

7

PHYTOPLANCTON ESTIVAL DE LA MER DU LEVANT, BIOMASSE ET FACTEURS LIMITANTS.

B.R.BERLAND*, Z.P. BURLAKOVA**, L.V. GEORGIEVA**,
M. IZMESTIEVA**, VI. KHOLODOV**, D.K. KRUPATKINA**,
MAESTRINI S.Y.***, V.E. ZAIKA**

* Centre d'Océanologie de Marseille,
Station marine d'Endoume, 13007 MARSEILLE (FRANCE)

** Institute of Biology of South Seas
Academy of Sciences YCCP, Sevastopol (URSS)

*** Centre de Recherche en Ecologie Marine et Aquaculture (CREMA)
L'Houmeau, Case 5, 17137 NIEUL-sur-MER (FRANCE)

RESUME - Durant l'été 1983, une campagne a été effectuée en mer du Levant, (Méditerranée orientale) afin d'étudier la biomasse phytoplanctonique, sa distribution verticale et de rechercher les mécanismes de sa limitation. Durant cette saison, une forte stratification des eaux est observée : la thermocline est située entre 10 et 30 m. Jusqu'à 100 m, les valeurs des nitrates restent faibles de $2 \mu\text{g at. l}^{-1}$, les phosphates le sont également avec un maximum de $0,1 \mu\text{g at. l}^{-1}$. A 300 m, le rapport N/P se situe entre 37 et 40, reflétant une pauvreté plus grande de ces eaux en phosphore. Les teneurs faibles en chlorophylle a de $0,09 \mu\text{g. l}^{-1}$ pour la couche homogène superficielle de 50 m et de $0,36 \mu\text{g. l}^{-1}$ au maximum, classent cette mer parmi les zones marines les plus oligotrophes connues. L'essentiel de la biomasse phototrophe est constitué de nano et picoplancton, le picoplancton représentant à lui seul plus de 60 % de la chlorophylle a. Le maximum de chlorophylle se trouve situé à une profondeur égale ou supérieure à celle du 1 % de l'éclairement de surface (80-120 m), au niveau de la nitracline. Il ne coïncide pas avec la couche maximale de l'index de capacité photochimique située entre 20 et 50 m. Les tests biologiques effectués sur les populations naturelles de ce bassin montrent que le phosphore est le premier élément limitant la biomasse, suivi très rapidement par l'azote. Néanmoins, l'apport simultané de ces deux éléments n'induisant pas de croissance, on constate un rôle essentiel du manganèse dans le contrôle de la croissance phytoplanctonique dans ces eaux ultraoligotrophes.

Les auteurs s'interrogent sur la signification de ce maximum profond de chlorophylle a et sur les mécanismes physiologiques qui lui permettent de se maintenir.

ABSTRACT - Phytoplankton biomass has been studied in the Levant Sea (Eastern Mediterranean) during summer 1983 in order to picture its vertical distribution as well as its limitation mechanisms. At the time of the oceanographic cruise, a distinct seawater stratification is observed (thermocline by 10 to 30 m deep). Down to 100 m deep, N-NO₃ are low (from 2 to 4 $\mu\text{g at. l}^{-1}$), P-PO₄ concentration also are low (less than $0,1 \mu\text{g at. l}^{-1}$). By 300 m deep, the N/P ratio range is 37 to 40, which reflects the poorness of the seawater. The observed Chlorophyll a concentrations

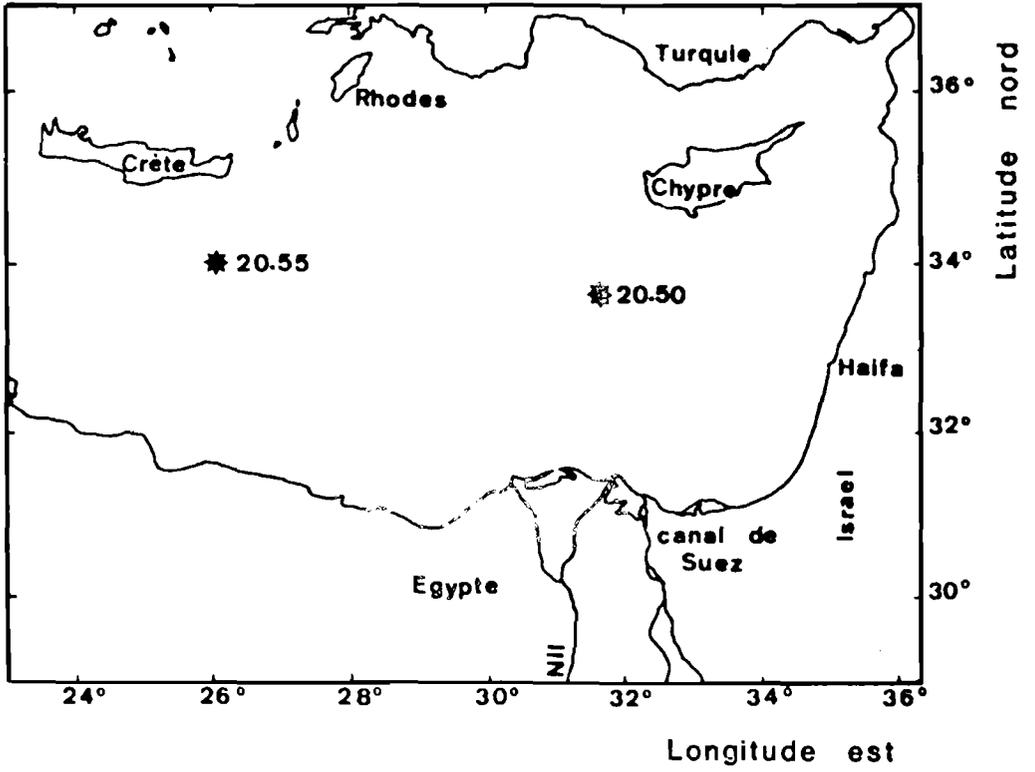


Figure 1 - Localisation des stations étudiées

(0,09 $\mu\text{g. l}^{-1}$ in the 50 m superficial, homogeneous layer and less than 0,36 $\mu\text{g. l}^{-1}$ below) allow the ranking of the Levant Sea among the most oligotrophic marine areas. The bulk of the phototrophic biomass is represented by nano and picoplankton, the later yielding more than 60 % of the observed Chlorophyll a concentrations. The Chlorophyll a maximum concentration is found at a depth which is equal or superior to that of the 1 % threshold of the surface enlightening (80 to 120 m), at the same level as the nitracline. The Chlorophyll a maximum does not coincide with the layer where the photochemical capacity index is maximal (20 to 50 m deep). Biological tests carried out on the natural populations of the Basin show that P is the first biomass limiting element and that N is the second. The simultaneous input of P and N, however, is not sufficient to induce growth ; this suggest that Mn has an essential role in the phytoplanktonic growth in this ultraoligotrophic water. Discussion deals with the signification of the deep Chlorophyll a maximum and with the physiological processes allowing it to last.

