

Production primaire dans le secteur indien de l'océan Antarctique en fin d'été

Production primaire
Distribution géographique
Océan Indien
Océan Antarctique
Primary production
Geographical distribution
Indian Ocean
Antarctic Ocean

G. Jacques^a, M. Minas^b

^aLaboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer

^bStation Marine d'Endoume, Centre Universitaire de Luminy, 13288 Marseille Cedex.

Reçu le 20/5/80, révisé le 4/7/80, accepté le 25/7/80.

RÉSUMÉ

La répartition de la chlorophylle *a* et de la production primaire antarctiques est présentée d'après une coupe méridienne de 25 stations entre 43 et 62°S à l'ouest des îles Kerguelen. En fin d'été, biomasse et production rappellent les mers les plus pauvres : moins de 0,5 mg Chl *a*.m⁻³ et moins de 7 mg C.m⁻³.j⁻¹. Les causes de cette basse fertilité sont discutées. Lumière et température ne suffisent pas, contrairement à l'opinion généralement avancée, à l'expliquer. L'énergie radiante est élevée, et l'épaisseur de la couche de mélange très inférieure à la profondeur critique. Les sels nutritifs sont abondants, bien qu'un déficit relatif en silicates apparaisse lors de la dérive vers le Nord des eaux de divergence. Il apparaît donc que les eaux de remontée ont un potentiel productif bloqué par l'absence de certains éléments trace.

Oceanol. Acta, 1981, 4, 1, 33-41.

ABSTRACT

Primary productivity in the Indian sector of the Antarctic Ocean during late summer

The distribution of chlorophyll *a* and primary production is shown from data obtained at 25 stations situated on a N-S transect between 43 and 62°S in the Indian sector of the Antarctic Ocean. At the end of the summer, biomass and production levels are close to those observed in oligotrophic waters: less than 0,5 mg Chl *a*.m⁻³ and less than 7 mg C.m⁻³.d⁻¹. The reasons for this low fertility, which cannot be explained by light and temperature conditions alone, are discussed. Radiant energy is high, and the thickness of the mixed layer is less than the critical depth. In these nutrient rich waters, a progressive impoverishment in silicates occurs when the water masses of the divergence drift northwards. The low fertility of the upwelled waters appears to be due to an absence of certain trace elements.

Oceanol. Acta, 1981, 4, 1, 33-41.

INTRODUCTION

Les notions de remontée d'eau profonde, de richesse en phytoplancton et de ressources comestibles sont naturellement associées. A ce titre, on connaît l'importance des résurgences côtières tropicales, qui

fournissent près de la moitié de la pêche mondiale bien qu'elles occupent moins du centième de la superficie des océans. Par la surface concernée, la divergence des eaux autour du continent antarctique est d'une tout autre ampleur. La présence d'essaims de crevettes pélagiques (*Euphausia superba*, communément appelée krill) dont se

nourrissent les niveaux trophiques supérieurs, baleines, céphalopodes, pingouins, militent en faveur d'une haute production primaire. Les mesures effectuées près du continent sont d'ailleurs souvent venues conforter cette idée.

Même si Hart, dès 1942, s'inscrit en faux contre la richesse des eaux du large, il a fallu attendre les 10 dernières années pour que cette notion de faible production soit confirmée aussi bien par les numérations cellulaires (références dans Jacques *et al.*, 1979) que par les mesures de pigments et de production (El Sayed, 1967, 1968 a, 1968 b, 1979; El Sayed, Jitts, 1973; Holm-Hansen *et al.*, 1977; Plancke, 1977; Saijo, Kawashima, 1964; Walsh, 1971).

Les teneurs en chlorophylle sont comprise entre 0,2 et 0,5 mg.m⁻³, et les valeurs de production primaire se situent dans la gamme 0,1 à 0,3 g C.m⁻².j⁻¹. La plupart de ces données ont malheureusement été recueillies sans que soit simultanément pris en compte l'ensemble des facteurs réglant la production primaire. D'autre part, les mesures sont rares dans le secteur indien. Ceci nous a conduit à réaliser une campagne centrée sur la production primaire, la campagne Antipro I, en mars 1977 (Groupe Médiprod, 1978).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'influence de la latitude sur la circulation hydrologique, les gradients de lumière et de température nous ont incités à réaliser une coupe méridienne le long du 66°30E, passant à l'ouest des îles Kerguelen, de façon à éviter un éventuel effet de terre (fig. 1). Mises à part les trois premières stations purement hydrologiques, les 26 autres comportent une étude biologique et chimique détaillée des 200 premiers mètres. Les conditions météorologiques favorables permirent quatre mouillages de bouées pour mesurer la production primaire par la méthode *in situ* aux stations 23, 24, 25 et 28.

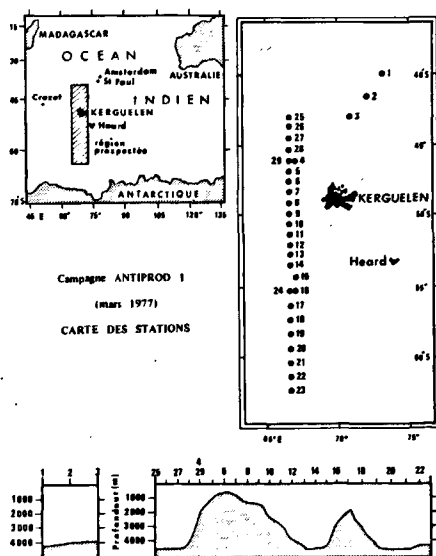


Figure 1
Position des stations occupées par le « Marion-Dufresne » (TAAF) durant la campagne Antipro I en mars 1977.
Position of the stations occupied by R. V. « Marion-Dufresne » (TAAF) during the Antipro I cruise in March 1977.

Les mesures biologiques sont réalisées à partir de prélèvements effectués avec une bouteille Niskin de 8 l, suivant des méthodes détaillées ailleurs (Groupe Médiprod, 1978), que nous rappellerons seulement brièvement ici :

Chlorophylle a :

Filtration de 1 l sur membrane Whatman GF/C.

Extraction avec de l'acétone à 90 %, après broyage manuel.

