

Concentrations en chlorophylle dans le Pacifique tropical sud-ouest: comparaison avec d'autres aires océaniques tropicales

Chlorophylle
Pacifique tropical sud-ouest
Effet d'îles
Diffusion verticale
Chlorophyll
South-West tropical Pacific
Islands effect
Vertical diffusion

Y. Dandonneau
Centre Orstom, B.P. n° A5, Nouméa, Nouvelle-Calédonie

Reçu le 16/10/78, révisé le 7/12/78, accepté le 20/12/78.

RÉSUMÉ

Les concentrations en chlorophylle dans le Pacifique tropical sud-ouest (PTSO) sont examinées à partir des 412 stations réalisées par le Centre Orstom de Nouméa (Nouvelle Calédonie). A chaque station, la concentration maximale en chlorophylle (C_m), la profondeur à laquelle se situe ce maximum (Z_m), et la « dureté » du profil vertical de chlorophylle (c'est-à-dire le rapport de C_m à la concentration moyenne entre 0 et 150 m), sont retenus, et comparés aux valeurs calculées à partir des données obtenues au cours des campagnes « Eastropac » dans le Pacifique tropical est (PTE, 922 stations), et à partir du Centre Orstom d'Abidjan dans l'Atlantique tropical est (ATE, 329 stations). Il apparaît sur le lot des stations du PTSO, une très importante augmentation de C_m lorsque les mesures de chlorophylle ont été réalisées au fluorimètre, remplaçant celles obtenues au spectrophotomètre : la moyenne des C_m avant 1970 est égale à $0,26 \text{ mg/m}^3$, et après 1970, à $0,66 \text{ mg/m}^3$. Cette influence très forte des techniques sur les résultats des mesures rend incertain le classement obtenu : PTSO (stations postérieures à 1970) et ATE, C_m moyen, $0,66 \text{ mg/m}^3$; PTSO (toutes stations), C_m moyen, $0,48 \text{ mg/m}^3$; ATE (zones d'upwelling exclues), C_m moyen, $0,45 \text{ mg/m}^3$; PTE, C_m moyen, $0,42 \text{ mg/m}^3$. Le PTSO, qui présente d'autre part les valeurs de Z_m les plus élevées et les « duretés » des profils verticaux les plus faibles, doit tout de même être considéré comme une région où les concentrations en chlorophylle sont élevées. La thermocline dans le PTSO étant plus profonde et moins marquée que dans l'ATE, cette richesse en chlorophylle pourrait être due à une importante diffusion verticale des sels nutritifs à travers la thermocline, et le rôle des « effets d'îles » est évoqué.

Oceanol. Acta, 1979, 2, 2, 133-142.

ABSTRACT

Chlorophyll concentrations
in the South-West tropical Pacific:
a comparison with other tropical oceanic areas

Chlorophyll concentrations from 412 stations established (PTSO) in the South-West tropical Pacific by the Orstom Laboratory in Noumea (New Caledonia) are examined. The maximum chlorophyll concentration (C_m), the corresponding depth (Z_m) and the "hardness" of the chlorophyll vertical distribution ($=C_m$ to mean concentration ratio) at each station, are considered and compared to the same parameters obtained from the Eastropac cruises in the Eastern tropical Pacific (PTE, 922 stations) and from the cruises in the Eastern tropical Atlantic (ATE, 329 stations) made by the Orstom laboratory in Abidjan. The following values were obtained for mean C_m : PTSO (post-1970) and ATE, 0.66 mg/m^3 ; PTSO (all stations), 0.48 mg/m^3 ; ATE (upwelling areas excluded), 0.45 mg/m^3 ; PTE, 0.42 mg/m^3 . The fact that C_m values for the PTSO stations were found to be noticeably higher when fluorometric, rather than spectrophotometric measurements were applied (mean C_m before 1970: 0.26 mg/m^3 , and after 1970:

0.66 mg/m³) indicates that methods of measurement powerfully affect the results obtained, and the above values should thus be treated with caution. Nevertheless, the south-west tropical Pacific may be considered as an area where chlorophyll concentrations are high. Z_m values are highest and "hardness" is lowest in the PTSO. As the thermocline is deeper and less pronounced in the PTSO than in the ATE, this richness in chlorophyll may result from a vertical diffusion of nutrients through the thermocline, and the phenomenon of "island effects" is invoked in this connection.

Oceanol. Acta, 1979, 2, 2, 133-142.

Lorsqu'on veut prévoir les développements futurs de la pêche ou son extension vers des zones non encore totalement explorées, la production primaire est une des données qui viennent immédiatement à l'esprit. Mais les mécanismes qui conduisent de la production primaire à des formes de vie susceptibles d'être exploitées, sont longs et mal connus. Ryther (1969), se livrant à de telles spéculations, constate que la plus grande partie de l'océan ne pourrait soutenir qu'une part infime (moins de 1%) des stocks exploitables; cette constatation repose sur des choix concernant le nombre de niveaux trophiques conduisant à un produit exploitable, et sur le rendement à chaque niveau. Rothschild (1974) signale pertinemment que pour faire ces choix, nous n'avons guère plus de connaissances qu'à l'époque de l'expédition du « Challenger ». On pourrait même aller plus loin en affirmant que non seulement l'enchaînement qui conduit de la production primaire aux stocks exploitables est très mal connu, mais la production primaire elle-même est très mal connue.

Ce qu'on en connaît pourtant permet de réaliser des cartes mondiales de la production primaire, et quelle que soit la précision de ces cartes (limitée par l'insuffisance et l'hétérogénéité des données) et leur intérêt scientifique propre, elles sont de la plus grande utilité lorsqu'on se penche sur les potentialités biologiques de l'océan. Ainsi, fréquemment au cours des réunions internationales pour la gestion des stocks de poissons, les experts pondèrent fortement les paramètres de croissance et de recrutement par des notions générales sur la production primaire de la zone considérée.

Toutes imparfaites qu'elles soient, ces cartes constituent donc un état provisoire de nos connaissances sous la forme la plus utilisée en matière de prévision de pêche, finalité dominante de l'océanographie biologique. Une des plus récentes et des plus utilisées est celle de Koblenz-Mishke *et al.* (1970) reprise par l'Atlas Fao des ressources biologiques des mers. Après avoir rendu hommage à l'énorme travail sur le terrain et à la synthèse qui en a découlé, le présent article apporte des éléments de réflexion susceptibles de modifier l'impression qui ressort de l'examen de la région du Pacifique tropical sud-ouest située entre 5°N et 20°S et 140 et 180°E, éléments extraits du traitement d'environ 400 stations avec mesures de chlorophylle réalisées à partir du Centre Orstom (Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer) de Nouméa (Nouvelle-Calédonie). Ce lot de stations sera comparé à des collections de données sur d'autres zones tropicales, principalement l'Atlantique Est et le Pacifique Est, notoirement riches, et pour lesquelles nous disposons des données recueillies

par le Centre Orstom d'Abidjan (Côte-d'Ivoire) et de celles rassemblées dans les Atlas Eastropac (fig. 1, 2 et 3).

Une première limite aux conclusions qui pourront être tirées tient au fait que l'étude qui suit porte sur des teneurs en chlorophylle, et non sur des productions primaires. La relation entre ces deux paramètres a fait l'objet de nombreux travaux et ne sera pas approfondie ici (entre autres : Ryther, Yentsch, 1957; Steele, Baird, 1961; Anderson, Banse, 1965; Brylinsky, Mann, 1973).