INTRODUCTION

Dans la revue de 1973 sur la production primaire en Méditerranée, Sournia mentionnait une répartition très clairsemée des données et signalait une double hétérogénéité dans cette distribution : “une inégalité géographique : situation privilégiée du bassin occidental par rapport au bassin oriental” et “une inégalité océanographique : situation privilégiée du domaine néritique par rapport au domaine océanique”.

Plus de dix ans après cette synthèse, l'état des données a peu évolué. Certes, quelques travaux sur le phytoplancton du bassin méditerranéen ont été réalisés depuis cette date, mais ils concernent essentiellement les eaux côtières : grecques de la mer Egée (Ignatiades, 1976, 1977), libanaises (Lakkis et Lakkis, 1980), israéliennes (Kimor et Wood, 1975 ; Berman *et al.*, 1984), égyptiennes (Dowidar, 1976, Halim *et al.*, 1980 ; Dowidar et Moustafa, 1983) de la mer du Levant. Par ailleurs, bon nombre de ces résultats sont d'ordre taxinomique et mettent l'accent sur les changements survenus à la suite de la construction du barrage d'Assouan : arrêt de l'eutrophisation régulière par les eaux du Nil, accélération de la migration d'espèces indo-pacifiques (Dowidar, 1976 ; Kimor, 1983), la “barrière de salinité” entre la mer Rouge et la Méditerranée étant abaissée.

Globalement, les eaux méditerranéennes sont connues pour leur extrême oligotrophie, s'accroissant de l'Ouest vers l'Est, si l'on considère les teneurs en sels nutritifs. Mais, paradoxalement, on constate une production primaire modérée, situation provoquée par des conditions hydrologiques particulières caractérisées par des processus de convection verticale thermohaline et un rapide recyclage des eaux (Wüst, 1961 ; Medoc Group, 1970).

En mer du Levant, les seuls travaux concernant la production primaire se résument à ceux, déjà anciens, réalisés par Oren (1962, 1969, 1970) à une station côtière non loin d'Haïfa et à ceux, plus récents, de Dowidar et Moustafa (1983) et Berman *et al.* (1984). Seules quelques stations de ce dernier travail sont franchement océaniques.

Pendant les années 1962-1967, la production moyenne a été estimée entre 27 et 45 $\text{g C m}^{-2} \text{an}^{-1}$ pour des eaux côtières, ce qui représente, comme le fait remarquer Kimor (1983), 50 à 60 % seulement de la production primaire estimée pour le bassin occidental. Ces résultats font classer cette mer dans la première ou

deuxième catégorie des régions définies par Koblenz-Mishke et al. (1970) correspondant respectivement à une production inférieure à $0,1 \text{ g C m}^{-2} \text{ jour}$ ou comprise entre 0,10 et 0,15. Ces données obtenues pour des eaux côtières et pour certaines d'entre elles avant le barrage d'Assouan, laissent prévoir des valeurs encore plus faibles pour les eaux hauturières de la mer du Levant.

La remarque de Sournia (1973) reste donc encore valable "bien que cela puisse paraître aujourd'hui anachronique, nous avons encore besoin de véritables "croisières d'exploration" en Méditerranée. Des réseaux de stations ou des coupes doivent être effectués aux deux saisons opposées (fin de l'hiver, milieu de l'été) dans les régions suivantes ..." et Sournia de citer, entre autres, "la totalité du bassin oriental".

La mission franco-soviétique, effectuée à bord du N.O. "Prof. Vodianitsky" à l'été 1983, avait pour but ce combler en partie cette lacune. Le principal objectif de la mission était d'étudier la répartition verticale de la biomasse phytoplanctonique et d'en rechercher les mécanismes de sa limitation. Dans ce but, des méthodes océanographiques classiques (température, salinité, éléments nutritifs, biomasse phytoplanctonique) ont été employées. Mais, afin de préciser l'importance relative des éléments nutritifs qui interviennent dans la qualité des eaux, nous avons également adopté une méthode biologique, fondée sur l'estimation de la croissance des populations naturelles des eaux testées, différenciellement enrichies. Par ailleurs, le fonctionnement des écosystèmes oligotrophes fait l'objet à l'heure actuelle d'un grand débat international. Plusieurs hypothèses ont été avancées et demandent à être vérifiées afin d'établir des modèles conceptuels des flux de C entre le plancton autotrophe et hétérotrophe (Eppley, 1980 ; Goldman, 1980). Les résultats obtenus au cours de cette mission, en mer Levant, qui peut être considérée comme un modèle réduit d'océan oligotrophe, apportent aussi une contribution modeste à ce débat.

MATERIEL ET METHODES

Localisation des stations

En Méditerranée orientale, la circulation de surface a une direction cyclonique générale. Trois régions cycloniques ont été nettement individualisées par Dzhioyev et Drozdov (1977) : la première au sud-ouest de la Crète, la seconde dans la partie centrale du bassin entre Chypre, la Crète et les côtes turques, la troisième dans le sud-est du bassin, au large des côtes égyptiennes et israéliennes. Une région anticyclonique est également connue, le long des côtes africaines entre la Crète et l'Afrique. Au delà de 500 m, de profondeur, le schéma de circulation générale est représenté par un seul grand bassin cyclonique.