Mesure sur fluorimètre Turner 111 équipé pour la chlorophylle.

Étalonnage à partir de chlorophylle purifiée par chromatographie.

Acidification avec HCL normal (2 gouttes).

Calculs suivant les équations de Yentsch et Menzel (1963).

Adénosine tri-phosphate :

Filtration de 2 l sur membrane Whatman GF/C.

Extraction avec du tampon Tris bouillant.

Conservation à -20°C.

Dosage suivant la méthode de Holm-Hansen et Booth (1966).

Production primaire :

Détermination des niveaux photométriques avec un quantamètre.

Filtration de l'eau sur une soie de 180 µm.

Inoculation de 8 µCi de bicarbonate de sodium radioactif.

Incubation *in situ* simulée avec des écrans métalliques perforés.

Comptage sur détecteur proportionnel de rendement 30 %.

Le temps d'exposition est de 24 heures, en dépit des inconvénients inhérents à une longue incubation. Ce choix est dicté par la fréquence des prélèvements et par un programme de comparaison entre les méthodes C 14-C 13-N 15. Or, cette dernière mesure implique une incubation d'une journée en raison des taux d'assimilation faibles et de l'existence d'une assimilation nocturne.

RÉSULTATS

Distribution en fonction de la latitude

En fin d'été, dans la zone antarctique, l'énergie incidente et la transparence des eaux varient peu avec la latitude. *A priori*, la température et les sels nutritifs vont commander la répartition de la production.

Au sud des convergences, accolées à l'ouest des Kerguelen (Gamberoni *et al.*, 1980), la distribution de la production intégrée (tableau 1) souligne l'effet de la température. Celle-ci diminue du Nord au Sud en même

Tableau 1

Température moyenne des 50 premiers mètres, production ($\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) et teneur en chlorophylle ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$) intégrées. Les stations sont classées par ordre de latitude croissante de 43 à 62°S. On observe une certaine relation entre température et richesse en phytoplancton.

Mean temperature of the first 50 m, integrated production ($\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) and chlorophyll content ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$) during the Antipro I cruise, March 1977, in the area of the Indian Antarctic Ocean. Stations are classified according to increasing latitude from 43 to 62°S. A certain relation between temperature and richness in phytoplankton may be observed.

St.	Temp.	Prod.	Chl a	St.	Temp.	Prod.	Chl a
25	15,5	531	63	12	4,3	271	26
26	10,7	170	21	13	4,2	157	29
27	8,8	72	14	14	4,2	150	31
28	8,7	134	17	15	3,7	94	14
4	5,8	167	23	16	3,7	92	31
5	6,4	401	41	17	2,6	64	19
6	6,3	276	39	18	3,1	169	47
7	5,5	301	35	19	2,2	67	27
8	5,0	285	28	20	2,5	141	23
9	4,6	191	24	21	2,3	63	16
10	4,5	210	24	22	1,9	49	12
11	4,5	167	23	23	1,6	37	14

temps que l'épaisseur de la couche productive, à l'exception de la station 18 dont nous reparlerons. L'isoline $1 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{j}^{-1}$ passe ainsi de 80 m à 47°S, à 10 m à 62°S (fig. 2). La distribution de la chlorophylle est similaire; elle ne varie cependant que dans un rapport de 3 à 1, contre 10 à 1 pour la production. La validité de ces observations est confirmée par la constance des productions intégrées aux deux stations renouvelées, en dépit du décalage dans le temps : 92 et 68 $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ pour les stations 16 et 24 séparées de 1 semaine, 167 et 191 pour les stations 4 et 29 à 25 jours d'intervalle.

La région prospectée se caractérise par une très basse fertilité, avec une teneur en chlorophylle généralement comprise entre 0,1 et 0,4 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ et une production qui varie entre 2 et 7 $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{j}^{-1}$. Cinq régions s'individualisent :

Tableau 2

Taux quotidien de division et nombre d'assimilation ($\text{mg C} \cdot \text{mg Chl a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) aux 24 stations, rangées par ordre de latitude croissante de la campagne Antipro I de mars 1977 dans l'océan Indien antarctique. Les bordures nord (station 25) et sud (stations 6 à 10) des convergences sont celles où s'observe le meilleur rendement photosynthétique.

Vertical distribution of temperature, biomass, primary production and the productivity index, between 43 and 62°S. Phytoplankton is very northern (station 25) and southern boundaries (stations 6–10) of the convergences are those where the best photosynthetic efficiency is observed.

St.	Taux de division	Nombre assimilation	St.	Taux de division	Nombre assimilation
25	0,56	3,1	12	0,30	3,1
26	0,41	2,1	13	0,37	2,1
27	0,16	1,6	14	0,29	2,0
28	0,66	2,5	15	0,25	1,9
4	0,55	2,3	16	0,18	1,2
5	0,43	1,3	17	0,23	1,6
6	0,48	1,8	18	0,39	1,3
7	0,51	1,7	19	0,39	1,7
8	0,57	3,2	20	0,29	1,5
9	0,54	2,5	21	0,33	1,5
10	0,51	3,9	22	0,11	1,2
11	0,46	2,0	23	0,17	1,2

1° la zone subtropicale (station 25), où l'on recense les valeurs de production les plus élevées de la campagne : $22,5 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{j}^{-1}$, soit une production journalière de $531 \text{ mg C} / \text{m}^2$;

2° la zone des fronts (stations 27-28), soulignée par une très grande pauvreté. Les teneurs en chlorophylle y sont aussi basses qu'à l'extrême sud de la coupe avec moins de $0,1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$;

3° la bordure Sud du front polaire (stations 5 à 8) qui, comme cela a souvent été constaté, est la région la plus riche du domaine antarctique, avec une production journalière par mètre carré de l'ordre de 300 mg C ;

