse satisfaisante, avant de conclure définitivement, il paraît nécessaire de disposer de données complémentaires sur les cycles saisonniers qui peuvent introduire des décalages Nord-Sud et faire apparaître des gradients horizontaux, sur l'origine et l'évolution des eaux du minimum thermique et aussi sur la composition des particules dans l'ensemble de ces eaux superficielles.

Rapport d'assimilation; transfert par voie biologique de la silice et de l'azote vers les couches profondes

En utilisant comme référence hivernale les eaux du minimum thermique, il devient possible d'évaluer station par station les quantités de nitrates, phosphates et silicates assimilés durant la période estivale par le phytoplancton. On peut écrire (en prenant comme exemple l'azote) :

$$\Delta NO_3 \text{ (assimilé)} = NO_3^- \text{ (minimum } \theta) - NO_3^- \text{ (couche homogène)}$$

Sur la figure 9 sont représentés les résultats ainsi obtenus pour les silicates et les nitrates ainsi que les teneurs en azote et silicium particulaire, déterminées à cette même campagne pour l'azote (Slawyk, 1979) ou reportées, pour la silice, d'après les données de Copin-Montegut et Copin-Montegut (1978) pour une période similaire. Il existe une relation linéaire entre les quantités de nitrates et de silicates assimilés (fig. 10).

$$\Delta NO_3^- = (0,25 \pm 0,04) \cdot \Delta Si(OH)_4 - (0,55 \pm 0,7) \text{ (avec } n = 18 \text{ et } R^2 = 0,74)$$

Dans ces conditions le rapport d'assimilation $\Delta Si/\Delta N = 4$ reste élevé, mais se situe à un niveau plus conforme à ceux donnés dans la littérature et déjà cités. On peut aussi relever que l'assimilation croît avec la température selon une relation linéaire. Nous obtenons pour les silicates :

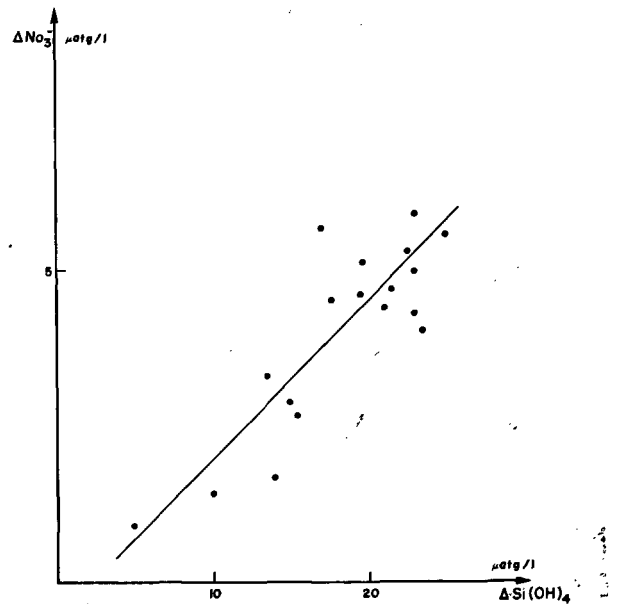


Figure 10
Relation entre les quantités de nitrates et de silicates assimilées dans la couche homogène de surface (les calculs ont été menés par rapport aux eaux du minimum thermique).
Relationship between the amount of nitrate and silicate assimilated in the homogeneous surface layer, with respect to the content in the waters of the thermal minimum.

$$\Delta Si(OH)_4 = (3,1 \pm 0,86)\theta + (7,2 \pm 3,2) \text{ (avec } n = 17 \text{ et } R^2 = 0,57)$$

un résultat conforme aux mesures de production (Jacques, Minas, 1981) et d'assimilation (Slawyk, 1979). Il apparaît aussi clairement, lorsqu'on examine les résultats présentés sur la figure 9 et que l'on compare les quantités de silicates et nitrates assimilés et les teneurs en Si et N particulaire dans les eaux superficielles, qu'il existe un transfert prononcé des formes particulaire vers les couches sous-jacentes. A cette période de l'année, plus de 90% de la silice assimilée ont quitté la zone euphotique; il en est de même de l'azote particulaire dont les teneurs représentent uniquement une faible fraction (< 20%) des anomalies calculées en nitrates. Le transfert rapide des formes particulaire est habituellement attribué à la sédimentation des diatomées. Il peut aussi mettre en évidence une activité de broutage élevée des herbivores. L'un ou l'autre de ces processus ou leur action conjuguée, en opposant une pression constante sur le développement du phytoplancton, peut contribuer à expliquer l'absence

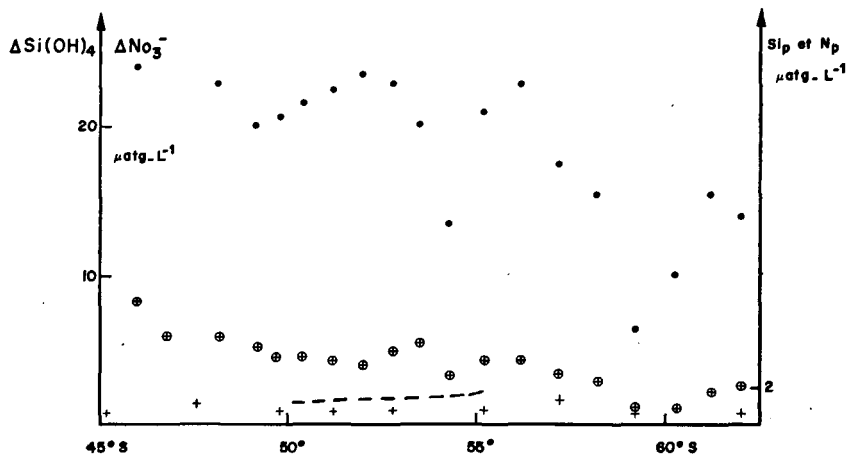


Figure 9
Évolution entre 46 et 62°S des anomalies en silicates (●) et en nitrates (⊕) dans la couche homogène de surface, calculées par rapport aux teneurs des eaux du minimum thermique. Évolution comparée des teneurs en azote (+) et en silice particulaire (-).
Variations between 46 and 62°S of silicate (●) and nitrate (⊕) anomalies in the homogeneous surface layer with respect to the concentration in the waters of the thermal minimum. Comparison with the N (+) and particulate Si (-) variations.

d'impact du fort enrichissement en sels nutritifs sur la production dans l'Océan Antarctique, d'une manière similaire à celle mise en avant par Walsh (1976), ou plus récemment par Voituriez *et al.* (1982) dans les upwellings équatoriaux. Cette idée d'une influence importante du broutage sur le fonctionnement du système est confirmée par les résultats de Olson (1980) et Glibert *et al.* (1982). Ces auteurs mettent en évidence des teneurs élevées en NH_4^+ et une contribution majeure du recyclage à la nutrition azotée du phytoplancton dans la mer d'Écosse durant l'été austral.

La quantité de silice qui a quitté la couche homogène est importante : elle se situe entre une dizaine de $\mu\text{atg/l}$ dans le Sud et plus de 20 $\mu\text{atg/l}$ dans le Nord. Les valeurs sont nettement plus faibles pour l'azote, avec un transfert moyen inférieur à 5 $\mu\text{atg/l}$. Ces résultats obtenus en fin d'été, alors que la période de développement du phytoplancton s'achève, représentent en première approximation une évaluation du transfert annuel par voie biologique de la silice et de l'azote vers les couches plus profondes. Nos calculs, qui prennent comme référence l'eau du minimum thermique, aboutissent à des transferts sensiblement plus faibles que ceux retenus par Edmond (1973) qui situait leur niveau moyen à 70 $\mu\text{atg/l}$ pour la silice sur toute la zone. Ces transferts doivent contribuer à enrichir l'eau profonde et l'eau de fond en éléments nutritifs et particulièrement en silice ; l'Océan Antarctique fonctionne alors comme un bassin de concentration vis-à-vis de ces éléments.