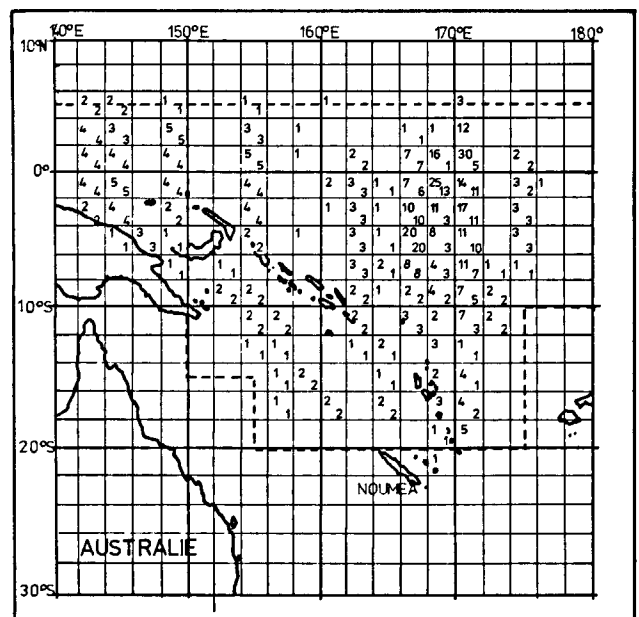
PRÉPARATION DES DONNÉES

Des trois principaux groupes de données étudiés ici, seules les croisières Eastropac constituent un lot homogène : menées en peu d'années, dans un cadre précis,

Figure 1

Répartition des 412 stations effectuées par le Centre Orstom de Nouméa dans le Pacifique tropical sud-ouest (PTSO). Dans chaque carré de 2° de côté, le nombre total de stations est indiqué au coin supérieur gauche, tandis que le nombre de stations postérieures à 1970 (273 en tout) est indiqué au coin inférieur droit. La ligne pointillée délimite la surface soumise à une planimétrie dans la carte de production primaire de l'atlas Fao des ressources biologiques des mers (voir discussion).

Distribution of the 412 stations performed by the Noumea Orstom laboratory in the south-west tropical Pacific (PTSO). The total number of stations is shown at the upper left corner of each 2° square, while the number of stations performed after 1970 (altogether 273) is shown at the lower right corner. The dotted line marks the area subjected to planimetry in the primary production chart published in the Fao Atlas of the living resources of the seas (see discussion).



elles présentent des résultats exprimés en chlorophylle « a » active et en phéophytine (méthode fluorimétrique; Holm-Hansen *et al.*, 1965). La répartition des stations est indiquée à la figure 3.

Les résultats rassemblés par le Centre Orstom de Nouméa sont exprimés en chlorophylle « a », « b », et « c » (méthode spectrophotométrique; Parsons, Strickland, 1963) en ce qui concerne les campagnes « Alizé, Bora, Cyclone, Atoll, Brisants » ou en chlorophylle « a » active et phéophytine (méthode fluorimétrique; Strickland, Parsons, 1968) pour les campagnes Eponite, Foc, et Minepo (voir fig. 1, la répartition des stations).

Quant aux données acquises à partir du Centre Orstom d'Abidjan (fig. 2), elles sont exprimées en chlorophylle « a » active et phéophytine, après mesures au spectrophotomètre (Lorenzen, 1967) en ce qui concerne les campagnes 7101 et 7107; elles résultent de mesures fluorimétriques après extraction (Strickland, Parsons, 1968) pour les campagnes 7402, 7502 et 7506, et de mesures de la fluorescence *in vivo* (Lorenzen, 1966) pour les campagnes 7209, 7307, 7313, 7314, 7404, et 7501. De ces diverses méthodes, trois façons d'envisager les teneurs en chlorophylle se dégagent : chlorophylle « a » distinguée des chlorophylles « b » et « c »; chlorophylle « a » active, intervenant seule dans la

production primaire; chlorophylle « a » globale dont l'intérêt réside en partie dans sa facilité d'obtention par fluorescence *in vivo*.

Toutes ces données sont difficilement comparables. Mais toutes (au moins au niveau de l'étalonnage en ce qui concerne la fluorimétrie) passent par une mesure de densité optique à 665 mμ au spectrophotomètre corrigée par celle à 750 mμ. Parsons, Strickland (1963) indiquent l'équation qui donne D 665 à partir des chlorophylles « a », « b » et « c ». Et les équations publiées par Lorenzen (1967) permettent de retrouver D 665 par l'intermédiaire de la relation

$$D\ 665 = \frac{V \times I}{v} (\text{Phéo} + 1,7 \text{ chlor}) / 18,71.$$

Quant aux mesures par fluorescence *in vivo* réalisées à partir d'Abidjan dans l'Atlantique, elles ont été étalonnées à partir de D 665. L'homogénéisation des données est complétée en faisant V (volume filtré) = 1 l, v (volume extrait) = 1 cm³ et l (longueur de la cuve) = 1 cm. Afin d'exprimer ces données par des unités plus familières, cette absorption à 665 mμ dans des conditions standard a été divisée par 0,089, coefficient d'absorption pour une concentration égale à 1 mg/m³ (Parsons, Strickland, 1973). Le résultat final (CHL) est très proche de la chlorophylle « a » définie par les équations de Parsons et Strickland (1963) (CHL P.S.) : en effet, sur 297 mesures prises parmi celles effectuées à Nouméa selon la méthode de Parsons et Strickland, on obtient :

$$\text{CHL} = 1,07 \text{ CHL P.S.} - 0,002 \quad \text{avec } r = 0,998 \ 2.$$

Figure 2

Répartitions des 329 stations effectuées par le Centre Orstom d'Abidjan dans l'Atlantique tropical est (ATE). La ligne pointillée délimite la surface soumise à une planimétrie dans la carte de production primaire de l'Atlas Fao des ressources biologiques des mers (voir discussion). Les carrés signalés par un astérisque correspondent aux campagnes faites en zone d'upwelling.

Distribution of the 329 stations established by the Abidjan Orstom laboratory in the eastern tropical Atlantic (ATE). The dotted line marks the area subjected to planimetry in the primary production chart published in the Fao Atlas of the living resources of the seas (see discussion). The asterisks correspond to squares sampled during cruises in upwelling areas.

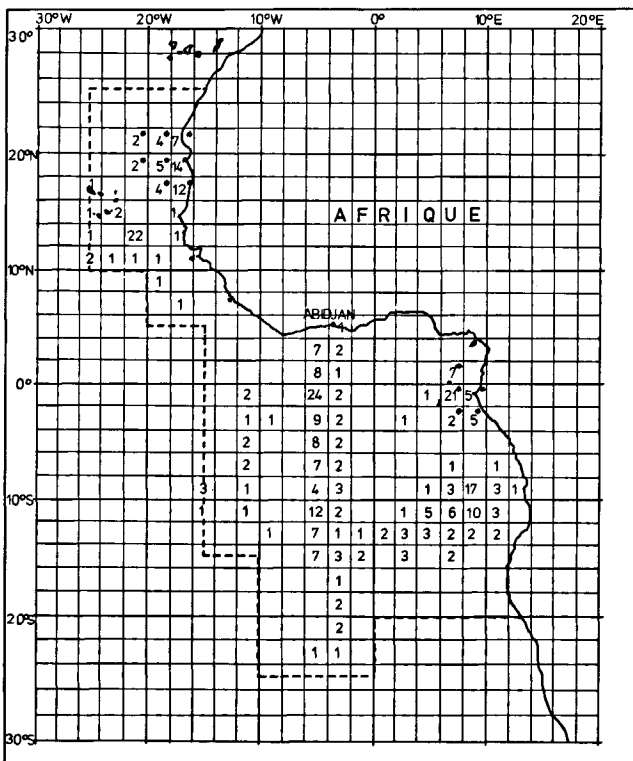
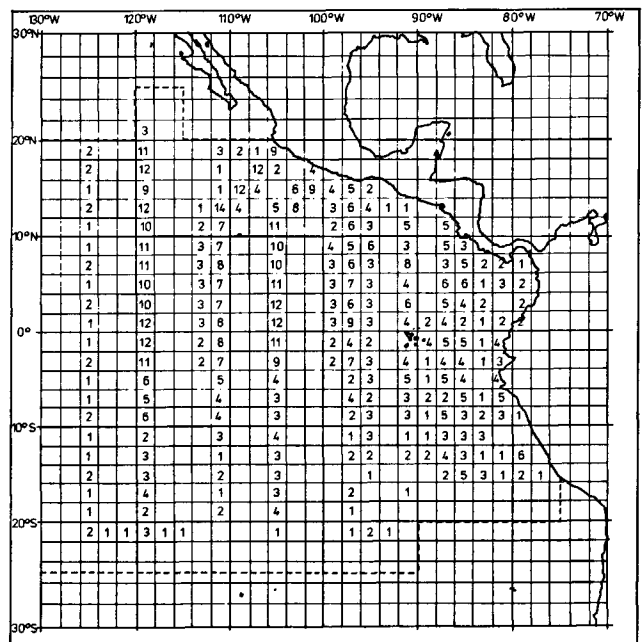


Figure 3

Répartition des 922 stations effectuées au cours des campagnes Eastropac dans le Pacifique tropical est (PTE). La ligne pointillée délimite la surface soumise à une planimétrie dans la carte de production primaire de l'Atlas Fao des ressources biologiques des mers (voir discussion).