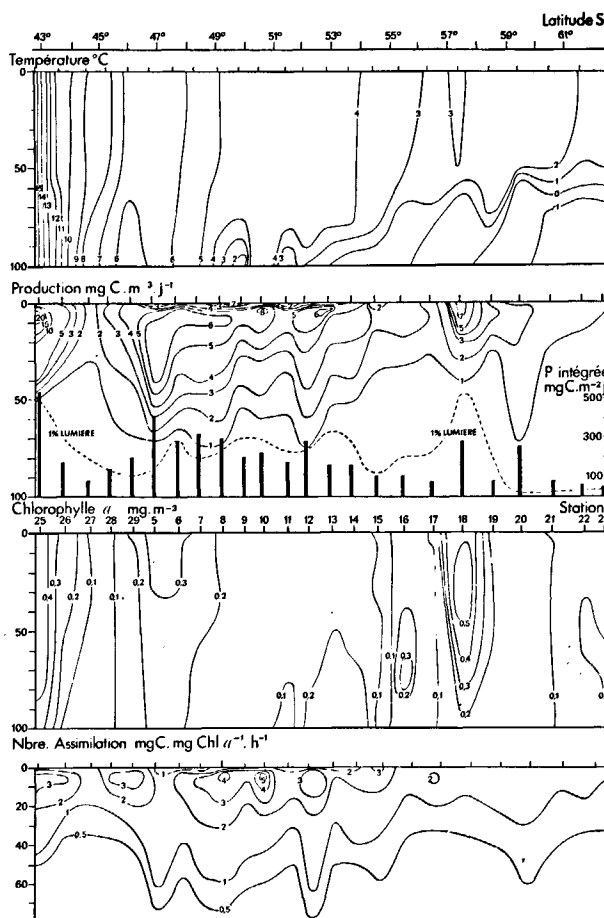


Figure 2

Distribution verticale de la température, de la biomasse, de la production primaire et de l'indice de production entre 43 et 62°S pendant la campagne Antipro I de mars 1977. Le phytoplancton est très clairsemé, avec trois régions un peu moins pauvres : les bordures Nord et Sud des convergences et la station 18 où une stabilisation temporaire induit une légère floraison. Sur le schéma de production, les valeurs intégrées sont figurées par des traits verticaux épais, l'échelle étant située à droite.

Vertical distribution of temperature, biomass, primary production and the productivity index, between 43 and 62°S. Phytoplankton is very scattered. Three regions appear slightly richer: the North and South boundaries of the convergence area and station 18, where a temporary stabilization induces a light bloom. On the production diagram, integrated values are represented by thick vertical lines, the scale being situated on the right.

4° la région antarctique du large (stations 16 à 23), avec un taux de production très faible, voisin de $50 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$, et des teneurs très élevées en sels nutritifs, notamment en silicates. Au sein de cette région, la valeur de la production décroît progressivement à partir des fronts en direction du Sud, à l'exception de la station 18;

5° les parages de la station 18, avec une concentration en chlorophylle et un taux de production élevés qui viennent rompre la monotonie antarctique. Il s'agit d'une petite masse d'eau isolée du courant principal, moins turbulente et un peu plus chaude. Cette situation est transitoire, ce phénomène ayant disparu lors d'un second passage du navire.

La productivité, exprimé par l'indice de production (tableau 2, fig. 2), efface, par contre, totalement la particularité de cette station 18, qui avait probablement atteint un stade avancé de maturité, et ne met en évidence que deux régions à rendement photosynthétique relativement élevé: les bordures nord et sud des convergences.

Répartition verticale

La couche euphotique présente une épaisseur équivalente à celle de la couche de mélange (tableaux 3 et 4). Sans que les écarts soient très marqués, on note une accumulation du phytoplancton à la base de la couche photosynthétique. Les données de l'ensemble des stations (Groupe Medipro, 1978) montrent que le maximum de chlorophylle se situe la plupart du temps au-delà de 40 m, très rarement en surface. Quant à la production, seul le profil de la station 18 présente un

Tableau 3

Irradiation journalière moyenne et position du 1 % de lumière de surface en fonction de la latitude. L'éclairement varie assez peu en fonction de la latitude à cette époque de l'année. La couche euphotique est très épaisse, particulièrement vers le Sud.

Mean daily irradiation and position of the 1% level of surface light according to latitude. Illumination varies little with latitude at this time of the year. The euphotic layer is very thick, in particular towards the South.

Latitude (°S)	Irradiation journalière (J . m ⁻²)	1 % lumière (m)
42-46	7,89 . 10 ⁶	73
46-50	11,39 . 10 ⁶	79
50-54	9,94 . 10 ⁶	73
54-58	6,59 . 10 ⁶	75
58-62	6,75 . 10 ⁶	99

Tableau 4

Couche de mélange et profondeur critique en fonction de la latitude. Partout, la couche de mélange est moins profonde que le niveau critique, notamment aux latitudes élevées.

Mixing layer and critical depth according to latitude. At all points, but especially at high latitudes, the mixing layer is lower than the critical depth.

Latitude (°S)	Énergie efficace (cal . cm ⁻² . j ⁻¹)	Coefficient extinction (m ⁻¹)	Couche de mélange (m)	Profondeur critique (m)
42-46	1,42	0,072	93	151
46-48 . 30	1,67	0,060	108	214
48 . 30-52	1,96	0,068	92	221
52-55	1,78	0,073	86	188
55-59	1,18	0,071	73	128
59-62	1,21	0,056	60	166

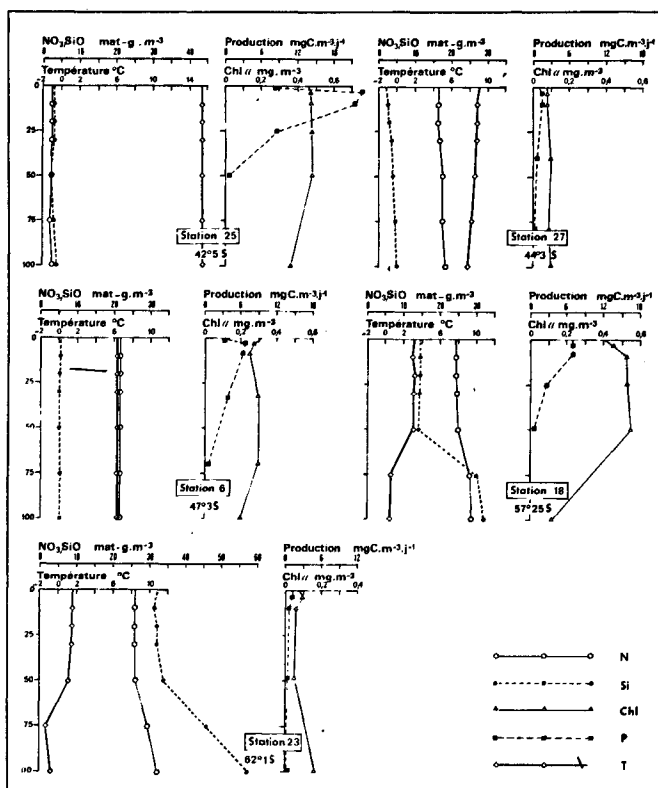


Figure 3

Profils verticaux de la production primaire et de ses principaux facteurs de régulation à cinq stations-types lors de la campagne Antipro I de mars 1977 :