Formation de l'eau antarctique intermédiaire (EAI). Comportement de l'azote, du phosphore et du silicium

Le mécanisme de formation de l'EAI dans la région du front polaire fait toujours l'objet de discussions (Jacobs, Georgi, 1977 ; Molinelli, 1981). Il existe deux théories bien distinctes avec différentes variantes qui se proposent d'expliquer le mode de formation de cette masse d'eau au voisinage du front polaire. La théorie classique fait intervenir d'une façon prépondérante l'eau superficielle antarctique : Wüst (1936) et Deacon (1933 ; 1937) pensent que l'EAI résulte du mélange des eaux antarctique et subantarctique de surface qui plongent au voisinage du front polaire ; Gordon *et al.* (1977 *a* et *b*) font intervenir l'eau du minimum thermique qui franchirait le front polaire et se mélangerait verticalement avec l'eau placée au-dessus pour atteindre les caractéristiques de l'eau antarctique intermédiaire ; Molinelli (1981) fournit des arguments quant à un mélange selon les isopycnes uniquement en profondeur dans le domaine subantarctique. Mc Cartney (1977) propose une 2^e théorie nettement différente, et émet l'hypothèse que l'eau antarctique superficielle n'intervient pas dans la formation de l'eau antarctique intermédiaire. L'eau subantarctique superficielle, lors de son mouvement périphérique autour du bassin antarctique, sous l'action des seuls effets climatiques, peut atteindre les caractéristiques physiques de l'EAI qui prendrait alors sa source dans le seul domaine subantarctique. Nous disposons de relativement peu de données dans la zone de formation de l'EAI ; il nous paraît cependant intéressant d'examiner dans quelle mesure l'évolution des caractéristiques chimiques sur

notre radiale est conforme aux hypothèses déjà avancées. L'existence de données complémentaires concernant le matériel particulaire, de la silice en particulier (Copin-Montegut, Copin-Montegut, 1978), dans le même secteur et pour une période similaire, permet pour la première fois de prendre en compte les possibilités de recyclage et d'utiliser les traceurs chimiques dans les meilleures conditions.

Les caractéristiques physiques de l'eau antarctique intermédiaire relevées dans le secteur de Kerguelen (valeurs moyennes) sont respectivement pour la température potentielle et la salinité, de 5° et de 34,40. Ces valeurs se placent dans les plages de variations données par Jacobs et Georgi (1977) pour la partie sud-ouest du domaine indien de l'Océan Antarctique. L'EAI est une eau riche en éléments nutritifs : dans notre secteur d'étude, les teneurs moyennes sont respectivement pour les nitrates et les phosphates de 32 $\mu\text{atg/l}$ et 2 $\mu\text{atg/l}$; ceci est aussi vrai pour les silicates, qui atteignent 30 $\mu\text{atg/l}$. Cette masse d'eau est plutôt pauvre en oxygène (4,8 ml/l) qui présente une sous saturation assez marquée (inférieure à 70%). Le mécanisme de formation de l'EAI doit rendre compte de l'ensemble de ces caractéristiques.

Modèle faisant intervenir les seules eaux subantarctiques superficielles

Les eaux superficielles subantarctiques sont caractérisées par un déséquilibre marqué des teneurs en sels nutritifs en période estivale. Riches en nitrates et phosphates (respectivement 17 $\mu\text{atg/l}$ et 1,2 $\mu\text{atg/l}$), elles sont quasi épuisées en silicates (les teneurs se situent au niveau de 2 $\mu\text{atg/l}$; ceci se traduit par un rapport $\text{NO}_3^-/\text{Si}(\text{OH})_4$ extrêmement élevé (fig. 6). L'examen des teneurs en matériel particulaire dans la même zone (Copin-Montegut, Copin-Montegut, 1978) indique un enrichissement de cette fraction lors du passage du domaine tropical au domaine subantarctique. Les concentrations demeurent cependant faibles : elles sont voisines, pour l'azote de 1,4 $\mu\text{atg/l}$, pour le phosphore de 0,08 $\mu\text{atg/l}$, et pour la silice de 0,1 $\mu\text{atg/l}$. Si l'on se réfère à ces résultats qui sont conformes aux valeurs de production primaire (Jacques, Minas, 1981), les possibilités de recyclage demeurent très limitées et il apparaît improbable que ces masses d'eaux puissent atteindre par régénération les caractéristiques chimiques similaires à celle de l'eau antarctique intermédiaire. Ceci est particulièrement vrai pour la silice, dont le déficit par rapport à l'EAI est important (plus de 25 $\mu\text{atg/l}$ dans le secteur Kerguelen). Le recyclage à partir du matériel particulaire lorsqu'on prend en compte sa composition (rapport N/Si) aurait par ailleurs pour effet d'accentuer le déséquilibre qui existe entre la silice d'une part et l'azote et le phosphore d'autre part, déséquilibre qui n'apparaît pas au sein de l'eau antarctique intermédiaire. Les teneurs en oxygène sont aussi en discordance : l'eau subantarctique du fait de brassage intensif est riche en oxygène, alors que l'eau antarctique intermédiaire se trouve en état de sous-saturation marquée. En définitive, si l'on se réfère aux résultats obtenus dans le domaine de la chimie, dans notre secteur d'étude, l'hypothèse d'une formation de l'eau intermédiaire à partir de la seule eau subantarctique paraît exclue. Il est nécessaire,

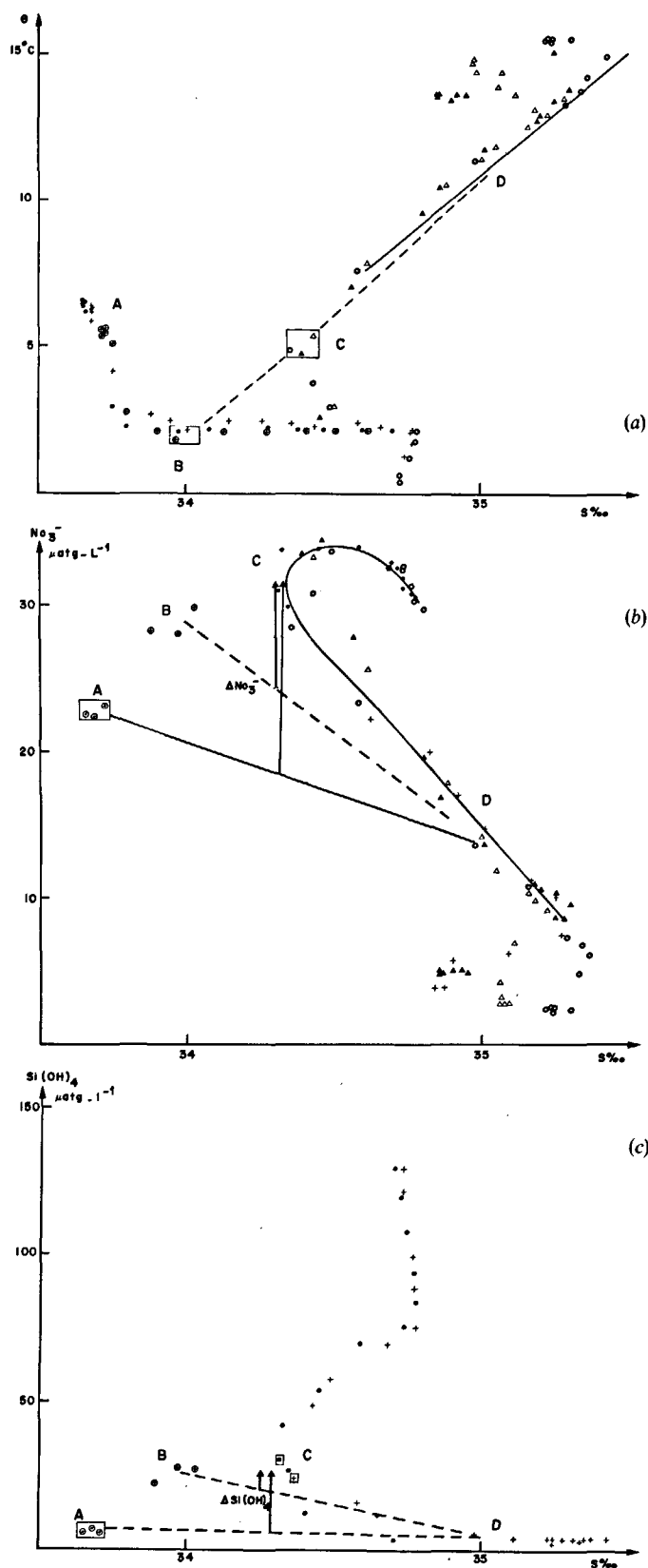


Figure 11
 a) diagramme température potentielle-salinité (aux stations 1, 3, 5, 7, 25 et 29); b) diagramme nitrates-salinité (aux stations 1, 2, 3, 25 et 26); c) diagramme silicates-salinité (aux stations 25 et 26). Les stations sont situées au voisinage de la convergence antarctique. A) eaux superficielles antarctiques; B) eau du minimum thermique; C) eau antarctique intermédiaire; D) eaux centrales de l'Océan Indien.
 a) temperature-salinity diagram (stations 1, 3, 5, 7, 25, 29); b) nitrate-salinity diagram (stations 1, 2, 3, 25, 26); c) silicate-salinity diagram (stations 25, 26). Stations in the vicinity of the Antarctic convergence. A) Antarctic superficial waters; B) thermal minimum water; C) Antarctic intermediate water; D) Central water of the Indian Ocean.

conformément aux travaux de Molinelli (1981), et de Gordon *et al.* (1977 *a* et *b*), de faire intervenir des eaux d'origine antarctique.