La circulation cyclonique engendre des zones de divergences et les conditions hydrométéorologiques particulières qui se développent dans le nord-est du bassin du Levant créent une circulation verticale hivernale jusqu'à 150-200 m. Dans l'ensemble, ces derniers phénomènes sont de faible ampleur (Ovtchinnikov, 1984) aussi bien dans le temps que dans l'espace (plusieurs dizaines de milles, quelques jours fin février, début mars).

La campagne en mer du Levant a duré du 7 juin au 5 juillet 1983, période estivale où une grande stabilité des eaux est observée. Deux stations ont été étudiées, les stations 20.50 ($\varphi = 33^{\circ}30' \text{ N}$; $G = 31^{\circ}30' \text{ E}$) et 20.55 ($\varphi = 34^{\circ}00' \text{ N}$; $G = 26^{\circ}00' \text{ E}$). Elles se situent sur le pourtour de zones cycloniques, au niveau de lignes de divergences. (Fig.1).

La durée d'étude pour chaque station a été respectivement 9 jours pour la 20.50 et de 14 jours pour la 20.55. Avant l'étude de chaque station fixe, il a fallu s'assurer que l'on se trouvait dans une structure stable dans l'espace. Dans ce but, plusieurs profils verticaux localisés en croix autour de chaque station et délimitant une superficie d'environ 75 km ont été étudiés : des mesures de température, salinité et fluorescence *in vitro* ont été effectuées.

Mesures physiques et chimiques

La température et la salinité ont été mesurées au moyen d'une sonde "Istok". Les échantillons d'eau ont été récoltés à l'aide d'une bouteille non métallique de 100 litres ("Bathomètre B - 100"). Les teneurs en phosphates, nitrites, nitrates et silicates ont été analysées manuellement suivant Strickland et Parsons (1972).

Paramètres biologiques

La biomasse algale *in situ* a été déterminée au moyen de la teneur en chlorophylle a extraite par l'acétone, analysée par spectrophotométrie, et calculée d'après les nouvelles équations de Jeffrey et Humphrey (1975) ou par fluorimétrie (Holm-Hansen et al. 1965). Les phaeopigments ont été déterminés par fluorimétrie après acidification des extraits. Les échantillons (entre 7 et 10 l.) avaient été filtrés au préalable sur filtre GF/C en fibre de verre.

Sur certains échantillons, des filtrations différentielles ont été effectuées sur filet de nylon de maille 10 μm , puis sur filtre Nuclepore de porosité 3 μm , afin de déterminer la part du nano et du picoplancton dans la biomasse chlorophyllienne.

La capacité photosynthétique des populations a été estimée en mesurant la fluorescence *in vivo* (Lorenzen, 1966) avec un fluorimètre Turner "111", porté à haute sensibilité, avant et après addition de l'inhibiteur photosynthétique le DCMU employé à la concentration finale de 10 M (Samuelson et Oquist, 1977). A partir de ces deux valeurs, nous avons calculé l'index de capacité photochimique cellulaire

défini par Vincent (1981)
$$\text{CPC} = \frac{b - a}{b}$$
 (a étant la fluorescence avant l'ajout

de DCMU, b étant la fluorescence après apport de DCMU). La fluorescence *in vivo* sans DCMU a été mesurée après avoir placé l'échantillon 15 mn à l'obscurité.

Test biologiques

Afin de mettre en évidence les déficiences nutritives des populations naturelles, nous avons enrichi, immédiatement après leur prélèvement, des échantillons de phytoplancton passés préalablement sur soie à bluter de 100 μm de mailles afin d'éliminer le microzooplancton. Les éléments composant les enrichissements différentiels, utilisés pour déterminer la nature du ou des facteurs nutritionnels limitant la croissance des communautés naturelles sont mentionnés dans le tableau 1.

Le choix des concentrations finales des enrichissements a été fait selon les prescriptions données par Maestrini *et al.* (1984) et correspond aux valeurs moyennes proposées par ces auteurs. D'après ces derniers, elles sont de 25 % supérieures aux concentrations habituellement rencontrées dans les océans.

Dans la première expérience, 17 enrichissements différents ont été utilisés (Tabl.2). Les combinaisons ont été définies selon deux principes complémentaires :

a) en ajoutant les éléments seuls : une augmentation de croissance signifie que l'élément introduit est limitant ;

b) en ajoutant tous les éléments essentiels à la croissance moins un. La croissance obtenue reflète la concentration dans le milieu initial de l'élément omis.

Par la suite, d'autres combinaisons ont été utilisées en particulier en dissociant le mélange métallique afin de mieux analyser l'action des différents éléments traces (tableau 2).

Les enrichissements ont été ajoutés à différents volumes d'eaux naturelles 30 ml (tubes à essais), 1 l et 20 l.

Les cultures en faible volume (30 ml) ont été incubées en laboratoire à la température de 22°C sous une intensité lumineuse constante de $2,6 \cdot 10^{16} \text{ q.s}^{-1} \cdot \text{cm}^{-2}$. Les autres flacons ont été placés sur le pont du navire, refroidis par circulation d'eau prélevée en surface, et reçoivent environ 1/10ème de l'énergie lumineuse reçue à la surface de la mer (soit $1,9 \cdot 10^{16} \text{ q.s}^{-1} \cdot \text{cm}^{-2}$).

La croissance des populations a été suivie en estimant régulièrement la fluorescence *in vivo* des différentes cultures. Dans certains cas, en fin de croissance, les cultures sont filtrées sur filtre GF/C, la chlorophylle en est extraite et mesurée par fluorimétrie.

Les résultats sont donnés en unités arbitraires de fluorescence que ce soit pour la fluorescence *in vivo* ou pour l'extrait acétonique de la chlorophylle a.

RESULTATS ET DISCUSSION

Paramètres hydrologiques

Plusieurs phénomènes sont connus pour intervenir dans l'hydrologie de cette région : une évaporation intense en surface, une intrusion du courant atlantique et la présence d'eaux intermédiaires levantines.

On observe dans la région étudiée, le même schéma de répartition des masses d'eau que celui observé par Morcos (1972) pour des régions côtières égyptiennes.

Pendant toute la durée de la campagne, la thermocline saisonnière est située entre 10 et 30 m (Fig.2, 3), séparant une couche d'eau superficielle de 21°C à 23°C, d'une couche profonde plus froide. A 500 m, la température est constante et avoisine 14°C. Au niveau du maximum de chlorophylle, elle se situe entre 15°C et 15°C. Le gradient thermique est toujours très élevé, en moyenne de 0,6°C.m, ce qui est la marque d'une stratification remarquablement stable. Cette couche d'eau superficielle a également une forte salinité (39,30 ‰).