- la station 25, subtropicale, où la teneur en sels nutritifs est suffisante pour permettre une production élevée à fort maximum subsurface;
- la station 27, au cœur des convergences, avec une production très basse;
- la station 6, à la limite sud du front polaire, qui constitue une zone constante de richesse planctonique;
- la station 18, au cœur de l'Antarctique, avec un teneur en chlorophylle élevée, conséquence d'une stabilisation temporaire;
- la station 23, à l'extrême Sud, avec une grande richesse en silicates, des conditions favorables d'éclairement mais un plancton très pauvre.

Vertical profiles of primary production and main factors of regulation at five type-stations during the Antipro I cruise in March 1977:

- station 25, subtropical, where the amount of nutrients is still sufficient to allow a high production level with a strong subsurface maximum;
- station 27, inside the convergencies, with a very low level of production;
- station 6, at the Southern limit of the polar front, which is a constant area of relatively rich phytoplankton biomass;
- station 18, in the heart of the Antarctic Ocean, with high chlorophyll content due to stabilization of the water mass;
- station 23, to the extreme South, very rich in silicates, with favourable conditions of light, but very poor in plankton.

maximum en surface (fig. 3). Généralement celui-ci se situe aux niveaux photométriques 50 % (16 courbes) ou 25 % (9 courbes), c'est-à-dire dans les 10 premiers mètres. Ceci correspond à une observation classique en condition de turbulence, où le maintien artificiel du plancton superficiel à un niveau d'éclairement supérieur à celui qu'il aurait reçu *in situ* conduit à cette inhibition apparente.

L'indice de Rhode (1958), production maximale/production totale, varie entre 2 et 5 %. Pour les lacs, cet auteur cite une plage de variation de 3 à 35 %, alors qu'en Méditerranée, par exemple, les valeurs oscillent entre 2 % au large et 7 % dans les eaux côtières. Fournissant une image simple de la répartition verticale, ce rapport traduit la faible production des eaux antarctiques. Une relation logique apparaît entre la

production intégrée et celle du niveau de prélèvement 7 % de lumière de surface : pour 26 stations, la corrélation est hautement significative (fig. 4), avec un coefficient $r = +0,98$. Le point intéressant est que cette valeur est nettement supérieure à celle qui lie production intégrée et production maximale : si d'autres missions la confirment, elle permettrait d'obtenir rapidement la production par unité de surface à partir d'une seule mesure.

Nous avons choisi cinq stations-types pour illustrer la distribution verticale des principaux paramètres de production (fig. 3), chacune correspondant à l'une des régions précédemment définies. Ce schéma fait ressortir la complexité de la situation, aucun facteur du milieu ne semblant expliquer seul la distribution du phytoplancton.

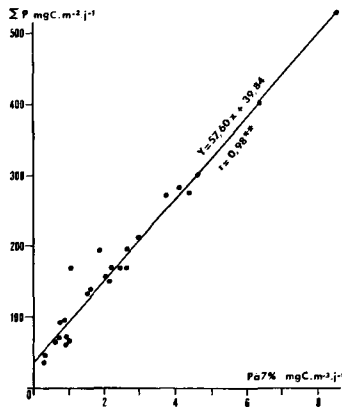


Figure 4
Relations entre la production intégrée et la production du niveau 7 % de lumière de surface pour les 24 stations de la campagne Antiprod I de mars 1977.

Relation between integrated production and production at the 7% level of surface light for the 24 stations during the Antiprod I cruise in March 1977.

DISCUSSION

La campagne Antiprod I le confirme, la production des eaux antarctiques du large en fin d'été est comparable à celle des mers les plus oligotrophes. La transparence des eaux, leur pureté optique la souligne. Holm-Hansen *et al.* (1977) mettent en avant la limitation par la lumière, et Saijo et Kawashima (1964) lient également cette pauvreté à la basse température et au manque de stabilité des eaux. Mais, en définitive, nous ne sommes pas actuellement en mesure d'expliquer pourquoi, sur de si vastes étendues océaniques, le phytoplancton n'utilise pas mieux l'énorme réservoir minéral et, en été, la lumière disponible. Les données d'Antiprod I nous permettent-elles d'éclairer certains points?

L'énergie incidente journalière dépasse aux hautes latitudes, en été, celle reçue sous les tropiques. En mars, elle est encore du même ordre de grandeur que celle reçue par la Méditerranée au moment de la floraison printanière. Il ne s'agit donc pas là d'un élément limitant, d'autant que les eaux sont transparentes, le pourcentage de 1 % de lumière de surface se situant entre 75 et 100 m (tableau 3).

A côté de cette notion statique, il faut faire intervenir la turbulence qui régit finalement l'éclairement reçu par les algues au cours de la journée. Les conditions sont réunies

pour appliquer l'équation de Sverdrup (1953) concernant la profondeur critique : couche turbulente, pas de limitation par les sels nutritifs, constante du coefficient d'atténuation. Rappelons cette formule :

$$D_{cr} = \frac{\bar{E}_e}{k \cdot E_c}$$

avec

\bar{E}_e , éclairement moyen dans le domaine efficace pour la photosynthèse, soit 20 % de l'énergie totale. L'éclairement est ramené à l'heure en divisant la valeur journalière par 24, car E_c est établi sur cette base;

E_c , éclairement à la profondeur de compensation, que nous avons pris égal à la valeur donnée par Jenkin (1937) : $0,13 \text{ cal} \cdot \text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$;

k , coefficient d'extinction en m^{-1} .