Distribution of the 922 stations performed during the Eastropac cruises in the eastern tropical Pacific (PTE). The dotted line marks the area subjected to planimetry in the primary production chart published in the Fao Atlas of the living resources of the seas (see discussion).



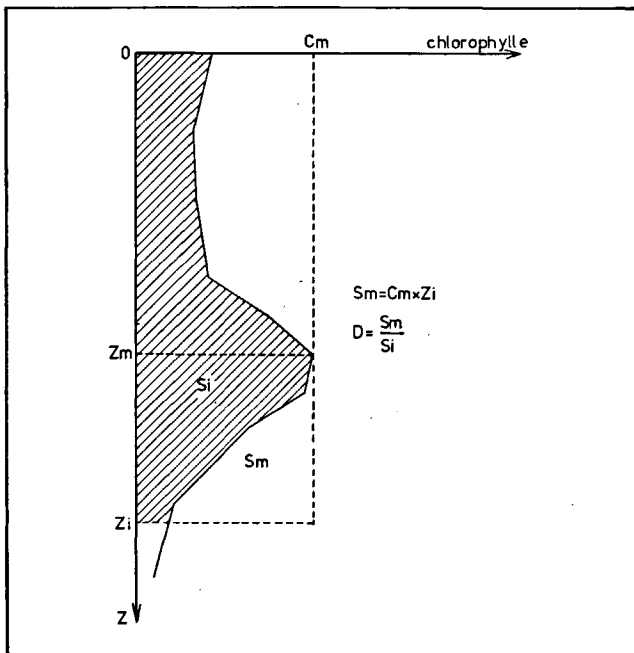
D'autre part, cette valeur, qui dépend uniquement de la densité optique à 665 m μ , présente avec la production primaire une corrélation aussi étroite que la chlorophylle « a » (Anderson, Banse, 1965). Incluant à la fois chlorophylle et phéophytine en minimisant cette dernière, elle constitue un bon indice du « standing crop » tout en sous-estimant les populations senescentes à fort pourcentage de phéophytine.

Ce premier traitement donne donc des données en principe comparables : concentrations en chlorophylle en un point, à une date et à une immersion. Elles se répartissent irrégulièrement dans cet espace à quatre dimensions : les variations dans le temps sont difficilement accessibles par cet échantillonnage et sortent du propos de cet article; les variations en latitude et longitude seront esquissées plus loin; les variations avec la profondeur, c'est-à-dire la répartition verticale de la chlorophylle, constituent un sujet déjà abordé par de nombreux auteurs (entre autres : Anderson, 1969; Steele, Yentsch, 1960; Voituriez, Dandonneau, 1974) et que le présent travail contribuerait bien peu à enrichir. Admettant le modèle auquel on peut pratiquement toujours se référer, d'un maximum de chlorophylle au voisinage de la thermocline, il a été décidé de schématiser chaque station en remplaçant la série de couples profondeur-concentration en chlorophylle par quelques caractères synthétiques choisis de telle sorte que leur

Figure 4

Choix des paramètres descriptifs pour chaque profil vertical de chlorophylle. S_i (surface hachurée) représente la quantité de chlorophylle par mètre carré entre la surface et Z_i (Z_i est fixé à 100 m dans l'Atlantique, 150 m dans le Pacifique). C_m (concentration maximum en chlorophylle), Z_m (profondeur à laquelle est situé ce maximum) et D (« dureté » du profil) extraient l'essentiel de l'information. De plus, la relation $S_i = (C_m \times Z_i)/D$ permet si nécessaire de retrouver S_i .

Choice of descriptive parameters for each vertical profile of chlorophyll. S_i (hatched area) represents the amount of chlorophyll per square metre between the sea surface and Z_i (100 m in the Atlantic, and 150 m in the Pacific). C_m (maximum chlorophyll concentration), Z_m (depth at which C_m is obtained) and D ("hardness" of the profile) constitute the main data obtained. Moreover, S_i may if required be calculated by $S_i = (C_m \times Z_i)/D$.



connaissance permette de reconstituer l'essentiel du profil de chlorophylle (fig. 4).

Les caractères retenus sont : la valeur du maximum de chlorophylle, désignée par C_m ; la profondeur à laquelle ce maximum a été observé : Z_m ; la « dureté » du profil de chlorophylle, c'est-à-dire le rapport de la valeur maximale à la valeur moyenne : D.

Ont été ainsi traitées pour cette étude 412 stations réalisées par le Centre Orstom de Nouméa, 329 par celui d'Abidjan, et 922 stations réalisées au cours des campagnes Eastropac.

RÉSULTATS

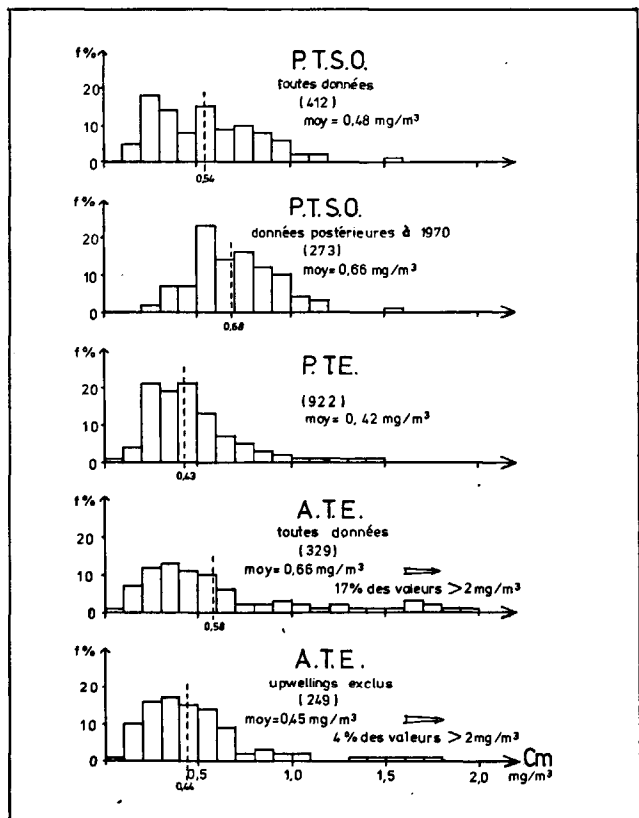
Concentration maximale en chlorophylle à chaque station (C_m)

Les valeurs de C_m pour toutes les stations des trois lots de données ont été triées et les résultats sont exprimés (fig. 5) sous forme d'histogrammes de fréquence.

Figure 5

Diagramme de fréquence de la valeur du maximum de chlorophylle (C_m) dans le Pacifique tropical sud-ouest (PTSO), le Pacifique tropical est (PTE), et l'Atlantique tropical est (ATE). La moyenne indiquée est la moyenne géométrique. Le trait pointillé indique la position de la médiane. La distinction entre les deux diagrammes concernant le PTSO ou l'ATE est indiquée sur les figures 1 et 2.

Frequency distribution of the chlorophyll maximum value (C_m) in the south-west tropical Pacific (PTSO), the eastern tropical Pacific (PTE) and the eastern tropical Atlantic (ATE). The mentioned mean is the geometrical one. The dotted line indicates the median value. Points of difference between the two distributions concerning the PTSO and the ATE are shown in figures 1 and 2.