Une couche de salinité minimum (< à 39 ‰) est observée entre 25 et 50 m. Elle se retrouve dans tous les profils à la station 20,55 (- 38,70 ‰) ; elle est nettement moins accentuée à la station 20.50 qui se trouve plus à l'Est (38,83 ‰). D'après Morcos et Moustafa Hassan (1976), cette couche est caractéristique de cette zone en été et en automne. Elle disparaît en hiver par mélange vertical et se développe sous l'influence d'eau atlantique de surface provenant de l'Ouest (Moskalenko et Octchinnikov, 1965). Ce courant est sujet à des variations saisonnières en importance et dans sa position en profondeur (Morcos et Moustafa Hassan, 1976).

Sous cette couche, la salinité augmente très légèrement alors que la température continue de décroître jusqu'à 300 m. C'est la couche intermédiaire de salinité maximum qui tend à devenir plus profonde en allant vers l'Ouest et semble un peu moins salée (39,13 à la station 20.50 contre 39,08 à la station 20.55). D'après Morcos (1967, 1972), cette eau pourrait avoir deux origines : une formation dans la région nord du bassin du Levant par plongée des eaux superficielles et une autre origine dans le sud, près des côtes israéliennes.

D'un point de vue hydrologique donc, les deux stations sont assez similaires. Il en est de même pour la répartition des sels nutritifs. Jusqu'à 100 m, nitrates et phosphates sont présents à des traces indosables. La nitracline débute vers 100-120 m, mais les concentrations atteintes à 300 m demeurant faibles : $2 \mu\text{g at.l}^{-1}$ N-NO_3 à la station 20.50 et $4 \mu\text{g at.l}^{-1}$ à la station 20.55 en moyenne. Quant aux ions PO_4 , ils restent indétectables sur toute la colonne d'eau jusqu'à 300 m à la station 20.50 et avoisinent $0,1 \mu\text{g at.l}^{-1}$ P-PO_4 à la station 20.55 (tableau 3).

Les concentrations en silicates sont également faibles dans toute la zone euphotique ($< 0,5 \mu\text{g at.l}^{-1}$) pour atteindre même $0,18 \mu\text{g at.l}^{-1}$ au niveau du maximum de chlorophylle, et augmentent ensuite jusqu'à des valeurs voisines de $3 \mu\text{g at.l}^{-1}$ à 300 m.

Ainsi, à 300 m, le rapport N/P se situe entre 37 et 40, ce qui reflète une pauvreté plus grande de ces eaux en phosphore qu'en azote, à l'inverse de ce que l'on retrouve habituellement pour les eaux des grands océans où les rapports avoisinent 16 (rapport de Redfield, 1934).

Biomasse

La répartition de la biomasse algale estimée en chlorophylle a extraite et celle de la fluorescence *in vivo* en absence ou en présence de DCMU (Fig.4-5) présentent une même évolution : une couche superficielle homogène de 50 m environ, très pauvre, puis une augmentation progressive des teneurs jusqu'à un maximum placé entre 90 et 120 m, et ceci pour les deux stations. Ce maximum est ainsi situé juste au dessus -ou au niveau- de la nitracline et largement au dessus de la phosphatocline, telle que cette dernière nous apparaît avec la précision des analyses effectuées.

De plus, ce maximum de chlorophylle est localisé à une profondeur où l'éclairement en Méditerranée est généralement inférieur à 1 % de l'éclairement de surface qui, pendant notre campagne, était approximativement de $1,85.10^{17}$ q.s.⁻¹. cm⁻² à midi vrai. Des mesures au disque de Secchi ont donné des valeurs élevées de 37 m. Berman *et al.* (1984) ont trouvé en mer du Levant des valeurs identiques et même plus élevées pendant la période hivernale (42, 46 m). Si l'on emploie la relation $Z1 \% = 2,5 Zs$, Zs étant la profondeur de disparition du disque de Secchi, nous aurons $Z1 \% = 92 \text{ m} \pm 20 \%$. Il est bien connu, toutefois, que des valeurs positives de production peuvent être obtenues pour des niveaux nettement inférieurs à celui où parvient 1 % de l'énergie lumineuse incidente.

Pour les deux stations, nous relevons des teneurs en chlorophylle a identiques. La biomasse de la couche homogène superficielle (jusqu'à 50 m) avoisine $0,09 \mu\text{g.l}^{-1}$ chl. a ($s = 0,015$ $n = 21$), celle du maximum est de $0,36$ ($s = 0,031$ $n = 6$). La variation est donc de 4 entre ces deux valeurs, ce qui dénote un maximum d'importance relativement faible. Dans la structure tropicale typique de l'océan Atlantique, décrite par Herbland et Voituriez (1979), le maximum profond représente jusqu'à dix fois la valeur de la couche homogène de surface ; les concentrations relevées y sont par ailleurs nettement plus élevées ($1 \mu\text{g.l}^{-1}$ de chl. a environ),

d'autant que celles estimées par nous correspondent à la somme : chlorophylle a active et phaeopigments. Nous avons cherché à évaluer ces derniers par fluorimétrie après acidification de l'extrait acétonique. Le pourcentage de phaeopigments au niveau du maximum de chlorophylle avoisine 35 % des pigments "a" totaux (il est à peu près constant sur toute la colonne d'eau), mais ce chiffre est à prendre avec circonspection car la méthode trichromatique a révélé la présence, en quantité importante, de chlorophylle b dans les échantillons. Or la méthode d'analyse de la chl. a et des phaeopigments par fluorimétrie présuppose l'absence de chl. b dans les échantillons ; la présence de chl. b surestime en effet considérablement les pigments dégradés. Ainsi, au maximum de chlorophylle, le rapport $\frac{\text{Chl. b}}{\text{Chl. a}}$ avoisine 0,48 et