Pour estimer la profondeur de la couche de mélange, nous avons choisi comme limite inférieure le niveau où la valeur de $d\sigma_t/dz$ dépasse 0,005. Les résultats sont éloquents (tableau 4) : la couche de mélange est très inférieure à la profondeur critique. Hydrologiquement, cette particularité tient à la présence d'une pycnocline située entre 60 et 120 m, au sein de l'eau superficielle antarctique. Cette couche homogène, limitée à sa base par un minimum thermique qui reflète les conditions hivernales précédentes, s'épaissit vers le nord en même temps que s'élève le minimum thermique : $-1,5^\circ\text{C}$ vers 50 m au Sud, et $2,1^\circ\text{C}$ vers 110 m au voisinage du front polaire.

L'application de cette équation montre que l'énergie moyenne reçue par les algues pourrait permettre une bonne croissance du phytoplancton. Ceci ne signifie cependant pas que l'éclairement permettrait un développement optimum, en raison même du déplacement permanent des cellules dans la couche euphotique. Slawyk (1979) a d'ailleurs montré, lors d'expériences de culture de grand volume à bord, que la suppression de l'instabilité favorisait le développement d'une floraison, même si celle-ci n'atteignait que des valeurs modestes. La preuve biologique de ce brassage vertical est fournie par des expériences de permutation durant lesquelles les prélèvements de chacun des cinq niveaux de la couche euphotique sont placés simultanément aux cinq niveaux d'éclairement. Ces expériences montrent que le phytoplancton des différentes profondeurs répond de façon similaire aux variations de l'éclairement aussi bien à 62 qu'à 45°S . Cette règle d'isoadaptabilité connaît une exception : le phytoplancton du niveau 1 %, dont le rendement photosynthétique augmente pour une élévation modérée de l'éclairement, puis présente une inhibition aux éclaircements forts. Les valeurs intégrées, obtenues à partir de ces permutations, diffèrent peu de la valeur normale basée sur l'incubation aux niveaux d'origine :

– à la station 28 (45°S), pour une production de $171 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$, les valeurs calculées à partir des expériences de permutation sont de : 151 (1 %), 174 (7 %), 149 (25 %), 153 (50 %), 159 (100 %);

– à la station 23, pour une production de $54 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$, on obtient : 84 (1 %), 53 (7 %), 49 (25 %), 60 (50 %), 67 (100 %).

La température

Le facteur thermique a souvent été avancé comme régulateur de la photosynthèse antarctique. La décroissance de la production en fonction de la latitude lui est probablement imputable. Eppley (1972) relie le taux de croissance à la température suivant l'équation :

$$\log \mu = 0,0275 T - 0,070.$$

Les taux établis par Holm-Hansen *et al.* (1977), confirmant ceux de Bunt et Lee (1970), sont proches de 0,1 division par jour, avec un maximum de 0,5. Ces valeurs sont inférieures à celles prévues par Eppley, qui ne descendent pas en dessous de 0,8. D'après les données de notre campagne, nous pouvons calculer le taux de croissance spécifique μ d'après l'équation proposée par Holm-Hansen *et al.* (1977) :

$$\mu = \frac{1}{t} \log_2 \frac{C_0 + \Delta C}{C_0},$$

où C_0 est la teneur en carbone organique en début d'incubation ($C_0 = 250 \times \text{ATP}$), et ΔC l'accroissement en carbone mesuré par la méthode au ^{14}C pendant la période d'incubation t .

Une abondante littérature montrerait que l'estimation de la biomasse carbonée à partir de la teneur en ATP est très discutable. Cette teneur varie en effet en fonction des conditions du milieu, de la nutrition, du rythme interne de division, etc. De plus, elle ne correspond pas seulement à la masse phytoplanctonique, mais également au contingent bactérien. Ce type de calcul a simplement été mené pour avoir un terme de comparaison homogène avec les données de Holm-Hansen *et al.*, les seules disponibles sur ce sujet. Pour toutes les stations, le taux de croissance est très bas en surface, puis s'élève pour atteindre un maximum entre les niveaux d'éclairement 50 et 7 %. Les valeurs atteignent entre 0,2 et 0,8 division par jour (tableau 2), et montrent une diminution parallèle à la température. Elles se situent entre celles précitées et celles calculées à partir du modèle d'Eppley, oscillant entre 1,0 et 1,3.

Les variations du nombre d'assimilation sont corrélées au taux de division ($r = 0,62^{**}$). Le taux de photosynthèse par unité de chlorophylle est compris entre 1,2 et 3,3 mg C.mg Chl $a.h^{-1}$, avec une moyenne de 2,0 supérieure à celle mesurée par Saijo et Kawashima (1964) et Holm-Hansen *et al.* (1977).

Ces deux indices, nombre d'assimilation et taux de division, montrent clairement la pression exercée par le facteur thermique sur l'assimilation carbonée. Nous rejoignons ainsi les conclusions de Slawyk (1979), qui trouve le même type de relation entre température et vitesse d'assimilation des nitrates, et souligne les imperfections du modèle d'Eppley. De toute façon, un modèle simplement basé sur la température ne peut expliquer totalement les valeurs très basses rencontrées, aussi bien en ce qui concerne la fixation photosynthétique de carbone que le taux d'absorption spécifique de l'azote nitrique. Il est nécessaire de rechercher quels autres éléments limitent la production primaire.

Sels nutritifs

Antiprod I le confirme, les teneurs en nitrates et phosphates des niveaux superficiels dépassent respectivement 22 et 1,4 matg.m^{-3} dans toute la province antarctique. Ce sont là des valeurs deux fois supérieures aux maximums hivernaux des régions tempérées fertiles, et du même ordre de grandeur que celles mesurées dans les remontées d'eaux profondes côtières. Un élément défavorable à une utilisation optimale des nitrates pourrait être l'abondance de l'ammoniaque aux latitudes élevées où le micronecton abonde. Quelques valeurs dépassant 1 matg.m^{-3} ont été rencontrées (Slawyk, 1979) qui pourraient bloquer leur utilisation, ce phénomène d'inhibition ayant été largement démontré (Dugdale, Mc Isaac, 1971; Conway, 1977; Slawyk, 1980).