Les distributions obtenues pour le Pacifique tropical sud-ouest (PTSO) et pour l'Atlantique tropical est (ATE) ne sont pas unimodales. Dans le PTSO, les valeurs faibles de C_m correspondent aux campagnes menées avant 1970, au cours desquelles les mesures étaient faites au spectrophotomètre, à peu de niveaux, après des filtrations longues, toutes manipulations qui conduisent à une sous-estimation de C_m (Long, Cook, 1971) et seront reprises au cours de la discussion. C'est pourquoi il est présenté un second diagramme ne tenant pas compte des données antérieures à 1970. Dans l'ATE, la distribution s'étire très loin vers les valeurs élevées de C_m . Celles-ci correspondent principalement aux zones d'upwelling côtier et un autre diagramme est proposé n'en tenant pas compte (croisières 7209, 7307, 7402 au large de la Mauritanie et 7404 au large du Gabon écartées).

Il serait vain de se livrer à une étude statistique poussée sur des lots qui satisfont si peu aux exigences de base des statistiques, puisque les données, fruits de méthodologies différentes, peuvent être réputées non comparables. On se limitera donc à des notions très simples :

la médiane et la moyenne géométrique, notées figure 5. Ces deux paramètres statistiques donnent le même classement :

- PTSO (données postérieures à 1970) : C_m méd. = 0,68; C_m moy. = 0,66;
- ATE (toutes données) : C_m méd. = 0,58; C_m moy. = 0,66;
- PTSO (toutes données) : C_m méd. = 0,54; C_m moy. = 0,40;
- ATE (upwellings exclus) : C_m méd. = 0,44; C_m moy. = 0,45;
- PTE : C_m méd. = 0,43; C_m moy. = 0,42.

Profondeur du maximum de chlorophylle à chaque station (Z_m)

Les résultats sont présentés comme précédemment figure 6, sous forme d'histogrammes de fréquence. Les distinctions faites précédemment (antérieur ou postérieur à 1970 pour le PTSO, upwelling ou non pour l'ATE) ne s'imposent plus du tout ici, et ne sont données que par souci d'homogénéité.

Figure 6

Diagramme de fréquence de la profondeur du maximum de chlorophylle (Z_m) dans le Pacifique tropical sud-ouest (PTSO), le Pacifique tropical est (PTE) et l'Atlantique tropical est (ATE). La moyenne indiquée est la moyenne arithmétique. Le trait pointillé indique la position de la médiane. La distinction entre les deux diagrammes concernant le PTSO ou l'ATE est indiquée sur les figures 1 et 2.

Frequency distribution of the depth of the chlorophyll maximum (Z_m) in the south-west tropical Pacific (PTSO), the eastern tropical Pacific (PTE) and the eastern tropical Atlantic (ATE). The mentioned mean is the arithmetical one. The dotted line indicates the median value. Points of difference between the two distributions concerning the PTSO and the ATE are shown in figures 1 and 2.

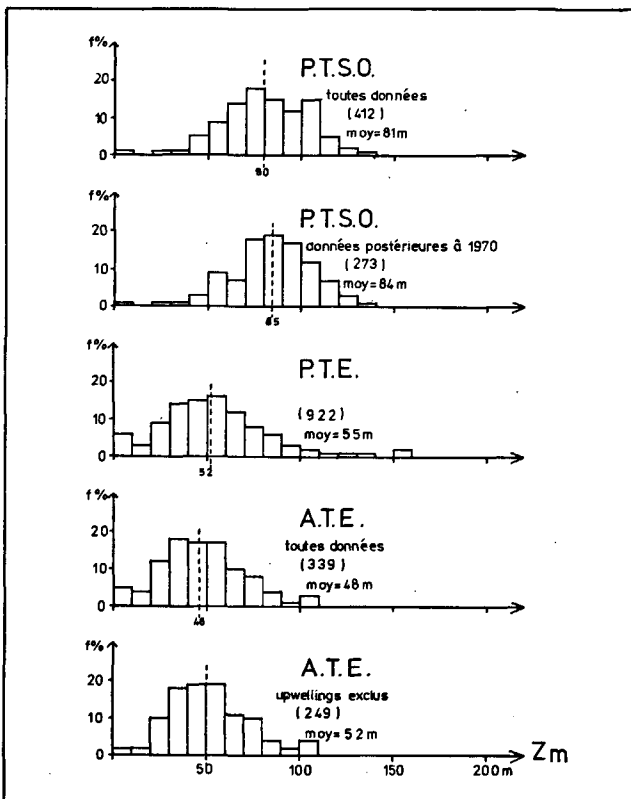
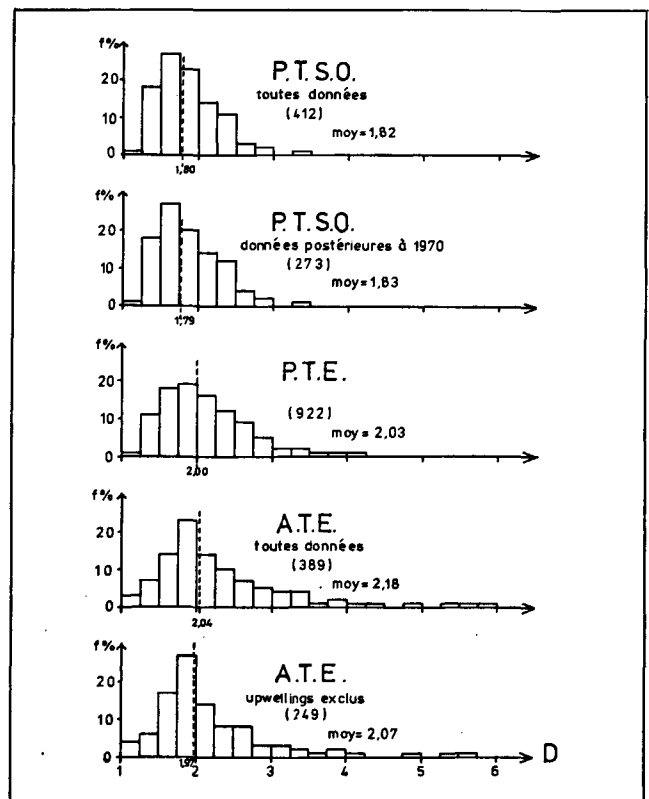


Figure 7

Diagramme de fréquence de la « dureté » (D, définie figure 4) des profils verticaux de chlorophylle dans le Pacifique tropical sud-ouest (PTSO), le Pacifique tropical est (PTE), et l'Atlantique tropical est (ATE). La moyenne indiquée est la moyenne géométrique. Le trait pointillé indique la position de la médiane. La distinction entre les deux diagrammes concernant le PTSO ou l'ATE est indiquée sur les figures 1 et 2.

Frequency distribution of the "hardness" (D, explained in figure 4) of the chlorophyll vertical profiles in the south-west tropical Pacific (PTSO), the eastern tropical Pacific (PTE) and the eastern tropical Atlantic (ATE). The mentioned mean is the geometrical one. The dotted line indicates the median value. Points of difference between the two distributions concerning the PTSO and the ATE are shown in figures 1 and 2.



Les valeurs moyennes ou médianes dans le PTE, ou l'ATE avec ou sans les zones d'upwelling (moyennes 55, 48 et 52 m, médianes 52, 46 et 50 m) diffèrent peu les unes des autres. Mais les valeurs de Z_m dans le PTSO sont nettement plus élevées (médiane : 80 m, moyenne = 81 m pour toutes les données, 85 m et 84 m pour les données postérieures à 1971). Cet enfoncement du maximum de chlorophylle quand on se déplace vers l'ouest n'est pas une surprise et a déjà été étudié par Anderson (1969) dans le Pacifique nord-ouest.

Dureté du profil de chlorophylle à chaque station (D)

Ici encore, les distinctions faites entre « avant » ou « après 1970 » pour le PTSO, ou entre « avec » ou « sans upwellings » pour l'ATE n'influent guère (fig. 7). Une légère augmentation de la dureté D lorsqu'on supprime les stations antérieures à 1970 dans le PTSO traduit certainement un meilleur échantillonnage de la couche euphotique lorsque les mesures au fluorimètre ont remplacé celles au spectrophotomètre : le fluorimètre permet de faire des mesures plus faciles, donc plus nombreuses, et l'augmentation du nombre de niveaux de prélèvement améliore les chances de trouver une valeur proche du maximum réel de chlorophylle. Il en résulte une augmentation de D. De même, dans l'ATE, la diminution de D lorsqu'on retire les zones d'upwelling vient du retrait des maximums de chlorophylle les plus élevés.