Modèle faisant intervenir des eaux antarctiques

L'examen du diagramme $\theta, S^{0/00}$ (fig. 11 *a*) tracé au voisinage du front polaire (stations 5, 7, 29) et dans la zone plus nord où l'EAI est déjà bien formée (stations 1, 3, 25) fait apparaître cette masse d'eau en première approximation comme résultant du mélange d'eaux antarctiques superficielles et d'une masse d'eau ayant les caractéristiques de l'eau centrale de l'Océan Indien. Les diagrammes $\text{NO}_3^- = f(S^{0/00})$, $\text{Si(OH)}_4 = f(S^{0/00})$, $\text{PO}_4^{3-} = f(S^{0/00})$ et $\text{O}_2 = f(S^{0/00})$ établis dans le même secteur (à titre d'exemple nous avons tracé les nitrates et silicates; fig. 11 *b* et 11 *c*), nous renseignent sur le comportement de ces éléments au cours des processus de mélange. Ils permettent en particulier d'évaluer l'importance des phénomènes de régénération en faisant apparaître des anomalies entre les valeurs théoriques de mélange et les valeurs réellement mesurées (fig. 11 *b* et 11 *c*).

Ces anomalies ont été calculées en envisageant deux hypothèses différentes quant à la formation de l'EAI à partir des eaux antarctiques : l'une fait intervenir les eaux superficielles de la couche homogène, l'autre uniquement les eaux du minimum thermique. La première hypothèse exige pour fonctionner le modèle de mélange et aboutir aux caractéristiques de l'EAI une régénération considérable : 20 μatg/l pour la silice (fig. 11 *c*), 13 μatg pour l'azote (fig. 11 *b*), 0,8 μatg/l pour le phosphore et un déficit en O₂ de 1,4 ml/l. La participation de l'eau du minimum thermique plus riche en sels nutritifs comme source unique d'eau antarctique dans le processus de formation de l'EAI implique un enrichissement moins prononcé. L'apport par oxydation demeure toutefois élevé : respectivement pour le silicium, l'azote et le phosphore de 6 μatg/l, 7,5 μatg/l et 0,5 μatg/l. Cette régénération doit être entretenue par les substances organiques dissoutes et les particules entraînées avec les eaux qui plongent au niveau de la convergence et aussi par celles qui à partir de la surface sédimentent pour venir s'oxyder au niveau de l'eau antarctique intermédiaire. Les teneurs en particules au voisinage du front polaire sont peu élevées dans les couches de surface ($\text{Np} < 1 \mu\text{atg/l}$, $\text{Si}_p \approx 1 \mu\text{atg/l}$), et ne peuvent contribuer qu'à une régénération de faible importance. Il en est de même des matières organiques dissoutes dont la partie biodégradable, lorsqu'on compare les teneurs des eaux de surface à celles des couches plus profondes, demeure réduite (résultats Antiprod II, sous presse). L'essentiel de la régénération doit être alors imputée à la sédimentation. L'influence de ce dernier phénomène est difficile à apprécier; il dépend à la fois de l'intensité du flux de particules et du temps de résidence de la masse d'eau dans la zone de formation qui dans le cas de l'eau intermédiaire demeure mal connu. Les travaux de Menzel et Ryther (1968) portant sur le comportement de la matière organique au sein de l'EAI dans l'Atlantique Sud, nous apportent quelques précisions sur l'influence possible de la sédimentation à ce niveau. Leur étude, menée en dehors

de la zone de formation, indique une évolution conservative de l'oxygène dans cette masse d'eau, et démontre clairement que non seulement la matière organique entraînée par les eaux qui plongent a été oxydée rapidement, mais que la sédimentation n'introduit aucune régénération mesurable. Il paraît raisonnable que ce dernier résultat puisse aussi s'appliquer plus au sud à la zone de formation de l'EAI, dans un domaine où le niveau de production demeure peu élevé. En définitive il paraît clair que le phénomène de régénération dans ces masses d'eaux doit être un phénomène de faible importance.

Il est alors nécessaire pour expliquer les fortes teneurs en sels nutritifs au niveau de l'EAI, d'exclure la participation de l'eau superficielle de la couche homogène qui implique une régénération trop importante sans commune mesure avec les possibilités réelles de recyclage. Ce résultat confirme ce qu'on observe sur le diagramme $\theta, S^0/_{\infty}$ (fig. 11 a) où ces eaux apparaissent, du moins en été, trop chaudes et trop dessalées pour intervenir en proportion importante dans la formation de l'EAI. Il est nécessaire de faire intervenir comme seule eau antarctique, l'eau du minimum thermique. Cela ne paraît pas suffisant, le modèle met en évidence dans ces conditions une régénération encore importante. L'eau profonde sous-jacente du minimum d'oxygène doit participer au mélange pour combler une partie du déficit en sels nutritifs et contribuer à réduire les teneurs en oxygène.

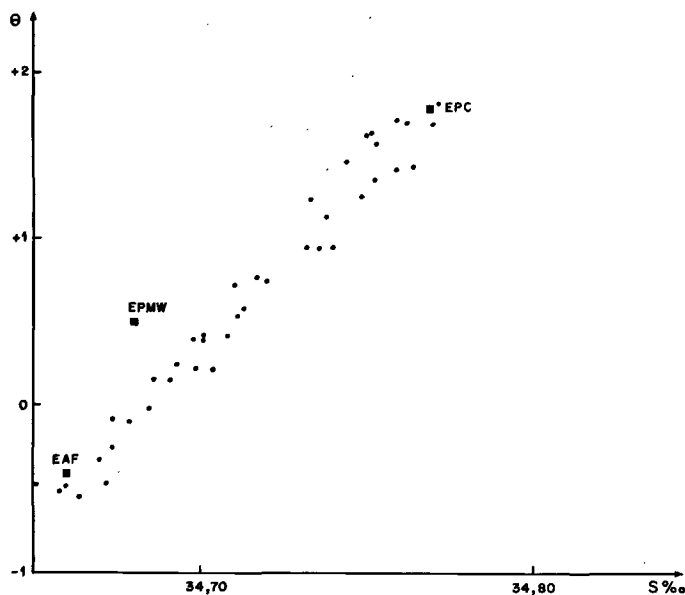
Les eaux profondes (EPC) et de fond (EAF)

Eaux antarctiques de fond (EAF)

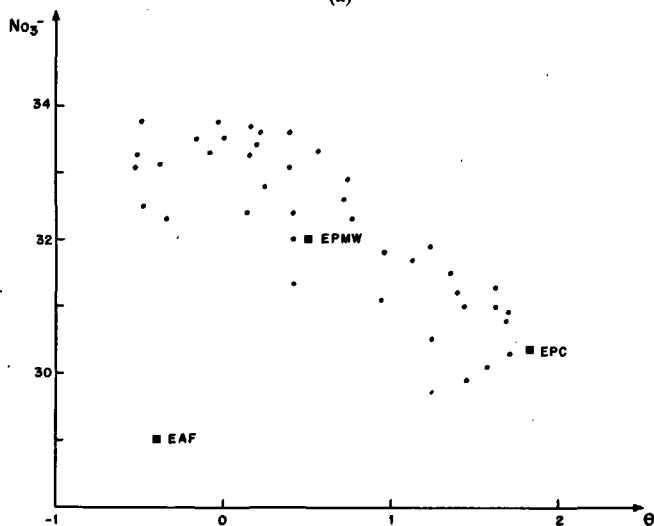
Les travaux récents ont détaillé les processus de formation de l'EAF dans la mer de Weddell (Foster, Carmack, 1976; Killworth, 1977). Le comportement des traceurs chimiques s'est révélé conservatif, à l'exclusion de la silice qui présente un enrichissement spectaculaire atteignant 35 $\mu\text{atg/l}$ (Weiss *et al.*, 1979). Après sa formation dans la mer de Weddell, l'EAF s'écoule vers l'Est dans l'ensemble du bassin antarctique. Nos résultats acquis dans le secteur indien de l'Antarctique permettent de suivre le comportement de l'EAF dans la première phase de son déplacement.