peut atteindre parfois et même dépasser 1 dans chl.a la couche superficielle. Certes, la méthode trichromatique est imprécise en ce qui concerne les pigments accessoires, d'autant que les concentrations pigmentaires déterminées ici sont extrêmement faibles, et, en conséquence, la valeur de ce rapport est sans aucun doute inexacte. Mais, d'autres auteurs (Jeffrey, 1976 ; Lorenzen, 1981) ont également mentionné la présence de chlorophylle b dans des eaux extrêmement éloignées des terres. Par ailleurs, dans un grand nombre de cultures que nous avons faites à bord du navire, deux espèces non déterminées de chlorophycées se sont abondamment développées, et ceci à partir d'eaux prélevées à diverses profondeurs. L'examen microscopique a également révélé la présence de chlorophylle dans les populations d'eaux naturelles. Ainsi, dans un échantillon prélevé le 26 juin à 100 m (Tabl.4), la biomasse constituée par les chlorophycées a été évaluée à 13 % de la biomasse alagale totale. De plus, les filtrations différentielles montrent que la chlorophylle b se retrouve en grande quantité dans la fraction inférieure à 3 μm . Or, des organismes eucaryotes, possédant de la chlorophylle b, (chlorophycées), ont été trouvés dans le picoplancton marin (Johnson et Sieburth, 1982 ; Joint et Pipe, 1984) qui ne sont généralement pas visibles au microscope optique et difficilement cultivables .

Dans les eaux du sud de la mer du Levant, Berman *et al.* (1984) ont trouvé des concentrations superficielles de chl. a allant de 0,026 à 0,069 $\mu\text{g.l}^{-1}$ et des maximums de 0,150 à 0,180 $\mu\text{g.l}^{-1}$, concentrations toujours inférieures aux nôtres, même si l'on défalque les phaeopigments. Cette différence peut être expliquée en partie par l'emploi de filtres en fibre de verre de marques différentes. Les filtrations différentielles effectuées montrent en effet (tableau 5) que les populations sont essentiellement constituées de nanoplancton (> 10 μm) et picoplancton (< 3 μm). C'est ainsi que 40 à 80 % de la chlorophylle a se retrouve dans la fraction inférieure à 3 μm . Nous avons également estimé que 5 % seulement de la chlorophylle a retenue sur filtre en acétate de cellulose de 0,22 μm passe au travers de filtres en fibre de verre GF/C ; Herbland (1983) a montré, quant à lui, que 81 % de la chlorophylle recueillie sur Millipore de 0,2 μm sont arrêtés par un filtre Whatman GFC contre seulement 68 % pour un filtre Gelman type A.

La répartition de l'index de capacité photochimique (CPC) montre une valeur maximale située généralement entre 20 et 50 m (Fig.5), donc bien au dessus du maximum de biomasse.

Samuelson et Oquist (1977) ont montré l'existence d'une corrélation entre la photosynthèse mesurée par fixation de ^{14}C et la fluorescence induite par le DCMU chez les algues en culture. Mais Oquist *et al.* (1982) estiment que cet index ne fournit une bonne estimation de la capacité photosynthétique d'une population phytoplanctonique naturelle que lorsque les données sont obtenues sur de courtes périodes de temps pendant lesquelles la population est relativement stable. Ceci correspond aux conditions dans lesquelles nous avons travaillé. Il faut toutefois souligner que cette méthode ne fournit que des valeurs relatives de capacité de production primaire d'une population et non des valeurs absolues du taux de pho-

tosynthèse *in situ*. Le seul profil de production primaire que nous avons effectué *in situ* dans cette région par la méthode au ^{14}C (Krupatkina *et al.* sous presse) montre un maximum de production se situant dans la couche 45 à 70 m avec une production pour la zone euphotique (0-120 m) estimée à $46 \text{ mg.C.m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$. Berman *et al.* (1984) pour cette région donnent des valeurs voisines de 40 à 50 mg.C.m^{-2} .

Facteurs limitant la croissance des populations naturelles

Pour la station 20.50, les eaux de surface de 70, 90 et 120 m ont été étudiées. Le maximum de chlorophylle est alors situé à 90-100 m. La composition taxonomique de ces prélèvements est essentiellement constituée de petits dinoflagellés et flagellés, de coccolithophorides et des cyanophycées du genre *Nostoc* et ceci à toutes les profondeurs. A 70 m, quelques diatomées pennées de petite taille ont également été trouvées.

Les résultats sont rassemblés sur la figure 6 et sont exprimés en pour cent de la croissance obtenue avec l'enrichissement T, lequel contient tous les éléments nutritifs et est supposé provoquer la croissance maximale.

Aucun élément ajouté seul ne permet de croissance significative supérieure à celle du témoin R qui n'a reçu aucun élément nutritif, à l'exception du phosphore dans les eaux de 120 m et à un moindre degré de 90 m, ainsi que du chélateur EDTA et du Fe complexé dans les eaux de surface.

Pour les eaux des quatre profondeurs étudiées, l'enrichissement T-P ne comportant pas de phosphates, est le plus limitant. La croissance algale atteinte est en effet égale ou même inférieure à celle obtenue dans le témoin R.

L'absence des nitrates du mélange T(T-N) se traduit par une croissance à peine supérieure à celle du témoin non enrichi (de 2 à 12 fois). L'azote apparaît donc vraisemblablement comme le deuxième facteur limitant pour les eaux les plus profondes : 90 et 120 m. Mais, dans les eaux de surface de 70 m, le Fer complexé (T-Fe EDTA) ou le chélateur EDTA (T-EDTA) peuvent avoir un rôle tout aussi limitant, ou même plus limitant que l'azote.

Les vitamines ne semblent pas devoir jouer un rôle dans la croissance de ces populations algales. Toutefois, dans l'eau de 90 m, la croissance obtenue en absence de vitamines (T-V) est relativement réduite.

La silice également n'a guère d'influence dans le contrôle de la biomasse algale, comme le montrent les croissances obtenues en présence de l'enrichissement T-Si. Si dans l'eau de surface, le pourcentage de croissance observé par rapport à celle obtenue avec l'enrichissement complet est relativement faible (20 %), le rôle de cet élément dans la limitation de la croissance algale n'arrive qu'en 5ème position.

Toutefois, l'apport simultané d'azote et de phosphore n'entraîne qu'une légère augmentation de croissance par rapport au témoin non enrichi (3 à 7 fois la croissance du témoin) ; elle est surtout significative pour l'eau de 90 m.