Mais c'est surtout la distribution des silicates qui attire l'attention. A l'inverse des phosphates et nitrates qui diminuent faiblement vers le Nord (10 % pour les 16 degrés de latitude), les silicates s'épuisent rapidement lors de la dérive des eaux de divergence : de 30 matg.m^{-3} au Sud, ils chutent à 4 matg.m^{-3} à l'approche des convergences, soit une valeur identique à celle de l'eau subtropicale. Walsh (1971), Holm-Hansen *et al.* (1977) ont déjà signalé cette particularité. Ils l'expliquent par la sédimentation rapide des Diatomées et leur taux réduit de minéralisation. La disparition des silicates ne coïncide pas avec une augmentation de la silice particulaire (Copin-Montegut, Copin-Montegut, 1978), d'où une perte globale pour la couche euphotique. On peut admettre que les silicates sont progressivement utilisés par les Diatomées, dont les frustules disparaissent rapidement des niveaux superficiels sans être minéralisés. Minas (1979) démontre d'ailleurs, à propos de la formation de l'eau intermédiaire, que les silicates y demeurent constants, à l'inverse des nitrates et phosphates régénérés partiellement *in situ*.

Nous pouvons aborder plus directement ce problème de l'influence de la consommation photosynthétique sur la teneur en sels nutritifs en supposant : 1° que les eaux de divergence progressent vers le Nord de 3 degrés de latitude en 2 mois; 2° que les rapports d'assimilation sont $\Delta C/\Delta P/\Delta N/\Delta Si = 106/1/15/18,6$ (suivant en cela Redfield *et al.*, 1963); 3° que la production de fin d'été peut

Tableau 5

Production primaire de la couche euphotique pendant 2 mois, qui représentent le temps de la résidence de l'eau dans un bloc de 3° de latitude, d'après les données de la campagne Antiprod I. Détermination de la consommation équivalente de phosphates, nitrates et silicates. Toutes les données en matg.m^{-3} représentent les valeurs intégrées pour la couche euphotique divisées par l'épaisseur de cette dernière.

Primary production of the euphotic layer over a period of 2 months, representing the residence time of the water in a block covering 3° of latitude. Determination of the equivalent consumption of phosphates, nitrates and silicates. All the data in matg.m^{-3} represent the integrated values for the euphotic layer, divided by the thickness of this layer.

Latitude	46-49°S	49-52°S	52-55°S	55-58°S	58-61°S
Production	17,9	14,1	14,9	12,7	6,5
Eq. PO ₄	0,17	0,13	0,14	0,12	0,06
Eq. NO ₃	2,5	2,0	2,1	1,8	0,9
Eq. SiO ₄	3,1	2,5	2,6	2,2	1,2

Tableau 6

Teneurs en sels nutritifs de la couche euphotique observées et calculées à partir de la consommation photosynthétique (cf. tableau 5). La station 23, à 62°S, sert de point-d'origine. Toutes les données en $\text{matg} \cdot \text{m}^{-3}$ représentent les valeurs intégrées pour la couche euphotique, divisées par l'épaisseur de cette dernière.

Nutrient contents of the euphotic layer, observed and calculated on the basis of photosynthetic consumption (cf. Table 5). Station 23, at 62°S, is taken as the original point. All the data in $\text{matg} \cdot \text{m}^{-3}$ represent the integrated values for the euphotic layer, divided by the thickness of this layer.

Latitude	46-49°S	49-52°S	52-55°S	55-58°S	58-61°S	St. 23
PO_4	{ obs. 1,49 cal. 1,25 }	{ 1,55 1,42 }	{ 2,18 1,55 }	{ 2,69 1,69 }	{ 2,20 1,81 }	1,87
NO_3	{ obs. 22,7 cal. 18,4 }	{ 23,5 20,9 }	{ 33,6 22,9 }	{ 41,6 25,0 }	{ 34,2 26,8 }	27,8
SiO_4	{ obs. 5,1 cal. 27,2 }	{ 5,2 30,3 }	{ 14,8 32,8 }	{ 21,9 35,4 }	{ 40,1 37,6 }	38,8

être considérée comme représentative de la production moyenne annuelle. Pour chaque « bloc » de 3 degrés de latitude (tableau 5), nous avons calculé la production intégrée pour la couche euphotique et pour les 2 mois de résidence de l'eau, puis nous avons déterminé les quantités équivalentes de sels nutritifs théoriquement consommés.

En prenant comme référence la station 23, située à l'extrême Sud, nous pouvons comparer, pour chacun des blocs, les concentrations en sels nutritifs observées dans la couche euphotique et celles déduites de la consommation photosynthétique (tableau 6). Même si les hypothèses de départ sont critiquables, notamment celle concernant la vitesse de dérive, quelques faits majeurs apparaissent :

1° pour les phosphates et nitrates, l'action biologique consommation-régénération est importante, et peut suffire à expliquer dans leurs grandes lignes les variations observées. L'accord entre ces valeurs au niveau de 46°S ne doit cependant pas faire illusion : la décroissance de ces éléments se réalise presque totalement autour de 52°S (tableau 6), sans liaison avec une région de forte production;

2° pour les silicates, même si leur taux de minéralisation est faible, la diminution de leur concentration vers le Nord ne peut être due en totalité à une action biologique, même en admettant un taux élevé d'assimilation par les Diatomées antarctiques dotées, il est vrai, de forts frustules. Ce manque de concordance prouve que notre modèle n'est pas correct. On peut penser que la divergence correspond à une remontée ponctuelle suivie d'une dérive vers l'Ouest avec une certaine composante Nord. Il est plus probable que la remontée des eaux

profondes concerne plusieurs degrés de latitude, et que l'origine des eaux est de plus en plus profonde quand on progresse vers le Sud. Le gradient superficiel de silicates entre 63 et 58°S reflèterait en partie sa répartition en fonction de la profondeur, donc sans faire appel à une action biologique. La diminution des silicates entre les deux blocs les plus au Sud (tableau 6) correspond à un facteur 2.