Le diagramme $\theta, S^0/_{\infty}$ tracé au niveau du mélange EAF, EPC (en-dessous du maximum de salinité) est linéaire et l'eau de fond sur notre radiale présente des caractéristiques physiques proches de celles établies pour l'EAF dans la mer de Weddell (fig. 12 a). Les éléments chimiques (NO_3^- , PO_4^{3-} , Si(OH)_4 , et O_2) reportés en fonction de la température potentielle au même niveau, présentent une évolution différente. Ces diagrammes où ont été placées les eaux sources (EAF et EPC) mettent en évidence deux phénomènes distincts : d'abord une non linéarité de l'ensemble de ces courbes ; ceci est particulièrement net pour les nitrates, phosphates et l'oxygène (fig. 12 b, c, e), mais moins évident pour les silicates (fig. 12 d). Il existe une rupture au niveau de $\theta = +0,3^\circ\text{C}$. L'aspect curviligne peut résulter d'une oxydation de la matière organique qui serait plus accentuée au niveau de l'incurvation (vers 2500 m, 3000 m). Ceci paraît difficile à expliquer, et est peu conforme aux idées classiques retenues pour interpréter

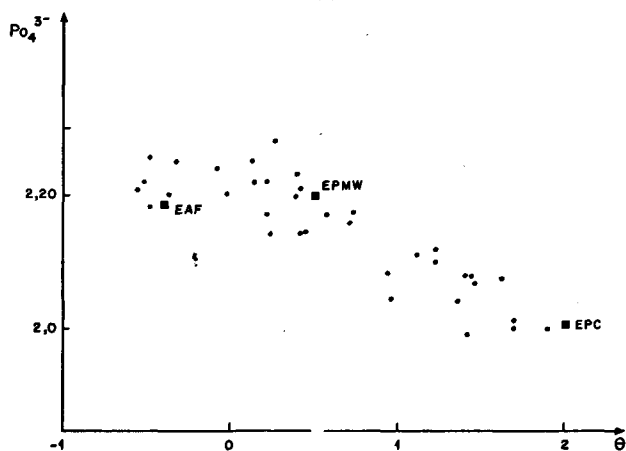
l'évolution de la matière organique dont la minéralisation s'effectue essentiellement dans les couches superficielles et subsuperficielles (Menzel, Ryther, 1970). Le phénomène observé doit être de nature hydrologique et correspondre au fait que l'eau profonde n'a pas un caractère unique : l'eau profonde de la mer de Weddell qui intervient dans la phase de formation et la première étape du déplacement de l'EAF est très différente (fig. 12 a) de l'EPC qu'elle rencontre par la suite dans les secteurs atlantique et indien. Les paramètres chimiques du fait de plages de variations plus marquées signaleraient plus nettement un phénomène qui reste indiscernable à partir des mesures physiques que nous avons effectuées. S'il existe un excédent de minéralisation dans des eaux profondes, on peut s'attendre à ce qu'il concerne les eaux au contact des sédiments. Ceci concerne le deuxième phénomène mis en évidence sur ce type de diagramme. Lorsqu'on situe sur ces diagrammes les eaux sources EAF et EPC (fig. 12 b, c, d, e), il devient possible d'apprécier le comportement de chacun des éléments au cours du déplacement et du mélange de ces deux masses d'eaux et de calculer des anomalies de concentrations introduites par les phénomènes de recyclage. Représentés en fonction de la température potentielle, les silicates (fig. 12 d) montrent un diagramme linéaire qu'on peut interpréter dans une première approche comme la preuve d'un comportement conservatif. Ce n'est pas le cas ; l'eau de fond du sud des Kerguelen, alors qu'elle se place sur un diagramme $\theta, S^0/_{\infty}$ au voisinage de l'EAF de la mer de Weddell, présente des teneurs en silice beaucoup plus élevées. L'anomalie positive en silice atteint, si l'on prend en compte les valeurs données par Weiss *et al.* (1979) pour l'EAF, 20 $\mu\text{atg/l}$. Le phénomène d'enrichissement décrit par ces auteurs dans la mer de Weddell, et qui atteint jusqu'à 35 $\mu\text{atg/l}$ de silice, se poursuit bien au-delà de la zone de formation pour atteindre au total plus de 50 $\mu\text{atg/l}$ dans le sud du secteur indien de l'Océan Antarctique, résultats en accord avec ceux obtenus par Edmond *et al.* (1979), qui imputent essentiellement ce phénomène au flux de silice provenant de la dissolution des sédiments riches en squelettes de diatomées. La situation est moins nette pour les autres éléments étudiés. L'oxygène et les phosphates (fig. 12 e et c), au même niveau de l'eau antarctique de fond, ne présentent aucune anomalie détectable si l'on se réfère à la précision des mesures et à la dispersion des résultats. Les nitrates (fig. 12 b) par contre révèlent une anomalie positive bien marquée (4 ou 5 $\mu\text{atg/l}$), nettement supérieure au seuil de précision retenu habituellement pour cet élément. L'ensemble de nos mesures se placent bien au-dessus du point figuratif de l'eau antarctique de fond de la mer de Weddell. Ce résultat montre que non seulement les squelettes siliceux des diatomées sont déposés sur le fond, mais aussi qu'une partie de l'azote organique à l'inverse du phosphore atteindrait les sédiments pour être ensuite minéralisée et remise en solution. Si l'on prend en compte les rapports de Redfield *et al.* (1963), le déficit en oxygène associé à l'anomalie relevée en nitrate serait proche de 1 ml/l, et devrait être bien apparent. Ce n'est pas le cas. Ce résultat peut refléter des problèmes d'ordre analytique (manque de standardisation entre les méthodes de



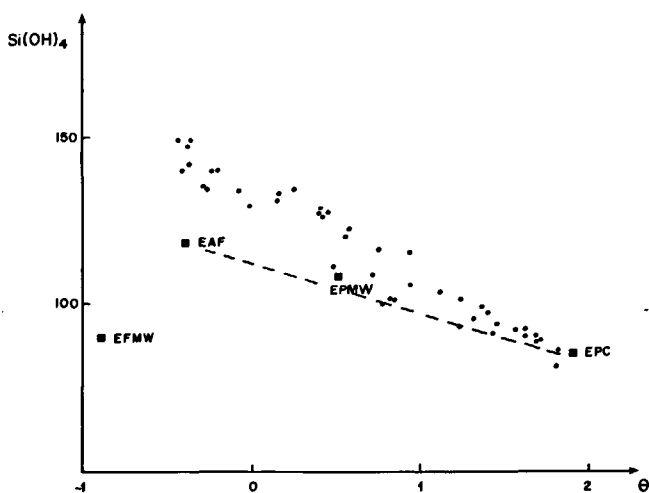
(a)



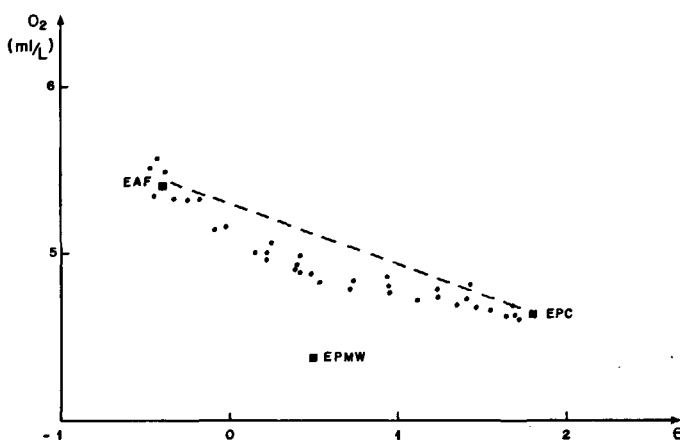
(b)



(c)



(d)



(e)