On retire les mêmes informations de l'expérience menée dans des récipients de 20 litres incubés sur le pont : l'apport séparé d'azote ou de phosphore, ainsi que l'apport simultané de ces deux éléments n'induisent pas de croissance algale dans les eaux de surface et de 90 m. Par ailleurs, au bout de six jours d'incubation, aucune assimilation de nitrates ou de phosphates n'est constatée, et ceci dans toutes

les cultures. Le dénombrement cellulaire et l'estimation des biovolumes indiquent même une nette diminution de la biomasse algale initiale.

Ainsi, peut-on conclure de ces deux expériences que si le phosphore et, en deuxième position, l'azote sont sans aucun doute limitants, il existe d'autres éléments qui interviennent dans le contrôle de la croissance algale. Ces éléments doivent être recherchés du côté des traces métalliques comme l'indique le comportement de ces populations algales en présence des enrichissements T-EDTA et T-Fe EDTA.

On sait depuis longtemps que de nombreux éléments métalliques sont nécessaires à la croissance algale. De plus, certains d'entre eux ont été mentionnés occasionnellement comme pouvant limiter la croissance des populations naturelles entre autres le fer (Menzel et Ryther, 1961 ; Tranter et Newell, 1963 ; Glover, 1978), le molybdène (Ignatiades et Smayda, 1970 ; Sournia et Citeau, 1972), le zinc (Anderson *et al.*, 1978) et le manganèse (Sunda *et al.*, 1981).

Nous avons voulu rechercher si, dans les conditions hydrochimiques particulières de la Méditerranée, le manganèse, élément essentiel dans les réactions photosynthétiques au niveau de la photolyse de l'eau, pouvait avoir un rôle dans la limitation des populations algales.

Il ressort des expériences 3 et 4 réalisées avec des eaux prélevées à 100 m à la station 20.55 (maximum de chlorophylle) qu'en présence de phosphates uniquement le manganèse, n'a pas d'action stimulante, il provoque même une légère diminution de la croissance (Fig.7), mais qu'en présence de phosphates et de nitrates, l'apport de cet élément a une action fortement positive (Fig.7-8). Il en est de même pour l'EDTA, toutefois la croissance obtenue est plus faible qu'en présence de manganèse.

Les résultats obtenus montrent également l'existence d'une interaction négative EDTA-Mn, tout au moins aux concentrations employées. Cette interaction négative est encore renforcée lorsque soit la vitamine B₁₂ soit la biotine sont ajoutées à la combinaison (N + P + EDTA + Mn).

Nous retrouverons donc des résultats analogues à ceux obtenus par Sunda *et al.* (1981) pour des eaux profondes riches en nitrates de l'Atlantique nord. Ces auteurs pensent que l'inhibition de la croissance dans ces eaux profondes est liée à une déficience des cellules phytoplanctoniques en manganèse, provoquée par un blocage par les ions cuivriques de sites importants métaboliquement et habituellement occupés par le manganèse. L'apport d'EDTA diminuerait par complexation la concentration des ions cuivriques du milieu, l'addition du manganèse serait stimulante par déplacement compétitif du cuivre des sites actifs. Par contre, ces auteurs n'ont pas signalé d'interaction négative de l'EDTA et du manganèse et, de nos résultats, aucune explication évidente ne peut en être retirée. Il n'est pas impossible que la présence simultanée de ces deux substances viennent affecter l'activité ionique de certains autres éléments essentiels, tels que Zn, Co, Mo ou Fer.

CONCLUSION

Il ressort des différentes données ci-dessus que la mer du Levant est une des aires marines parmi les plus pauvres, à l'instar des eaux oligotrophes du Pacifique centre nord (Beers *et al.* 1975).

L'essentiel de la biomasse phototrophe est constitué de nano- et picoplancton. En effet, la part prise par le microplancton ($> 20 \mu\text{m}$) est faible ; elle représente 10 % de la chlorophylle a mesurée. Le picoplancton ($< 3 \mu\text{m}$) est sur toute la colonne d'eau nettement dominant et représente plus de 60 % de la chlorophylle. Ce chiffre, par ailleurs, est sous-estimé car un grand nombre de cellules picoplanctoniques dont la taille avoisine $2 \mu\text{m}$ est retenu sur les filtres de porosité $3 \mu\text{m}$ (Zaika *et al.*, sous presse).

D'après nos résultats et ceux de Berman *et al.* (1984 a), l'existence d'un maximum profond de chlorophylle (80-120 m) paraît une constante annuelle. C'est une situation souvent rencontrée dans les zones océaniques tropicales et subtropicale (Anderson, 1969 ; Venrick *et al.*, 1973 ; Cullen, 1982). Ce maximum de chlorophylle a trouvé à une profondeur supérieur à celle du 1 % de l'éclairement de surface ne correspond pas à une accumulation de cellules liée à la stratification thermique de la colonne d'eau, comme le montrent les données hydrologiques. Il n'est pas nécessairement lié à un maximum de biomasse phytoplanctonique. En effet, les profils verticaux de biomasse dans cette région indiquent deux maximums, l'un à 10-25 m, l'autre à 75-100 m (Zaika *et al.*, sous presse), alors que les profils verticaux de chlorophylle n'en montrent qu'un seul. Ce maximum profond de chlorophylle peut être le résultat également d'une adaptation physiologique du rapport C/Chl a à un faible éclairement. On sait en effet que les cellules exposées à une intensité lumineuse réduite sont davantage pigmentées.

Ce pic de chlorophylle se situe également au niveau de la nitracline, donc avec un flux vertical de nitrates relativement plus important que dans les couches supérieures. Par contre, la présence - non décelable dans cette couche - de phosphates, semble indiquer que c'est au niveau principalement de l'assimilation et du métabolisme phosphatés que se fait le contrôle de la production phytoplanctonique ; c'est ce qui découle également des résultats des tests biologiques. Mais ceux-ci ont également montré le rôle essentiel du manganèse dans le contrôle de la croissance phytoplanctonique dans ces eaux ultraoligotrophes.