Sur les trois grandes zones concernées par cette étude, le PTSO présente les duretés des profils de chlorophylle les plus faibles : moyennes 1,82 et 1,83, médiane 1,80

et 1,79, alors que ces statistiques dans le PTE et l'ATE dépassent presque toutes 2. Dans l'ATE, D est calculé sur une couche épaisse de 100 m, contre $Z_i = 150$ m dans le Pacifique : dans l'équation $D = Z_i \times C_m / S_i$, S_i (qui représente la quantité de chlorophylle par unité de surface jusqu'à la profondeur Z_i) augmente avec Z_i . Mais les niveaux profonds s'appauvrissant en chlorophylle, S_i augmente moins vite que Z_i et D augmente donc lorsque Z_i augmente. Par conséquent, les duretés des profils de chlorophylle dans l'ATE, sont probablement sous-estimées par rapport à celles du PTE et du PTSO, et seraient les plus élevées.

Distribution géographique de C_m , Z_m , D et S_i dans le Pacifique tropical sud-ouest

La distribution des stations dans le PTSO (fig. 1) ne permet pas d'espérer aboutir à des conclusions aussi détaillées que Blackburn *et al.* (1970) et Owen et Zeitzschel (1970) dans la région couverte par Eastropac. Une couverture géographique à peu près satisfaisante n'a pu être réalisée qu'en amalgamant des saisons différentes, dont le cycle est très peu connu. Nous nous limiterons donc à des considérations très générales.

La figure 8 montre, par carré de 2° de côté, la répartition de C_m . Les aspects les plus marquants sont une large zone à l'ouest où C_m est supérieur à 0,67 mg/m³, et une zone centrée sur 5°S où on trouve les valeurs les plus faibles (moins de 0,56 mg/m³). La première est certainement due à l'échantillonnage : toutes les stations à l'ouest de 160°E proviennent d'une seule campagne, Foc 2, réalisée en juin-juillet 1971, et traduisent

Figure 8

Répartition des valeurs du maximum de chlorophylle (mg/m³) dans le Pacifique tropical sud-ouest (données postérieures à 1970). Dans chaque carré figure la moyenne des valeurs trouvées à toutes les stations effectuées dans ce carré.

Distribution of the chlorophyll maximum values (mg/m³) in the southwest tropical Pacific (stations performed later than 1970). The value shown in each square is the arithmetical mean of the values for all the stations in the square.

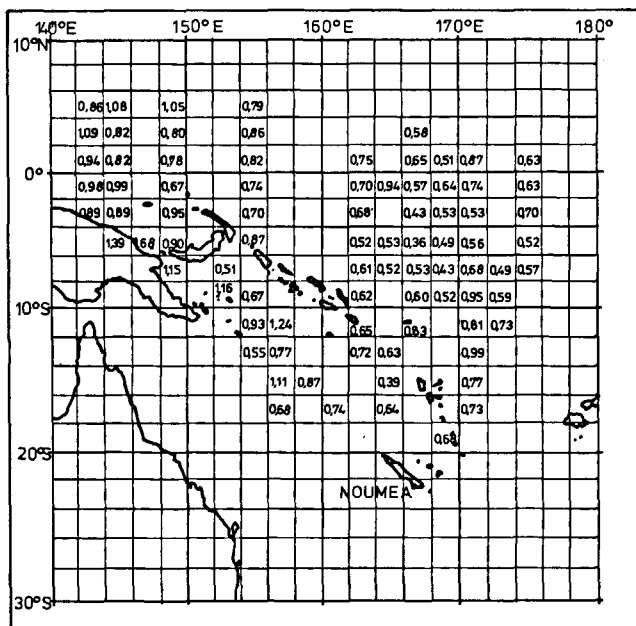
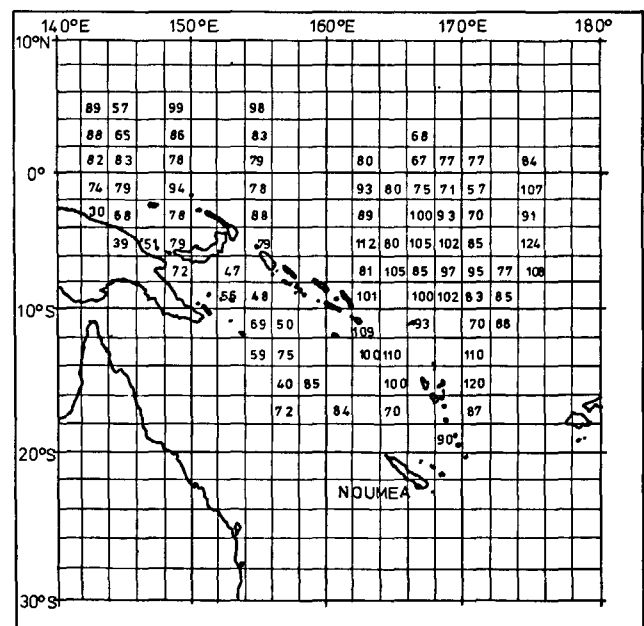


Figure 9

Répartition des profondeurs du maximum de chlorophylle (m) dans le Pacifique tropical sud-ouest (données postérieures à 1970). Dans chaque carré figure la moyenne arithmétique des valeurs trouvées à toutes les stations effectuées dans ce carré.

Distribution of the depth (m) at which C_m is obtained in the southwest tropical Pacific (stations performed later than 1970). The value shown in each square is the arithmetical mean of the values for all the stations in the square.



peut-être une situation inhabituelle ou saisonnière. La seconde zone correspond à la convergence hydrologique décrite par Oudot et Wauthy (1976) établie entre le courant équatorial et le contre-courant équatorial sud. Les autres structures mises en évidence par ces deux auteurs, c'est-à-dire les fortes teneurs au niveau de la divergence équatoriale, et au niveau du dôme thermique centré vers 10-12°S, sont estompées ici par un échantillonnage élargi à diverses saisons et années.

La répartition des Z_m moyens par carrés de 2° de côté (fig. 9) montre un peu mieux l'alternance des conditions lorsque, du nord au sud, on traverse la divergence équatoriale, la convergence, le dôme thermique vers 10°S, et à nouveau une convergence vers 15°S (Le Bourhis, Wauthy, 1969). On note en effet à l'est de 160°E que les maximums de chlorophylle sont à des profondeurs plus grandes vers 5°S et 14°S. Ceci constitue une confirmation de la description réalisée par Le Bourhis et Wauthy (1969) puisque les données utilisées figure 9 sont postérieures à 1969. A l'ouest de 160°E, un upwelling le long des côtes de Nouvelle-Guinée (Wauthy, 1973) rapproche le maximum de chlorophylle de la surface et modifie la zonation ci-dessus.

Quant à la dureté (fig. 10), les valeurs les plus élevées semblent se répartir à la périphérie. Mais l'interprétation de ce paramètre est ambiguë puisque les valeurs élevées peuvent correspondre aussi bien à des eaux où la couche favorable à l'installation d'un maximum de chlorophylle est très étroite, qu'à des maximums de chlorophylle très développés atteignant des valeurs élevées. De plus, du fait d'un choix plus ou moins heureux des profondeurs de prélèvement, C_m est sous-

estimé de façon variable, et il en résulte une forte variabilité sur D, peu importante si on considère l'ensemble de la distribution, (fig. 7) mais très gênante pour comparer des groupes de quelques stations seulement.

La répartition des valeurs intégrées jusqu'à 150 m est donnée figure 11. On note une ressemblance assez poussée avec la répartition de C_m donnée figure 8 : $r = 0,81$ pour les 83 carrés comportant des stations, les exceptions les plus marquantes correspondant aux duretés extrêmes.