Figure 12

a) diagramme température potentielle-salinité au niveau du mélange eau profonde circumpolaire-eau antarctique de fond (pour les mesures effectuées en dessous du maximum de salinité); b) diagramme nitrates (en $\mu\text{g-at/l}$)-salinité au même niveau. On notera le manque de linéarité de la courbe et la rupture de pente au niveau de $\theta = +0,3^\circ\text{C}$; c) diagramme phosphates (en $\mu\text{g-at/l}$)-salinité. On notera comme pour les nitrates la discontinuité au niveau de $\theta = +0,3^\circ\text{C}$; d) diagramme silicates (en $\mu\text{g-at/l}$)-salinité; e) diagramme oxygène (en ml/l)-salinité. Le comportement de l'oxygène est similaire à celui des phosphates (EFMW : eau de fond de la mer de Weddell; EAF : eau antarctique de fond; EPMW : eau profonde de la mer de Weddell; EPC : eau profonde circumpolaire du secteur Indien).

a) potential temperature-salinity diagram between the deep and bottom water (from S max to the bottom water); b) nitrate (in $\mu\text{g-at/l}$)-salinity diagram. N.B. the departure from a linear relationship and the slope change for $\theta = +0,3^\circ\text{C}$; c) phosphate (in $\mu\text{g-at/l}$)-salinity diagram. A departure from a linear relationship is found as in the case of nitrate; d) silicate (in $\mu\text{g-at/l}$)-salinity diagram; e) oxygen (in ml/l)-salinity diagram (EFMW: Weddell Sea Bottom Water; EAF: Antarctic Bottom Water; EPMW: Weddell Warm Deep Water; EPC: Circumpolar deep water of the Indian sector).

mesures); il peut aussi correspondre à la formation d'eau de fond au voisinage de notre secteur d'étude (Gordon, Tchernia, 1972; Jacobs, Georgi, 1977) de nature différente de celle issue de la mer de Weddell.

L'eau profonde circumpolaire (EPC)

Au-dessous des eaux superficielles, dont la limite inférieure est signalée par l'eau froide du minimum

thermique, et au-dessus de l'eau antarctique de fond, se situe la grande masse des eaux profondes circumpolaires, qui constituent près de 60% de l'ensemble des eaux de l'Océan Antarctique (Carmack, 1977). Si cette masse d'eau montre peu de variation lors de son grand déplacement péri-antarctique, elle ne présente pas la même homogénéité sur le plan vertical, et laisse apparaître une structure relativement complexe présen-

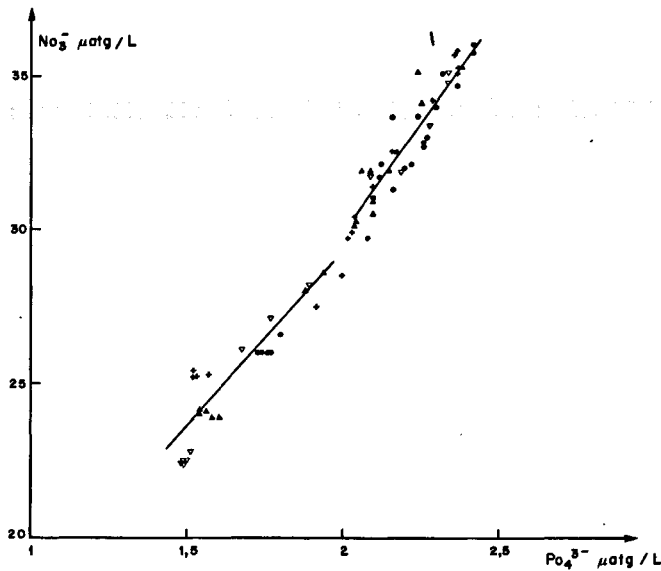


Figure 13
 Diagramme nitrates-phosphates dans les domaines antarctique et subantarctique. Les eaux superficielles ($\Delta N/\Delta P=11,4$) se distinguent des eaux profondes et de fond ($\Delta N/\Delta P=13,6$).
 Nitrate-phosphate diagram in the antarctic and subantarctic domains. A difference is evident between surface waters ($\Delta N/\Delta P=11,4$) on the one hand, and deep and bottom waters ($\Delta N/\Delta P=13,6$) on the other.

tant différents extremas (Gordon, 1967). Nous prendrons en compte, sur notre radiale, l'eau du maximum de salinité et l'eau du minimum d'oxygène.

Eau profonde du maximum de salinité :

L'EPC comprend un maximum profond en salinité. Cette masse d'eau sur notre radiale est caractérisée par un minimum net en nitrates ($NO_3^- = 30 \mu\text{atg/l}$) et en phosphates ($PO_4^{3-} = 2,0 \mu\text{atg/l}$), qui pénètre très au sud (fig. 5a et 5c), et reflète l'influence de l'eau profonde nord-atlantique, dont les teneurs en éléments nutritifs demeurent relativement peu élevées alors que cette masse d'eau parvient dans l'Atlantique Sud (Reid *et al.*, 1977). Les nitrates portés en fonction des phosphates (fig. 13, qui intègre aussi les résultats dans l'EAF et ceux des eaux superficielles) aboutissent à un rapport $\Delta N/\Delta P$ moyen voisin de 13 qui s'avère différent du rapport habituel mesuré dans les océans ($\Delta N/\Delta P \approx 15$). Il est possible de distinguer les eaux superficielles ($PO_4^{3-} < 2 \mu\text{atg/l}$) avec un rapport $\Delta N/\Delta P = 11,4$

$$NO_3^- = (11,4 \pm 1) PO_4^{3-} + (6,3 \pm 0,8) \quad n = 31, R^2 = 0,82$$

des eaux profondes et de fond ($PO_4^{3-} > 2 \mu\text{atg/l}$) avec un rapport de 13,6

$$NO_3^- = (13,6 \pm 1,1) PO_4^{3-} + (3,2 \pm 0,8) \quad n = 51, R^2 = 0,75.$$

Ces résultats montrent que dans l'Océan Antarctique l'assimilation et la régénération s'effectuent selon des rapports significativement différents.

L'oxygène ne présente aucun extremum au niveau du maximum de salinité. Il est effacé par la présence de l'eau antarctique de fond, qui est à la fois riche en oxygène et en sels nutritifs. Les valeurs en silicates (fig. 5b) sont fortes ($90 \mu\text{atg/l}$), sans commune mesure

avec celles relevées dans l'eau profonde nord-atlantique lorsque celle-ci rejoint le courant circumpolaire (Reid *et al.*, 1977). Cet enrichissement doit être attribué à la sédimentation d'origine biologique mise en évidence qui transfère les squelettes de diatomées de la zone euphotique vers les couches profondes et au temps de résidence élevé de ces masses d'eaux dans le domaine antarctique (Edmond, 1973).

Eau du minimum d'oxygène :

Sur les diagrammes $\theta, S^0_{/00}$ la jonction eau profonde du maximum de salinité et eau du minimum thermique est quasi linéaire, et cette eau de transition peut apparaître comme un mélange entre les deux masses d'eaux qui l'encadrent verticalement (Gordon, 1975). Elle est caractérisée par la présence d'un minimum d'oxygène. Le minimum ($4,1 \text{ ml/l}$) se révèle assez peu prononcé si l'on se réfère aux teneurs mesurées dans les zones océaniques à forte production comme par exemple celles de l'Océan Indien ($2,2 \text{ ml/l}$; Warren, 1981) ou du Pacifique ($0,25 \text{ ml/l}$; Warren, 1973). Cependant si l'on prend en compte la température du minimum d'oxygène ($\approx 2^\circ$), le déficit (utilisation apparente d'oxygène $\approx 4 \text{ ml/l}$) est relativement important. Il est peu en rapport avec le niveau de production primaire mesuré dans les eaux superficielles, et on peut s'interroger sur la nature et l'origine de ce minimum.