Ce maximum profond de chlorophylle ne coïncide pas avec celui de l'index de capacité photochimique. Alors on peut se demander par quels mécanismes ce maximum profond se maintient-il. Il convient ici de rappeler des expériences très intéressantes effectuées par Kondratieva et Finenko (1975) en mer Tyrrhénienne et mer Ligurienne. Ces auteurs ont estimé la production algale par deux moyens différents : méthode au ^{14}C et une méthode dite "algale". Dans cette dernière, les populations naturelles sont maintenues dans des tubes en verre, fermés aux deux extrémités par une gaze fine et immergés in situ. La production algale est estimée par dénombrement et estimation du biovolume au début et à la fin de l'immersion. S'il existe une bonne concordance entre les valeurs de production obtenues pour la couche de 50 m, dans les eaux plus profondes, par contre, la production estimée à partir des croissances algales est nettement supérieure (2 fois) à celle estimée par la méthode au ^{14}C , différence qui doit être sous-estimée car la méthode dite "algale" ne tient pas compte du picoplancton.

Pour expliquer cette différence, Finenko (1978) fait appel à des mécanismes d'hétérotrophie partielle connus chez de nombreuses algues marines, mais qui, chez certaines d'entre elles, n'apparaissent que lorsqu'elles sont soumises à un éclairement très réduit (Pinter et Provasoli, 1968) et qui, plus est, constitué exclusivement de lumière bleue (Pulich et Van Baalen, 1974).

Il est assez remarquable que, par une approche tout à fait différente (méthode d'absorption microspectrale et d'analyse de la luminescence), Karnaukhov

et Yashin (1980) en arrivent à des conclusions analogues. Ils ont étudié les mécanismes d'adaptation des biocoenoses algales aux conditions ultraoligotrophes et l'environnement méditerranéen. C'est ainsi qu'ils ont montré que, sous une déficience en phosphates, certains organismes du phytoplancton perdent complètement ou partiellement leur chlorophylle et deviennent complètement ou partiellement hétérotrophes, en particulier certains dinoflagellés et cyanophycées.

De plus, dans ces eaux méditerranéennes, on a constaté un accroissement des relations symbiotiques tels radiolaires-zooxanthelles ou foraminifères-zooxanthelles (Zaika *et al.*, sous presse). Halegraeff et Jeffrey (1984) dans des eaux tropicales de l'océan Indien, ont également identifié une grande variété d'associations symbiotiques (diatomées-diatomées, diatomées-coccolithophorides, dinoflagellés-cyanophycées); ces microzones ainsi créées permettent une meilleure efficacité des échanges entre organismes.

Cependant, si tous ces mécanismes (mixotrophie, hétérotrophie, symbiose) sont potentiellement possibles, la question reste posée de savoir s'ils permettent de maintenir un taux de croissance normale, une vie ralentie ou même un simple survie du phytoplancton.

-
- Anderson G.C., 1969. Subsurface chlorophyll maximum in the North East Pacific ocean. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 14 : 386-391.
- Anderson M.A., Morel F.M.M. et Guillard R.R.L., 1978 Growth limitation of a coastal diatom by low zinc ion activity. *Nature*, Lond., 276, 70-71.
- Beers J.R., Reid F.M.H., Stewart G.L., 1975. Microplankton of the North Pacific Central Gyre. Population structure and abundance, June 1973. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 60, 5 : 607-638.
- Berman T., Townsend D.W., El Sayed S.Z., Trees C.C., Azov Y., 1984a. Optical transparency, chlorophyll and primary productivity in the Eastern Mediterranean near the Israeli coast. *Oceanol. Acta*, 7 (3) : 367- 372.
- Berman T., Azov Y. et Townsend D., 1984b. Understanding oligotrophic oceans : can the eastern mediterranean be a useful model ? 101-112. *In* Lecture notes on Coastal and Estuarine Studies 8. Marine Phytoplankton and Productivity. Ed. O. Holm Hansen, L. Bolis and R. Gilles. Springer Verlag, p. 175.
- Cullen J.J., 1982. The deep chlorophyll maximum : comparing vertical profiles of chlorophyll a. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 791-803.
- Dowidar N.M., 1976. The phytoplankton of the Suez Canal. *Acta Adriatica*, 18 (14), 241-256.
- Dowidar N.M., Mostafa H.N., 1983. Phytoplankton biomass and primary production in the South Eastern Mediterranean of the Egyptian coast. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 28 (9), 85-88.
- Dzhioyev T.Z., Drozdov V.N., 1977. Computation of stationary in the Easter Mediterranean Sea. *Oceanology*, 17 (1) : 17-19.
- Eppley R.W., 1980. Estimating phytoplankton growth rates in the central oligotrophic oceans. *In* : Primary Productivity in the sea, Falkowski Ed. Plenum Press New-York : 231-242.
- Finenko Z.Z., 1978. Production in plant populations. *In* : *Marine Ecology*, vol. 4 Ed. O. Kinne, pp. 13-87.
- Glover H.E., 1978. Iron in Marine coastal waters ; seasonal variation and its apparent correlation with a dinoflagellate bloom. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 534-537.