DISCUSSION

Des résultats ci-dessus, les fortes valeurs du maximum de chlorophylle, C_m , dans le Pacifique tropical sud-ouest constituent le plus surprenant : en effet, si on reporte les trois zones échantillonnées (fig. 1, 2 et 3) sur la carte de production primaire publiée dans l'atlas Fao des ressources biologiques des mers (Anonyme 1972) et si on fait une rapide planimétrie de ces trois zones, on obtient pour chaque intervalle de production primaire les résultats suivants :

	PTSO	PTE	ATE
+ de 500 mgC/m ² /j	0	2%	20%
250 à 500 mgC/m ² /j	0	16%	20%
150 à 250 mgC/m ² /j	3%	19%	18%
100 à 150 mgC/m ² /j	44%	29%	15%
- de 100 mgC/m ² /j	53%	34%	27%

Figure 10

Répartition des « duretés » des profils de chlorophylle (définition figure 4) dans le Pacifique tropical sud-ouest (données postérieures à 1970). Dans chaque carré figure la moyenne arithmétique des valeurs trouvées à toutes les stations effectuées dans ce carré.

Distribution of the "hardness" of the chlorophyll vertical profiles (see definition in figure 4) in the south-west tropical Pacific (stations performed later than 1970). The value shown in each square is the arithmetical mean of the values for all the stations in the square.

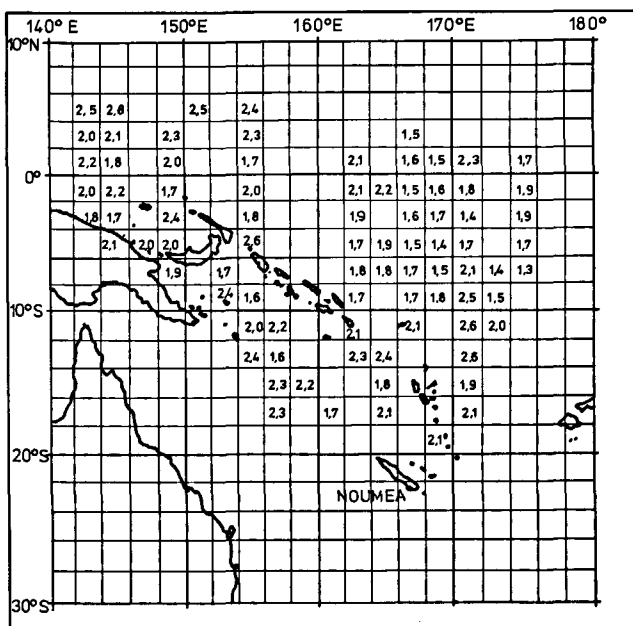
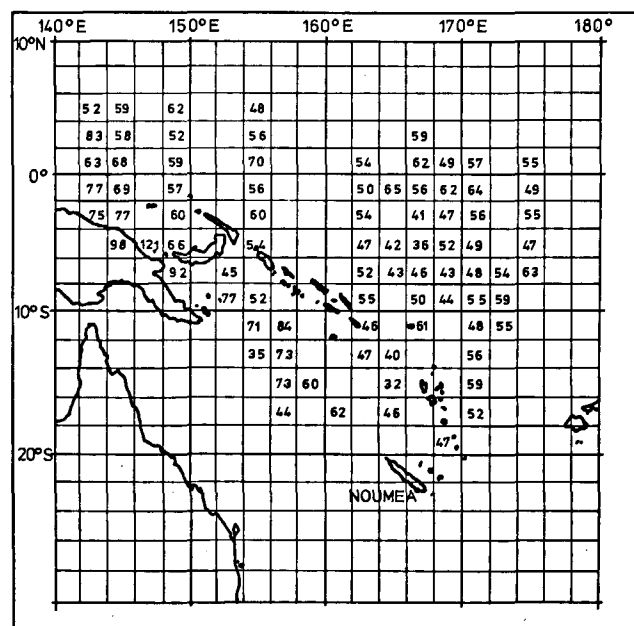


Figure 11

Répartition des quantités de chlorophylle (mg/m²) entre 0 et 150 m dans le Pacifique tropical sud-ouest (données postérieures à 1970). Dans chaque carré figure la moyenne arithmétique des valeurs trouvées à toutes les stations effectuées dans ce carré.

Distribution of the amounts of chlorophyll (mg/m²) between 0 and 150 m in the south-west tropical Pacific (stations performed later than 1970). The value shown in each square is the arithmetical mean of the values for all the stations in the square.



Le Pacifique tropical sud-ouest y apparaît comme la région la plus pauvre, alors qu'on a vu au chapitre précédent que les C_m y étaient les plus élevés.

Jitts (1965) publie des profils verticaux moyens de chlorophylle « a »; les zones qu'il désigne par « D » et « E », et qui correspondent au sud-ouest de la région étudiée ici présentent des valeurs de C_m de l'ordre de 0,18 et 0,13 mg/m³. Kouzmina (1975) entre 6°N et 10°S, et 162°E et 178°W, en été austral 1970-1971, trouve aussi des concentrations en chlorophylle très faibles et ses données permettent de calculer un C_m moyen égal à 0,17 mg/m³. Koblents-Mishke *et al.* (1971) trouvent dans la région comprise entre la Nouvelle Calédonie, la Nouvelle-Guinée, et l'équateur, à quatre « polygones » (stations répétées dans une zone restreinte) les quantités suivantes de chlorophylle « a » + phéophytine entre 0 et 150 m : 6,5; 13,2; 17,4 et 56 mg/m². Ces valeurs sont beaucoup plus faibles que celles acquises à partir de Nouméa (fig. 11), et ce d'autant plus que la somme chlorophylle + phéophytine est supérieure à la chlorophylle « a » mesurée au moyen des équations trichromatiques. Les valeurs de C_m à ces quatre polygones appellent les mêmes remarques. Une seule valeur, 56 mg/m², pourrait prendre place figure 11; elle provient d'une baie eutrophique de l'île Bougainville (Nouvelle-Guinée). Enfin, au voisinage de l'équateur, Taniguchi (1972) rapporte des concentrations en chlorophylle en surface assez élevées (0,25 et 0,37 mg/m³). Mais les profils verticaux qu'il publie permettent d'estimer deux maximums de chlorophylle égaux à 0,80 et 0,13 mg/m³, seul le premier pouvant facilement prendre place sur la figure 8.

Il semble bien en fait que l'évolution des techniques de mesures au cours des dernières années (surtout la généralisation de l'emploi du fluorimètre) se soit traduite par une très forte augmentation des résultats des mesures. L'augmentation des C_m (moyenne géométrique) dans le Pacifique tropical sud-ouest lorsqu'on ne tient plus compte des mesures antérieures à 1970 (au spectrophotomètre) le confirme : on passe en effet de $C_m^- = 0,48$ à $C_m^- = 0,66$. Comme dans le même temps, on passe de 412 à 273 données, on peut écrire :

$$273 \text{ Log } 66 + (412 - 273) \text{ Log } X = 412 \text{ Log } 48.$$

On en tire $X = 26$

c'est-à-dire C_m (avant 1970) = 0,26 mg/m³.

On est donc passé dans la même région, avec la même équipe de travail, de 0,26 à 0,66 mg/m³; les mêmes filtres (Millipore HA) ont pourtant été utilisés avant et après 1970. L'échantillonnage peut en cela avoir joué un certain rôle : on retrouve rarement les mêmes conditions quand on revient dans une zone de travail, et les fortes valeurs de C_m observées au nord de la Nouvelle-Guinée (fig. 8), et qui ont un poids indéniable dans le bilan global, sont toutes postérieures à 1970 (elles proviennent d'une seule campagne : Foc 2). Il est certain aussi que l'allègement du travail à bord des navires rendu possible par l'usage de la fluorescence a permis de multiplier les profondeurs d'échantillonnage, et donc de mieux approcher la vraie valeur de C_m . Il semble tout de même indéniable que sur le même échantillon,

une méthode plus sensible donne des résultats plus élevés. Humphrey et Wootton (1966), attribuent aux filtres Millipore utilisés dans le PTSO une efficacité supérieure à celle des filtres Whatman GF/C employés dans l'ATE et le PTE. Mais il ne semble pas que ce soit là une cause importante des fortes concentrations en chlorophylle mesurées dans le PTSO. La durée des filtrations introduit elle aussi une variabilité (Long, Cook, 1971) qui, dans le cas des mesures antérieures ou postérieures à 1970 dans le PTSO, est considérable. Cette durée des filtrations est rarement indiquée avec les résultats publiés; mais il est probable que la rapidité supérieure des filtres Whatman en fibre de verre compense leur moindre efficacité lorsqu'on les compare aux filtres Millipore.