Sur le diagramme $\theta, S^0_{/00}$ à une station donnée dans le domaine antarctique, l'eau du maximum de salinité et celle du minimum thermique sont reliées par un segment de droite, la situation est différente en ce qui concerne les éléments nutritifs (fig. 14a) et l'oxygène (fig. 14b). Les courbes révèlent un tracé fortement curviligne, les silicates mis à part qui présentent une évolution quasi linéaire en fonction de la salinité (fig. 14c). Au vu de ces résultats, l'eau de transition peut être présentée comme le résultat d'un mélange à deux eaux qui serait le siège d'une régénération active contribuant à un déficit en oxygène et au comportement non conservatif des nitrates et phosphates. En suivant cette hypothèse, il est possible d'évaluer la régénération en prenant comme référence la droite théorique joignant le maximum de salinité et le minimum thermique. Calculées au niveau de maximum de sels nutritifs, les anomalies sont respectivement pour les nitrates, les phosphates et l'oxygène, de $6,7 \mu\text{atg/l}$, $0,48 \mu\text{atg/l}$ et $1,1 \text{ ml/l}$. Paradoxalement aucune anomalie n'est détectée pour les silicates. Au vu de ces résultats il est difficile de maintenir l'hypothèse d'un mélange à deux eaux et son corollaire, la formation sur place du minimum d'oxygène : elle n'introduit aucune régénération en silice, alors que cet élément est le seul à être notablement assimilé dans les eaux superficielles.

Les régressions multilinéaires ont été utilisées ces dernières années afin de séparer la part de l'oxydation et l'influence des mélanges sur l'évolution des éléments nutritifs et de tester dans de bonnes conditions la validité des rapports de Redfield *et al.* (1963) et Alvarez-Borrego *et al.* (1975). Ce type de calcul appliqué à l'oxygène peut aussi permettre une identification chimique des masses d'eau (Dahm *et al.*, 1977). Lorsqu'on ajuste l'évolution de l'oxygène à l'équation :

$$O_2 = a_0 + a_1 (NO_3^- \text{ ou } PO_4^{3-}) + a_2 (\theta \text{ ou } S^0_{/00}),$$

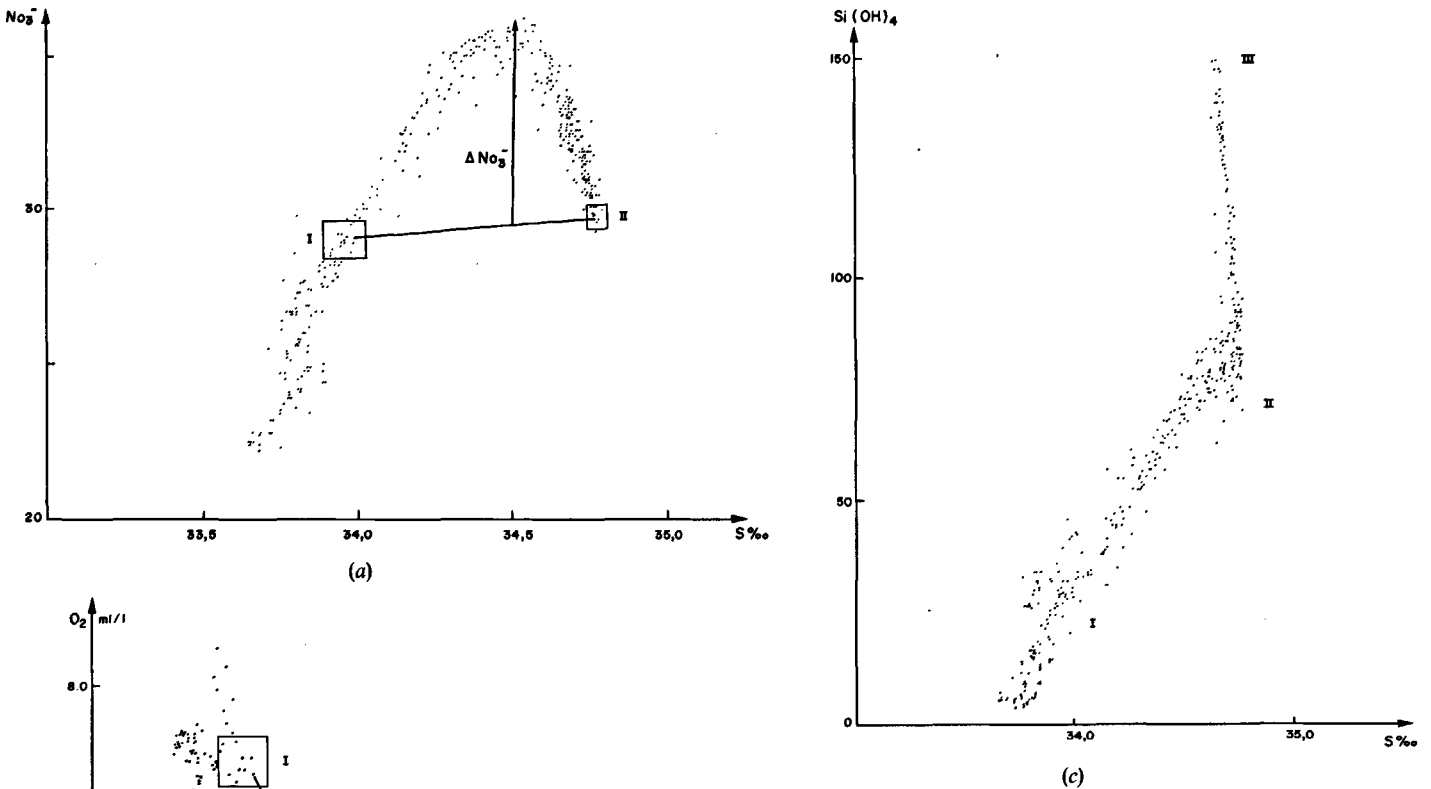


Figure 14

a) diagramme phosphates (en $\mu\text{atg/l}$)-salinité dans le domaine antarctique; b) diagramme oxygène (ml/l)-salinité dans le domaine antarctique; c) diagramme silicates (en $\mu\text{atg/l}$)-salinité dans le domaine antarctique. (I) eau du minimum thermique, (II) eau profonde du maximum de salinité, (III) eau antarctique de fond.

a) phosphates (in $\mu\text{g-at/l}$)-salinity diagram for the antarctic domain; b) oxygen (in ml/l)-salinity diagram for the antarctic domain; c) silicate (in $\mu\text{g-at/l}$)-salinity diagram for the antarctic domain. (I) Thermal minimum water, (II) Deep water of salinity maximum layer, (III) Antarctic Bottom water.

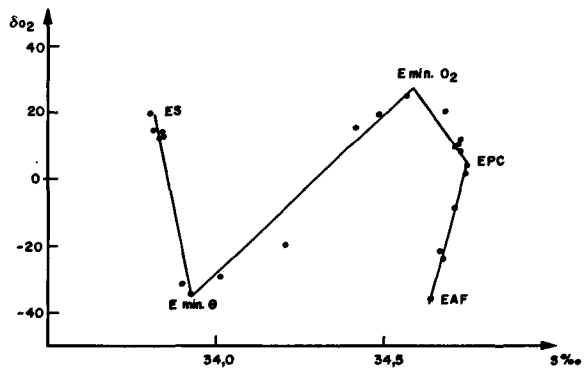


Figure 15

Diagramme δO_2 (en $\mu\text{moles/l}$)-salinité tracé à la station 20 (Antiprod I) (pour les méthodes de calculs se référer au texte).

δO_2 (in $\mu\text{mole/l}$)-salinity diagram for station 20 (Antiprod I) (for the method of calculation, see text).

il apparaît des écarts δO_2 entre les valeurs en oxygène théoriques fournies par le modèle et les teneurs réelles mesurées dans le milieu. Ces anomalies reportées en fonction de la température ou la salinité, permettent une mise en évidence des masses d'eaux. Nous avons mené ce type d'analyse afin de tester la nature du minimum d'oxygène (à la station 20, l'oxygène a été ajusté aux phosphates et à la salinité). Les écarts calculés en oxygène tracés en fonction de la salinité mettent en évidence les grandes masses d'eaux antarctiques (fig. 15). Ce diagramme (un résultat analogue est obtenu à partir des nitrates) fait apparaître clairement une nouvelle eau de type ($S^0_{/00} \approx 34,50$; $\theta \approx 2,0$; $\text{NO}_3^- \approx 34,5 \mu\text{atg/l}$; $\text{PO}_4^{3-} \approx 2,3 \mu\text{atg/l}$; $\text{Si(OH)}_4 \approx 70 \mu\text{atg/l}$ et $\text{O}_2 \approx 4,2 \text{ml/l}$) qui s'intercale entre l'eau du minimum thermique et l'eau profonde circumpolaire. Du fait de ces caractéristiques physiques, cette eau se place sur le diagramme

$\theta, S^0_{/00}$, sur le segment de droite joignant l'eau profonde circumpolaire et l'eau du minimum thermique; il en est de même des silicates qui s'intègrent au même gradient et ne présentent aucune anomalie à ce niveau. L'eau du minimum d'oxygène n'est donc pas formée sur place mais est d'origine advective. Ce résultat est conforme à ceux de Callahan (1972), qui mettait en évidence des pénétrations d'eaux pauvres en oxygène dans l'Océan

Antarctique au niveau du Pacifique Est et du secteur ouest de l'Océan Indien. Le caractère localisé de ces apports (à l'ouest de notre radiale dans l'Océan Indien) qui sont par la suite entraînés par le grand flux d'eaux profondes, peut expliquer les discontinuités Nord-Sud, qu'on peut relever sur notre radiale au niveau du minimum d'oxygène et des maxima en nitrates et phosphates (fig. 3a, etc.). Cette eau du minimum d'oxygène joue un rôle important dans l'Antarctique, car elle doit alimenter pour une bonne part la remontée à la divergence. Avant d'affiner les bilans qui ont pu être établis au niveau même de l'Océan Antarctique, en silice en particulier, il sera indispensable de quantifier les apports par cette couche du minimum d'oxygène et d'apprécier au mieux les échanges au niveau de l'eau profonde circumpolaire.