Au nord de la province antarctique, les teneurs minimales en silicates sont voisines de $4 \text{ matg} \cdot \text{m}^{-3}$, et pourraient encore supporter une importante production, à moins que les rapports atomiques ne perturbent les synthèses organiques. En effet, alors que les rapports N/P sont classiques (tableau 7), le déficit en silice s'accroît progressivement vers le Nord : de 1,2 à 62°S, et le rapport Si/N chute à 0,1 au niveau des convergences, valeur inhabituelle en milieu océanique.

L'énorme masse des sels nutritifs atteignant la surface au niveau de la divergence antarctique s'enfoncé à nouveau vers le front polaire en ayant été seulement faiblement utilisée, sauf à proximité des continents.

En dépit d'une fertilité potentielle élevée, les eaux antarctiques du large présentent des taux de photosynthèse très bas, même en été. Nous rejoignons là les conclusions de la plupart des auteurs, qui indiquent des valeurs de production au large généralement inférieures à $1 \text{ mg} \cdot \text{at} \cdot \text{C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, comme le souligne Slawyk (1979) dans un tableau comparatif auquel nous renvoyons le lecteur. On ne peut attribuer au manque de lumière ni à la basse température le rôle prépondérant de facteur limitant. Il suffit, pour s'en convaincre, de considérer les productions très élevées signalées près du continent et dans les détroits : $3,6 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ près de l'île de la

Tableau 7

Rapports atomiques N/P et Si/N en fonction de la latitude lors de la campagne Antiprod I. Remarquer la valeur anormalement basse du taux Si/N à l'approche des convergences vers 46°S.

N/P and Si/N atomic ratios, according to latitude, observed during the Antiprod I cruise. Note the low value of the Si/N ratio in the vicinity of the convergences towards 46°S.

Latitude	43°S	43-46°S	46-49°S	49-52°S	52-55°S	55-58°S	58-61°S
N/P	8,6	14,8	15,2	15,3	15,6	15,9	15,3
Si/N	1,2	0,1	0,2	0,2	0,4	0,6	1,1

Déception en février (Mandelli, Burkholder, 1966); $3,2 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$, à la même période, dans le détroit de Gerlache (El Sayed, 1967), et $2,8 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ près des îles Signy (Horne *et al.*, 1969).

Il est par contre évident qu'à l'intérieur d'une gamme de production dont les limites dépendent d'autres paramètres, la lumière, et surtout la température, règlent la croissance du phytoplancton. Durant la campagne Antiprod I, la production est liée à la température moyenne des 50 premiers mètres (fig. 5 a), relation qui peut d'ailleurs en masquer d'autres. Elle est également associée à l'irradiation journalière (fig. 5 b). Nous avons d'ailleurs observé que la diminution des mouvements turbulents et le réchauffement qui y est lié suffisaient à induire une floraison modérée du phytoplancton. C'est d'ailleurs une règle générale que toute stabilisation s'accompagne d'une période de maximum phytoplanctonique (Fogg, 1977).

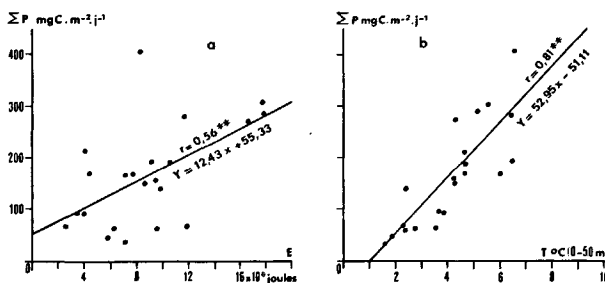


Figure 5

Corrélation entre la production intégrée, l'irradiation journalière et la température moyenne des 50 premiers mètres aux 24 stations de la campagne Antiprod I de mars 1977. La liaison avec l'irradiation est peu marquée, alors que celle avec la température est forte.

Relation between integrated production, daily irradiation and mean temperature in the 50 first metres at the 24 stations of the Antiprod I cruise during March 1977. The correlation with irradiation is low, whereas correlation with temperature is well pronounced.

Nos travaux, au même titre que l'ensemble des autres données recueillies dans l'Antarctique, laissent plusieurs problèmes en suspens. Expliquer, en totalité, la faible production des eaux du large (qui atteint des valeurs extrêmes en fin d'été) par les basses températures et l'insuffisance de lumière disponible comme le font Saijo et Kawashiwa (1964) n'est pas admissible. Le déséquilibre de la balance des sels nutritifs n'est pas, non plus, une raison suffisante.

Nous en sommes alors réduits à quelques hypothèses. On ne peut écarter l'idée d'un manque de conditionnement de l'eau, comme cela a été mis en évidence dans les upwellings côtiers (Barber *et al.*, 1971). Toutes les régions riches de l'Antarctique bénéficient d'un lessivage continental, de la fonte des glaces ou d'un mélange d'eaux disposant de réserves complémentaires. L'eau de divergence manquerait, au contraire, des composés spécifiques de croissance. La nature même de ces éléments-trace reste à élucider. Aucun travail n'a été publié sur le fer et les éléments métalliques, qui ont parfois un rôle décisif sur l'activité du phytoplancton (Ryther, Guillard, 1959). La rareté des vitamines est, par contre, établie (Carlucci, Cuhel, 1977), notamment pour la B_{12} , indispensable à la croissance des Diatomées qui constituent le groupe dominant dans l'Antarctique (Sournia *et al.*, 1979). Dans la couche euphotique, la teneur en vitamine B_{12} est seulement, en moyenne, de $0,2 \mu\text{g} \cdot \text{m}^{-3}$, et elle est indétectable à une station sur cinq (Fiala, 1980). De nombreux autres éléments mineurs pourraient également être pris en compte.

En résumé, les valeurs trouvées près du continent antarctique le prouvent : en dépit de la basse température des eaux, la production primaire pourrait atteindre des valeurs élevées au large, en été. Mais il n'en est rien, bien au contraire, et les causes de cette extrême pauvreté demeurent mystérieuses. Il est également possible que cette basse fertilité ne soit pas liée à un seul élément, mais à une conjonction de facteurs éloignés de leur optimum.