Entre la prise d'eau à la mer et la mesure proprement dite, interviennent plusieurs opérations qui ne peuvent en aucun cas « fabriquer » de la chlorophylle, mais plutôt la détruire. Les valeurs les plus élevées sont donc les plus proches de la vérité. Où se situent dans cette approche les cinq lots de données présentés figure 5 ? La question est délicate et il vaut mieux l'é luder en reconnaissant que le classement établi sur les valeurs du maximum de chlorophylle, C_m , p. 140, est très incertain. Il l'est aussi lorsqu'on considère d'un côté, l'étendue des trois zones (fig. 1. 2. 3), la variabilité saisonnière, même en zone tropicale. (Owen, Zeitzschel 1970, Berrit 1958), et la variabilité inter-annuelle, et de l'autre seulement 1 663 stations programmées en fonction d'objectifs tout autres. Il permet toutefois d'affirmer que le Pacifique tropical sud-ouest n'est pas une région aussi pauvre que le laisse supposer la carte de production primaire publiée dans l'Atlas Fao des ressources biologiques des mers.

Le Bourhis et Wauthy (1969), à partir des données antérieures à 1970 utilisées ici pour le PTSO, signalent la prédominance de la divergence équatoriale en ce qui concerne la production primaire de la région. Le rôle justement souligné de cette divergence doit toutefois être tempéré par la remarque suivante : c'est seulement dans le cas où ces auteurs se limitent à la couche 0-50 m que la zone équatoriale apparaît nettement plus riche en chlorophylle. Cette limite fixée à 50 m introduit un artefact puisque c'est surtout lorsque la couche du maximum de chlorophylle remonte et déborde sur la couche 0-50 m que la teneur en chlorophylle y devient élevée. Quoique subsistant lorsqu'on passe à la couche 0-200 m, la différence entre la zone équatoriale et les autres devient en effet très faible. Wauthy (1973) réaffirme le rôle prépondérant (voire même unique) de l'upwelling équatorial d'après les données de « Foc 2 » au nord de la Nouvelle-Guinée, données qui, nous l'avons vu (fig. 8) présentent des C_m très élevés sans qu'on puisse y discerner une quelconque organisation à partir de la zone équatoriale. Oudot et Wauthy (1976) ajoutent à ce schéma une deuxième zone très nette d'enrichissement au niveau du dôme thermique centré vers 10°S entre le contre-courant équatorial sud et le courant équatorial sud.

Upwelling équatorial et dôme thermique à 10°S sont sûrement des éléments importants dans la dynamique de la production primaire dans le PTSO. Mais leur rôle

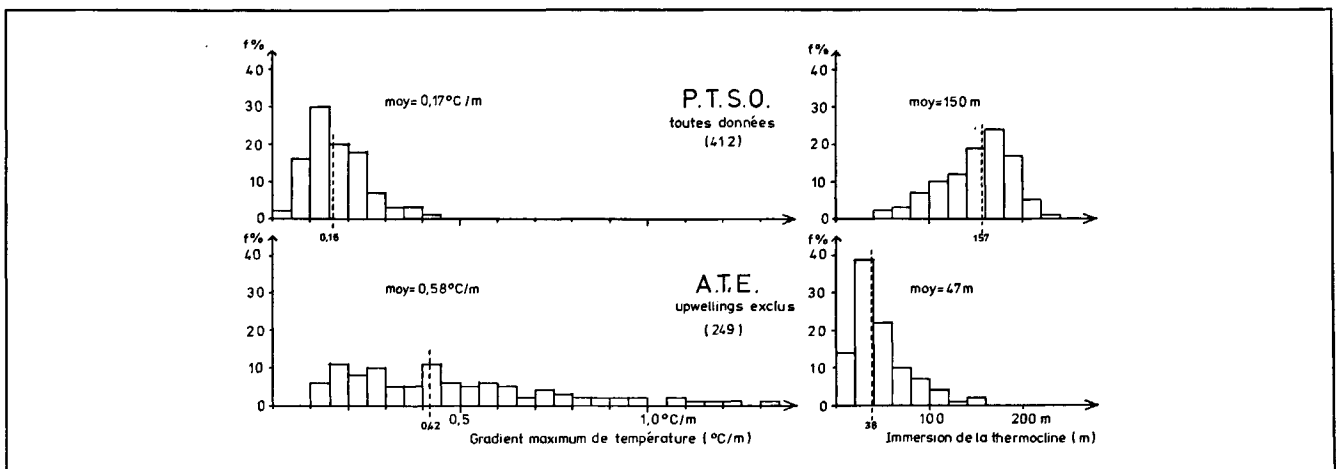


Figure 12

Diagrammes de fréquence de deux caractéristiques de la thermocline dans le Pacifique tropical sud-ouest (PTSO) et l'Atlantique tropical est (ATE). Le gradient maximal de température est calculé à partir des couples température-profondeur disponibles. L'immersion de la thermocline est l'immersion du point qui surmonte ce gradient. Les moyennes indiquées sont les moyennes arithmétiques. Les traits pointillés indiquent les valeurs médianes.

Frequency distributions of two characteristics of the thermocline in the south-west tropical Pacific (PTSO) and in the eastern tropical Atlantic (ATE). The maximum temperature gradient is calculated from available depth-temperature pairs. The depth of the thermocline is the depth of the upper point limiting this maximum gradient. The mentioned means are the arithmetical ones. The dotted lines indicate the median values.

n'apparaît pas d'une manière absolument évidente dans les répartitions géographiques (fig. 8, 9, 10, 11) qui restent assez uniformes en dépit de ces phénomènes physiques. Les moyennes présentées sur ces figures introduisent peut-être un certain lissage, dû à des déplacements dans l'espace, et à des variations dans le temps, de ces remontées d'eau profonde.

La comparaison des thermoclines dans l'ATE et le PTSO offre des compléments d'interprétation (fig. 12) : la couche homogène en température (et, généralement, épuisée en sels nutritifs) est beaucoup plus épaisse dans le PTSO (moyenne 150 m, médiane 157 m) que dans l'ATE, upwelling exclus (47 m et 38 m respectivement). La lumière qui parvient aux couches pourvues en sels nutritifs dans le PTSO est donc moins intense que dans l'ATE, même si on considère une pénétration lumineuse meilleure. Cet aspect est défavorable à la production primaire. En revanche, les gradients de température (dont dépendent étroitement les gradients de densité) sont très faibles dans le PTSO (moyenne 0,17°C/m, médiane 0,16°C/m) alors qu'ils sont élevés dans l'ATE upwelling exclus (moyenne 0,48°C/m, médiane 0,42°C/m). Cette faible stratification verticale dans le PTSO permet (ou reflète) des échanges verticaux importants, et par conséquent un apport possible de sels nutritifs. Facteur défavorable lorsque la couche homogène est beaucoup plus épaisse que la couche euphotique (Sverdrup, 1953), favorable lorsque les sels nutritifs manquent et qu'elle peut en amener, l'instabilité verticale joue vis-à-vis de la production primaire un rôle ambigu et mal connu parce que difficile à aborder sous son aspect physique. La relative richesse du PTSO tendrait à montrer que les aspects favorables à la production primaire l'emportent sur les aspects défavorables. C'est un point très important dans l'écologie de la thermocline mais les connaissances manquent encore et cette étude n'a pas la prétention d'y répondre. Contentons-nous de relever le fait que, dans l'ATE,

le maximum de chlorophylle est au-dessous de la thermocline, alors que dans le PTSO, il est au-dessus (fig. 6 et 12).