CONCLUSION

La distribution des éléments nutritifs dans les masses d'eaux superficielles antarctiques et l'évolution des rapports élémentaires N/P et N/Si délimitent nettement les différents domaines de l'Océan Austral. Nos résultats confirment la faible extension du compartiment subantarctique (3° seulement) au niveau du secteur des Kerguelen. Alors qu'aucune limitation de la production ne peut être imputée aux éléments nutritifs, le gradient Nord-Sud très prononcé en silicates a été attribué à l'effet superposé de deux phénomènes indépendants; induit par la structure même de remontée qui fait parvenir en surface vers le Sud des eaux progressivement plus profondes et plus riches en sels nutritifs (en particulier en silicates), le gradient est accentué par le

développement du phytoplancton composé essentiellement de diatomées.

Nous avons pu en disposant de teneurs en éléments particuliers et par un calcul d'assimilation prenant comme référence les eaux du minimum thermique, procéder à une première évaluation du transfert par voie biologique dans le domaine antarctique de la silice et de l'azote vers les couches profondes. Le transfert s'avère important pour la silice, plus modeste pour l'azote. Il doit entretenir, en particulier, les fortes régénérations détectées au sein de l'EAF alors que cette masse d'eau évolue loin de sa zone de formation. L'obtention d'un niveau réaliste de régénération lors des processus de formation de l'EAI aboutit à faire intervenir dans les mélanges l'eau du minimum thermique d'origine antarctique et l'eau profonde du minimum d'oxygène. Les analyses menées au niveau du minimum d'oxygène rejettent la possibilité de sa formation sur place et mènent à la conclusion d'une couche d'origine advective.

Remerciements

La campagne Antiprod I, dirigée par le Dr G. Jacques, a été réalisée grâce à l'appui de la Direction des Laboratoires scientifiques des Terres Australes et Antarctiques Françaises, que nous remercions vivement. Nous exprimons aussi notre gratitude à l'équipage de « Marion Dufresne » qui a permis de mener efficacement ce travail à la mer.

RÉFÉRENCES

- Alvarez-Borrego S., Guthrie D., Culbertson C.H., Park P.K., 1975. Test of Redfield's model for oxygen-nutrient relationships using regression analysis, *Limnol. Oceanogr.*, **20**, 795-805.
- Broenkow W.W., 1965. The distribution of nutrients in the Coasta Rica Dome in the Eastern tropical Pacific Ocean, *Limnol. Oceanogr.*, **10**, 40-52.
- Burton J.D., Liss P.S., 1968. Oceanic budget of dissolved silicon, *Nature*, **220**, 905-906.
- Callahan J.E., 1972. The structure and circulation of deep water in the Antarctic, *Deep-Sea Res.*, **19**, 563-575.
- Calvert S.E., 1968. Silica balance in the ocean and diagenesis, *Nature*, **219**, 919-920.
- Carmack E.C., 1973. Silicate and potential temperature in the deep and bottom waters of the western Weddell Sea, *Deep-Sea Res.*, **20**, 927-932.
- Carmack E.C., 1977. Water characteristics of the Southern Ocean south of the Polar Front, in: A voyage of Discovery, *suppl. to Deep-Sea Res.*, 15-41.
- Clowes A.J., 1938. Phosphate and silicate in the Southern Ocean, *Discov. Rep.*, **19**, 1-20.
- Conway H.L., 1977. Interactions of inorganic nitrogen in the uptake and assimilation by marine phytoplankton, *Mar. Biol.*, **39**, 221-232.
- Cooper L.H.N., 1952. Factors affecting the distribution of silicate in the North Atlantic Ocean and the formation of North Atlantic deep water, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **30**, 511-526.
- Copin-Montegut C., Copin-Montegut G., 1978. The chemistry of particulate matter from the South Indian and Antarctic oceans, *Deep-Sea Res.*, **25**, 911-931.
- Dahm C.N., Alvarez-Borrego S., Gordon L.I., Park P.K., 1977. Caracterización de masas de agua del Atlántico for análisis de regresión lineal múltiple, *Ci. Mar.*, **3**, 24-34.
- Deacon G.E.R., 1933. A general account of the hydrology of the South Atlantic Ocean, *Discov. Rep.*, **7**, 171-238.
- Deacon G.E.R., 1937. The hydrology of the Southern Ocean, *Discov. Rep.*, **15**, 1-124.
- Edmond J.M., 1973. The silica budget of the Antarctic circumpolar current, *Nature*, **241**, 391-393.
- Edmond J.M., Jacobs S.S., Gordon A.L., Mantyla A.W., Weiss R.F., 1979. Water column anomalies in dissolved silica over opaline pelagic sediments and the origin of the deep silica maximum, *J. Geophys. Res.*, **84**, 7809-7826.
- El-Sayed S.Z., 1967. Biological productivity investigation off the Pacific sector of Antarctica, *Antarct. J.US*, **11**, 200-201.
- El-Sayed S.Z., 1968. On the productivity of the Southwest Atlantic Ocean and the waters west on the Antarctic peninsula, in: *Biology of the Antarctic seas III*, *Antarct. Res. Ser. 11*, edited by G.A. Llano and W.L. Schmitt, Am. Geophys. Union, 15-47.
- El-Sayed S.Z., 1970. On the productivity of the Southern Ocean (Atlantic and Pacific sectors), in: *Antarctic ecology*, I, edited by M.W. Holgate, Acad. Press, London, New York, 119-135.