Remerciements

La campagne Antiprod I a été réalisée à bord du « Marion-Dufresne », dont nous remercions l'équipage, grâce à l'appui inconditionnel de la Direction des laboratoires scientifiques des Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF). Elle s'intègre également dans le cadre du contrat RCP 247 du CNRS.

RÉFÉRENCES

- Barber R. T., Dugdale R. C., McIsaac J. J., Smith R. L., 1971. Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water, *Invest. Pesq.*, **35**, 171-193.
- Bunt J. S., Lee C. C., 1970. Seasonal primary production in Antarctic sea ice at McMurdo sound in 1963, *J. Mar. Res.*, **28**, 304-320.
- Carlucci A. F., Cuhel R. L., 1977. Vitamins in the South Polar seas: distribution and significance of dissolved and particulate vitamin B₁₂, thiamine, and biotin in the Southern Indian Ocean, in: *Adaptations within Antarctic ecosystems*, IIIrd SCAR Symposium Antarct. Biol., edited by G. A. Llano, Smithsonian Inst., 115-128.
- Conway H. L., 1977. Interactions of inorganic nitrogen in the uptake and assimilation by marine phytoplankton, *Mar. Biol.*, **39**, 221-232.
- 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.
- Dugdale R. C., McIsaac J. J., 1971. A computation model for the uptake of nitrate in the Peru upwelling region, *Invest. Pesq.*, **35**, 299-308.
- El-Sayed S. Z., 1967. Biological productivity investigation off the Pacific sector of Antarctica, *Antarct. J.U.S.*, **11**, 200-201.
- El-Sayed S. Z., 1968 a. Prospects of primary productivity studies in Antarctic waters, in: *Symposium on Antarctic oceanography, Santiago, Chile*, 13-16 September 1966, Cambridge, Scott Polar Res. Inst., 227-239.
- El-Sayed S. Z., 1968 b. On the productivity of the Southwest Atlantic Ocean and the waters west of 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.
- El-Sayed S. Z., Jitts H. R., 1973. Phytoplankton production in the Southeastern Indian Ocean, in: *Biology of the Indian Ocean*, edited by D. Zeitzschel, Springer-Verlag, Berlin, 13-142.
- Eppley R. W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea, *Fish. Wildl. Serv. U.S. Res. Rep.*, **70**, 1063-1085.
- Fiala M., 1980. Vitamine B₁₂ et phytoplankton dans diverses régions marines, *Thèse Doct. Etat*, Univ. Paris, 132 p.
- Fogg G. E., Aquatic primary production in the Antarctic, *Philos. Trans. R. Soc. London*, **279**, 27-38.
- Gamberoni L., Geronimi J., Jeannin P. F., Murail J. F., 1980. Section hydrologique le long du 66°30' Est entre les latitudes 40° et 62° Sud. Campagne Antiprod I-MD 12, soumis à *Deep-Sea Res.*
- Groupe Mediprod, 1978. Campagne Antiprod I. Marion-Dufresne, 1-28 mars 1977, *Résultats campagnes en mer CNEOX*, **16**, 151 p.
- Hart T. J., 1942. Phytoplankton periodicity in Antarctic surface waters, *Discovery Rep.*, **21**, 261-356.
- Holm-Hansen O., Booth C. R., 1966. The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance, *Limnol., Oceanogr.*, **11**, 510-519.
- 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.
- Horne A. J., Fogg G. E., Eagle D. J., 1969. Studies *in situ* of the primary production of an area of inshore Antarctic Sea, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **49**, 393-405.
- Jacques G., Descolas C., Grall J. R., Sournia A., 1979. Distribution du phytoplankton dans la partie antarctique de l'Océan Indien en fin d'été, *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, **64**, 609-628.
- Jenkin P. M., 1937. Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus eccentricus* Ehr. in relation to submarine illumination in the English Channel, *J. Mar. Biol., Assoc. U.K.*, **22**, 301-343.
- Mandelli E. F. Burkholder P. R., 1966. Primary productivity in the Gerlache and Bransfield straits of Antarctica, *J. Mar. Res.*, **24**, 15-27.
- Minas H. J., 1979. *Analyse de diagrammes de facteurs hydrologiques et chimiques (température, salinité, oxygène, sels nutritifs) : application à l'étude du système production-régénération dans les résurgences côtières (côtes NW africaines) et les zones à fort mélange vertical (Méditerranée, Océan Antarctique)*, Colloq. franco-soviétique, 9-12 janvier 1979, Marseille.
- 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 N. M. Hill, Wiley and Sons Interscience, New York, London, **2**, 27-77.
- Rhode W., 1958. Primärproduktion und Seetypen, *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.*, **13**, 121-141.
- Ryther J. H., Guillard R. R. L., 1959. Enrichment experiments as a mean of studying nutrients limiting to phytoplankton production, *Deep-Sea Res.*, **6**, 65-69.
- Ryther J. H., Yentsch G. S., 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data, *Limnol. Oceanogr.*, **2**, 281-286.
- Saijo Y., Kawashima T., 1964. Primary production in the Antarctic Ocean, *J. Oceanogr. Soc. Japan*, **19**, 22-28.
- 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.
- Slawyk G., 1980. L'absorption de composés azotés par le phytoplankton marin : rôle dans la production primaire. Relations avec la photosynthèse et les variables du milieu extra- et intracellulaire *Thèse Doct. Etat*, Univ. Aix-Marseille-II, 213 p.
- Sournia A., Grall J. R., Jacques G., 1979. Diatomées et Dinoflagellés planctoniques d'une coupe méridienne dans le sud de l'Océan Indien (Campagne « Antiprod I » du Marion-Dufresne, mars 1977), *Bot. Mar.*, **22**, 183-198.
- Sverdrup H. V., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton, *J. Cons. Cons. Int. Explor. Mer.*, **18**, 287-295.
- Walsh J. J., 1971. Relative importance of habitat variables in predicting the distribution of phytoplankton at the ecotone of the Antarctic upwelling ecosystem, *Ecol. Monogr.*, **41**, 291-309.
- Yentsch C. S., Menzel D. W., 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin by fluorescence, *Deep-Sea Res.*, **10**, 221-231.