Les faibles gradients verticaux de température dans le PTSO peuvent être expliqués par des tensions de vent généralement fortes dans cette région de l'océan. Les multiples îles qui la parsèment sont aussi une cause de turbulence, et le rôle de ces îles sur la production primaire a déjà été mis en évidence (Gilmartin, Revelante, 1974). Il n'est pas douteux que les multiples îles situées à l'ouest de 135°W constituent une particularité importante de cette région, et les études futures de la production primaire devront, semble-t-il, en tenir compte.

CONCLUSIONS

La comparaison de la production primaire de régions océaniques éloignées, à partir de données disparates obtenues par des équipes différentes, dans des buts ou dans un esprit qui, souvent, ne sont pas les mêmes, ne peut donner que des résultats imprécis. Le choix des paramètres retenus ici pour cette comparaison a été effectué afin de limiter les conséquences de cette imprécision; ainsi, la chlorophylle « a », sans distinction entre chlorophylle « a » « active » et phéophytine, qui peut être calculée à partir des résultats généralement publiés, est apparue la plus sûre. C'est aussi la donnée la plus abondante.

Il est tout de même apparu que les valeurs les plus récentes étaient généralement plus fortes que les données anciennes, comme si les progrès techniques, allant dans le sens de la simplification des méthodes, entraînaient moins de pertes au cours des manipulations.

Si l'on ne peut conclure avec certitude que le Pacifique tropical sud-ouest est plus riche en chlorophylle que le Pacifique tropical est ou que l'Atlantique tropical est, on peut du moins affirmer que, contrairement à une idée très répandue, c'est une région où les teneurs en

chlorophylle sont élevées : les concentrations maximales en chlorophylle à chaque profil y sont fortes et ce fait est renforcé par la faible « dureté » de ces profils, ces deux propriétés associées entraînant de très fortes teneurs en chlorophylle par unité de surface.

Les maximums de chlorophylle dans le PTSO sont d'autre part situés à une grande profondeur, et surmontent une thermocline à faible gradient, alors que dans l'ATE, ils sont situés sous une thermocline à fort gradient. Ceci suggère que la diffusion verticale des sels nutritifs tient une place importante, et le rôle des multiples « sillages » engendrés par les îles de cette région est probablement à envisager.

REFERENCES

- Anderson G. C., 1969. Subsurface chlorophyll maximum in the northeast Pacific Ocean, *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 3, 386-391.
- Anderson G. C., Banse K., 1965. Chlorophylls in marine phytoplankton: correlation with carbon uptake, *Deep-Sea Res.*, **12**, 531-533.
- Anonyme, 1972. Atlas des ressources biologiques des mers. Département des pêches de la Fao, Rome. i-vii, 1-19, 62 cartes.
- Berrit G. R., 1958. Les saisons marines à Pointe Noire, *Bull. Inform. Coec.*, **10**, 6, 335-360.
- Blackburn M., Laurs R. M., Owen R. W. Jr, Zeitzschel B., 1970. Seasonal and areal changes in standing stocks of phytoplankton, zooplankton, and micronekton in the eastern tropical Pacific, *Mar. Biol.*, **7**, 1, 14-31.
- Brylinsky M., Mann K. H., 1973. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs, *Limnol. Oceanogr.*, **18**, 1, 1-14.
- Gilmartin M., Revelante N., 1974. The "island mass" effect on the phytoplankton and primary production of the Hawaiian Islands, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **16**, 181-204.
- Holm-Hansen O., Lorenzen C. J., Holmes R. W., Strickland J. D. H., 1965. Fluorometric determination of chlorophyll, *J. Cons. perm. Int. Explor. Mer.*, **30**, 1, 3-15.
- Humphrey G. F., Wootton M., 1966. Comparison of the techniques used in the determination of phytoplankton pigments. In: Determination of photosynthetic pigments in sea-water, *Unesco Monogr. Oceanogr. Methodol.*, **1**, 37-63.
- Jitts H. R., 1965. The summer characteristics of primary productivity in the Tasman and Coral seas, *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **16**, 2, 151-162.
- Koblents-Mishke O. I., Tsvetkova A. M., Gromov M. M., Paramonova L. I., 1971. Primary production and chlorophyll "a" in the west Pacific. In: Life activity of pelagic communities in the ocean tropics, Vinogradov ed., traduction en 1973 par : Israel program for scientific translations, Wiener Bindery ltd, Jerusalem.
- Koblents-Mishke O. I., Volkovinsky V. V., Kabanova Yu G., 1970. Plankton primary production of the world océan., *Scor sympos. Sci. Explor. South Pacific*, edited by W. S. Wooster, Washington DC, 183-193.
- Kouzmina A. N., 1975. « Composition des pigments planctoniques dans le Pacifique tropical ouest ». *Rech. hydrobiol. ocean Pacifique et mer du Japon. Trudy Tikookean. okeanol. Inst. (Vladivostock)*, **9**, 28-46 (en Russe).
- Le Bourhis J., Wauthy B., 1969. Quelques aspects de la distribution de la production primaire le long du méridien 170°E entre 20°S et 5°N, *Cah. Orstom, Sér. Océanogr.*, **7**, 4, 83-93.
- Long E. B., Cook G. D., 1971. A quantitative comparison of pigment extraction by membrane and glass fiber filters, *Limnol. Oceanogr.*, **16**, 6, 990-992.
- Longhurst A. R., 1976. Interactions between zooplankton and phytoplankton profiles in the eastern tropical Pacific Ocean, *Deep-Sea Res.*, **23**, 8, 729-754.
- Lorenzen C. J., 1966. A method for continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration, *Deep-Sea Res.*, **13**, 223-227.
- Lorenzen C. J., 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations, *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 2, 343-346.
- Oudot C., Wauthy B., 1976. Upwelling et dôme dans le Pacifique tropical occidental : distributions physicochimiques et biomasse végétale. *Cah. Orstom, Sér. Océanogr.*, **14**, 1, 27-48.
- Owen R. W. Jr., Zeitzschel B., 1970. Phytoplankton production: seasonal changes in the oceanic eastern tropical Pacific, *Mar. Biol.*, **7**, 1, 32-36.
- Parsons T. R., Strickland J. D. H., 1963. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids, *J. Mar. Res.*, **21**, 3, 155-163.
- Rothschild B. J., 1974. Fishery potential from the oceanic regions. In: The biology of the Oceanic Pacific; Proc. 33rd AA. Biol. Colloquium, edited by C. B. Miller, Oregon state univ. Press, 95-106.
- Ryther J. H., 1969. Photosynthesis and fish production in the sea, *Science*, Wash., **166**, 3901, 72-76.
- Ryther J. H., Yentsch C. S., 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data, *Limnol. Oceanogr.*, **2**, 3, 281-286.
- Steele J. H., Baird I. E., 1961. Relations between primary production, chlorophyll, and particulate carbon, *Limnol. Oceanogr.*, **6**, 1, 68-78.
- Steele J. H., Yentsch C. S., 1960. The vertical distribution of chlorophyll. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **39**, 217-226.
- Strickland J. D. H., Parsons T. R., 1968. A practical handbook of sea water analysis, *Fish. Res. Board Canada, Bull.*, **167**, 311 p.
- Sverdrup H. V., 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton, *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, **18**, 3, 287-295.
- Taniguchi A., 1972. Geographical variation of primary production in the western Pacific Ocean and adjacent seas with reference to the inter-relations between various parameters of primary production, *Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, **19**, 1/2, 1-34.
- US-NOAA-NMFS, 1970-1975. Eastropac Atlas, vol. 2.4.6.8.10, Circular 330, Washington, D.C.
- Voituriez B., Dandonneau Y., 1974. Relations entre la structure thermique, la production primaire, et la régénération des sels nutritifs dans le dôme de Guinée, *Cah. Orstom, Sér. Océanogr.*, **12**, 4, 241-255.
- Wauthy B., 1974. Phytoplankton and circulation north of New Guinea in summer 1971, Proc. 3rd Csk Symposium, Bangkok, Thailand, 1973.