- Eppley R. W., Thomas W. H., 1969. Comparison of half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton, *J. Phycol.*, **5**, 375-379.
- Eppley R. W., Rogers J. N., Mc Carthy J. J., 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 912-920.
- Foster T. D., Carmack E. C., 1976. Frontal zone mixing and Antarctic bottom water formation in the Southern Weddell Sea, *Deep-Sea Res.*, **23**, 301-317.
- Gamberoni L., Geronimi I., Jeannin P. F., Murail J. F., 1978. Résultats en hydrologie, in: Campagne Antiprod I, Marion-Dufresne, 1-28 mars 1977. *Résultats Campagnes à la Mer, CNEOX*, **16**, 151 p.
- Gamberoni L., Geronimi J., Jeannin P. F., Murail J. F., 1982. Study of frontal zones in the Crozet-Kerguelen region, *Oceanol. Acta*, **5**, 3, 289-299.
- Gilbert P. M., Biggs D. C., McCarthy J. J., 1982. Utilization of ammonium and nitrate during austral summer in the Scotia Sea, *Deep-Sea Res.*, **29**, 837-850.
- Goering J. J., Nelson D. M., Carter J. A., 1973. Silicic acid uptake by natural populations of marine phytoplankton, *Deep-Sea Res.*, **20**, 777-789.
- Gordon A. L., 1967. Structure of antarctic waters between 20°W and 170°W, *Antarctic MAP folio Series, N° 6*, edited by V. Bushnell, American Geographical Society, New York.
- Gordon A. L., 1975. An antarctic oceanographic section along 170°E, *Deep-Sea Res.*, **22**, 357-377.
- Gordon A. L., Goldberg R. D., 1970. Circumpolar characteristics of Antarctic waters, *Antarctic MAP folio series, N° 13*, edited by V. Bushnell, American Geographical Society, New York.
- Gordon A. L., Tchernia P., 1972. Waters of the continental margin off Adelie Coast Antarctica, in: *Antarctica Oceanography II. The Australian-New Zealand Sector*, Antarctic Research Series, edited by D. E. Hayes, American Geophysical Union, **9**, 59-69.
- Gordon A. L., Molinelli E., 1975. USNS Eltanin Southern Ocean oceanographic atlas cruises 4-55, June 1962-November 1972. Lamont-Doherty Geological Observatory and the department of geological sciences of Columbia University, Palisades, N.Y.
- Gordon A. L., Taylor H. W., Georgi D. T., 1977a. Antarctic oceanographic zonation, in *Polar Oceans, Proc. Polar oceans, Conf. May 1974, Montreal*, edited by M. J. Dunbar, Arctic Inst. North America, Calgary, Alberta, 682 p., 45-76.
- Gordon A. L., Taylor H. W., Georgi D. T., 1977b. Antarctica polar front in the western Scotia Sea-Summer 1975, *J. Phys. Oceanogr.*, **7**, 309-328.
- Gregor B., 1968. Silica balance of the ocean, *Nature*, **219**, 360-361.
- Groupe Mediprod, 1978. Campagne Antiprod I. Marion-Dufresne, 1-28 mars 1977. *Résultats Campagnes à la Mer, CNEOX*, **16**, 151 p.
- Groupe Mediprod, 1983. Campagne Antiprod II. Marion-Dufresne (sous presse).
- Holm-Hansen O., El-Sayed S. Z., Franceschini G. A., Cuhel R., 1977. Primary production and the factors controlling phytoplankton growth in the Southern Ocean, in: *Adaptations within Antarctic ecosystems. IIIrd SCAR Symposium Antarct. Biol.*, edited by G. A. Llano, Smithsonian Inst., 11-50.
- Jacques G., Minas M., 1981. Production primaire dans le secteur indien de l'Océan Antarctique en fin d'été, *Oceanol. Acta*, **4**, 1, 33-41.
- Jacobs S. S., Georgi D. T., 1977. Observations on the southwest Indian Antarctic Ocean, in: *A voyage of Discovery, supplement to Deep-Sea Res.*, edited by A. Angel, Institute of Oceanographic Sciences, Surrey, England, 43-84.
- Jacobs S. S., Georgi D. T., Patla S. M., 1980. Conrad 17. Hydrographic stations, sea floor photographs, nephelometer profiles in the southwest Indian Antarctic Ocean (January-April 1974), Lamont-Doherty Geological Observatory, Palisades, N.Y., 202 p.
- Killworth P. D., 1977. Mixing on the Weddell Sea continental slope, *Deep-Sea Res.*, **24**, 427-448.
- Koroleff F., 1970. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue, information on techniques and methods for seawater analysis (Interlab. Rep.), *Cons. Int. Explor. Mer.*, **3**, 19-22.
- MacIsaac J. J., Dugdale R. C., 1969. The kinetics of nitrate and ammonia uptake by natural populations of marine phytoplankton, *Deep-Sea Res.*, **16**, 45-57.
- MacIsaac J. J., Dugdale R. C., 1972. Interactions of light and inorganic nitrogen in controlling nitrogen uptake in the sea, *Deep-Sea Res.*, **19**, 209-232.
- McCartney M. S., 1977. Subantarctic mode water, in: *A voyage of Discovery, suppl. to Deep-Sea Res.*, edited by M. Angel, Institute of Oceanographic Sciences, Surrey, England, 103-119.
- Menzel D. W., Ryther J. H., 1968. Organic carbon and the oxygen minimum in the South Atlantic Ocean, *Deep-Sea Res.*, **15**, 327-337.
- Menzel D. W., Ryther J. H., 1970. Distribution and cycling of organic matter in the oceans, in: *Proc. Symp. organic matter in natural waters*, edited by D. W. Hood, Inst. Mar. Sci., Alaska, occas. publ. n° 1, 31-54.
- Metcalf W. G., 1969. Dissolved silicate in the deep North Atlantic, *Suppl. to Deep-Sea Res.*, **16**, 139-145.
- Molinelli E. J., 1981. The antarctic influence on Antarctic intermediate water, *J. Mar. Res.*, **39**, 267-277.
- Morel A., Prieur L., 1978. Résultats en optique, in: Campagne Antiprod I, Marion-Dufresne, 1-28 mars 1977, *Résultats Campagnes à la Mer, CNEOX*, **16**, 151 p.
- Olson R. J., 1980. Nitrate and ammonium uptake in Antarctic waters, *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 1064-1074.
- Paasche E., 1973a. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. I. *Thalassiosira pseudonana* (*Cyclotella nana*) grown in a chemostat with silicate as limiting nutrient, *Mar. Biol.*, **19**, 117-126.
- Paasche E., 1973b. Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. II. Silicate-uptake kinetics in five diatom species. *Mar. Biol.*, **19**, 262-269.
- Plancke J., 1977. Phytoplankton biomass and productivity in the subtropical convergence area and shelves of the Western Indian Subantarctic islands, in: *Adaptations within antarctic ecosystems, IIIrd SCAR Symposium Antarct. Biol.*, edited by G. A. Llano, Smithsonian Inst., 51-73.
- Redfield A. C., Ketchum B. H., Richards F. A., 1963. The influence of organisms on the composition of sea water, in: *The sea*, edited by M. N. Hill, Wiley and Sons Interscience, New York, London, **2**, 26-77.
- Reid J. L., Nowlin W. D., Patzert W. C., 1977. On the characteristics and circulation of the Southwestern Atlantic Ocean, *J. Phys. Oceanogr.*, **7**, 62-91.
- Richards F. A., 1958. Dissolved silicate and related properties of some western North Atlantic and Caribbean waters, *J. Mar. res.*, **17**, 449-465.
- Ruud J. T., 1930. Nitrates and phosphates in the Southern Seas, *J. Cons.*, **3**, 347-360.
- Saijo Y., Kawashima T., 1964. Primary production in the antarctic ocean, *J. Oceanogr. Soc. Jpn.*, **19**, 22-28.
- Schutz D. F., Turekian K. K., 1965. The investigation of the geographical and vertical distribution of several trace elements in sea water using neutron activation analysis, *Geochim. Cosmochim. Acta*, **29**, 259-313.
- Slawyk G., 1979. ¹³C and ¹⁵N uptake by phytoplankton in the Antarctic upwelling area; results from the Antiprod I cruise in the Indian Ocean sector, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **30**, 413-448.
- Stefanson U., 1968. Dissolved nutrients, oxygen and water masses in the Northern Irminger Sea, *Deep-Sea Res.*, **15**, 541-575.
- Sverdrup H. U., Johnson M. W., Fleming R. H., 1942. *The oceans: their physics, chemistry and general biology*, Prentice-Hall, New-Jersey, 1087 p.
- Thomas W. H., Dodson A. N., 1968. Effects of phosphate concentration on cell division rates and yield of a tropical oceanic diatom, *Biol. Bull.*, **134**, 199-208.
- Thomas W. H., Dodson A. N., 1974. Effect of interactions between temperature and nitrate supply on the cell-division rates of two marine phytoflagellates, *Mar. Biol.*, **24**, 213-217.
- Treguer P., Le Corre P., 1975. *Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'autoanalyseur II Technicon^R)*, Laboratoire d'Océanographie Chimique, Univ. Bretagne Occidentale, 110 p.
- Voituriez B., Herbland A., Le Borgne R., 1982. L'upwelling équatorial de l'Atlantique Est pendant l'Expérience Météorologique Mondiale (PEMG), *Oceanol. Acta*, **5**, 3, 301-314.
- Walsh J. J., 1976. Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea, *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 1-13.
- Warren B. A., 1973. Transpacific hydrographic sections at lats 43° and 28°S: the Scorpio expedition II, Deep Water, *Deep-Sea Res.*, **20**, 9-38.
- Warren B. A., 1981. Transindian hydrographic section at lat 18°S: property distributions and circulation in the South Indian Ocean, *Deep-Sea Res.*, **28**, 759-788.
- Weiss R. F., Öslund H. G., Craig H., 1979. Geochemical studies of the Weddell Sea, *Deep-Sea Res.*, **26**, 1093-1120.
- Wüst G., 1936. Schichtung und zirkulation des Atlantischen Ozeans. Die Stratosphäre, senschaftl. *Ergeb. Dtsch. Atlant. Exped. Meteor.*, 1925-1927, Vol. 6.