- Goldman J.C., 1980. Physiological processes, nutrient availability and the concept of relative growth rate in marine phytoplankton ecology. *In*: Primary Productivity in the sea, Falkowski Ed., Plenum Press New-York : 179-194.
- Halim Y., Samaan A.A., Sultan H.H., 1980. Primary productivity in the eastern harbour of Alexandria. *Acta Adriat.*, 21 (2) : 255-269.
- Hallegraeff G.M. et Jeffrey S.W., 1984. Tropical phytoplankton species and pigments of continental shelf waters of North and North-West Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 20 : 59-74.
- Herbland A., Voituriez B., 1979. Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical atlantic ocean. *J. Mar. Res.*, 37 : 97-101.
- Herbland A., 1983. Le maximum de chlorophylle dans l'Atlantique tropical oriental. Description, écologie, interprétation. Annexe 12. *In*: Structure hydrologique et production planctonique dans l'Atlantique tropical oriental. Tome 2 de Herbland. A., Le Borgne R., Voituriez B. Thèse Université Aix-Marseille II.
- 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 : 3-15.
- Ignatiades L., et Smayda T.J., 1970. Autecological studies on the marine diatom *Rhizosolenia fragilissima* Bergon II. Enrichment and dark viability experiments. *J. Phycol.*, 6 : 357-364.
- Ignatiades L., 1976. The standing stock of diatoms and dinoflagellates in the oligotrophic waters of Southern Aegean Sea. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 61 : 193-199.
- Ignatiades L., 1977. In situ short-term enrichment experiments and evaluation of the ^{14}C method for testing oligotrophy in the sea. *Hydrobiologia*, 56 (3) : 247-252.
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F., 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in Higher Plants, Algae and Natural Phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP)* Bd 167, S. 191-194.
- Jeffrey S.W., 1976. A report of green algal pigments in the Central North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, 37 : 33-37.
- Johnson P.W., Sieburth J. McN., 1982. In situ morphology and occurrence of eucaryotic phototrophs of bacterial size in the picoplankton of estuarine and oceanic waters. *J. Phycol.*, 18 : 318-327.
- Joint R.I., Pipe R.K., 1984. An electron microscope study of a natural population of picoplankton from the Celtic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 20 : 113-118.
- Karnaikhov V.N., Yashin V.A., 1980. Spectral investigation of marine microplankton. Académie des Sciences URSS Pushino.
- Kimor B., 1983. Distinctive features of the Plankton of the eastern Mediterranean. *Ann. Inst. Oceanogr.*, Paris.
- Kimor B., Wood E.J.F., 1975. A plankton study in the Mediterranean Sea. *Mar. Biol.*, 29 : 321-333.
- Kimor B., 1970. Plankton primary productivity of the world ocean. *In*: W.S. Wooster, ed.: Scientific exploration of the the South Pacific, Nat. Acad. Sci. Wash. : 183-193.
- Kondratieva T.M., Finenko Z.Z., 1975. Comparison of primary production values measured as algae growth and ^{14}C (Russ.). *In*: V.E. Zaika (ed.) Biologicheskaya struktura i produktivnost planktonnykh soobshchestv Sredizemnogo morya. Naukova dumka, Kiev, pp. 163-175.
- Krupatkina D.K., Berland B.R., Maestrini S.M. Methodological problems in estimating primary production of oligotrophic waters by radiocarbon method. *Oceanologia* (sous presse).
- Lakkis S., Lakkis V.N., 1980. Composition, annual cycle and species diversity of the phytoplankton in Lebanese coastal waters. *J. Plankton Res.*, 3 (1) : 123-136.

- Lorenzen C.J., 1966. A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration. *Deep-Sea Res.*, 13 : 223-227.
- Lorenzen, 1981. Chlorophyll b in the eastern North Pacific Ocean. *Deep Sea Res.*, 28 : 1049-1056.
- Maestrini S.Y., Bonin D.J., Droop M.R., 1984. Phytoplankton as indicators of Sea water quality: bioassay approaches and protocols. In: *Algae as ecological indicators*. Ed. by L. Elliot Shubert Academic Press pp. 71-132.
- Medoc Group, 1970. Observation of deep water in the Mediterranean Sea, 1969. *Nature*, 227 : 1037-1040.
- Menzel D.W. et Ryther J.H., 1961. Nutrients limiting the production of phytoplankton in the Sargasso Sea, with special reference to iron. *Deep-Sea Res.*, 7 : 276-281.
- Morcos S.A., 1967. On the origin of the Mediterranean intermediate water. IUGG Abstracts of Papers, Vol 5 (126) paper presented at International Association of Physical Oceanography, Berne, 1967.
- Morcos S.A., 1972. Sources of Mediterranean intermediate water in the Levantine Sea. In: *Studies in physical Oceanography, a tribute to Georg Wüst on his 80th birthday*, Ed. by A.L. Gordon, 2, pp. 185-206, Gordon and Breach, N.Y.
- Morcos S.A., Moustafa-Hassan H.M., 1973. Some hydrographic features of the Mediterranean waters along the Egyptian Coast. *Thalassia Jugoslavica*, 9, pp. 227-234.
- Morcos S.A., Moustafa-Hassan H.M., 1976. The water masses and circulation in the Southeastern Mediterranean. *Acta Adri.*, 18 (12) : 193- 218.
- Moskalenko L.V., Ovtchinnikov I.M., 1965. Water masses of the Mediterranean Sea in Basic features of the Geological Structure of the hydrologic regime and biology of the Mediterranean Sea. pp. 202-218. Traduction 1968 : Institute of modern languages. Wash. DC, 381 p.
- Oquist G., Hagström A., Alm P., Samuelson G., Richardson K, 1982. Chlorophyll a fluorescence, an alternative method for estimating Primary production. *Mar. Biol.*, 68 : 71-75.
- Oren O.H., 1962. Primary production experiments off the Israeli coast of the Mediterranean. In Steemann Nielsen E. et al., ed. : *Mediterranean productivity project. NATO Subcomm. oceanogr. Res. techn. Rep.*, 47 : 79-88.
- Oren O.H., 1969. Oceanographic and biological influence of the Suez Canal, the Nile and the Aswan Dam on the Levant Basin. *Progress in Oceanography*, 5 : 161-167.
- Oren O.H., 1970. Seasonal changes in the physical and chemical characteristics and the production in the low trophic level of the Mediterranean waters off Israel. *Sea Fish. Res. Stn., Haifa, Spec. Publ.*, p. 238.
- Ovtchinnikov I.M., 1984 Intermediate water formation in the Mediterranean Sea. *Okeanologiya*, 25 : 217-225.
- Pintner I.I. et Provasoli L., 1963. Nutritional characteristics of some chrysoomonads. In: C.H. Oppenheimer (Ed.) *Symposium on Marine Microbiology*. C.C. Thomas, Springfield, Illinois, pp. 114-121.
- Pulich W.M. J.R. et Van Baalen C., 1974. Growth requirements of blue-green algae under blue light conditions. *Arch. Microbiol.*, 97 : 303-312.
- Redfield A.C., 1974. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. In: *James Johnstone Memorial Volume (R.J. Daniel, ed.)*, pp. 176-192, University Press, Liverpool.
- Samuelson G., Oquist G., 1977. A method for studying photosynthetic capacities of unicellular algae bases on in vivo chlorophyll fluorescence. *Physiol. Plant.* 40 : 315-319.
- Sournia A., 1973. La production primaire planctonique en Méditerranée. Essai de mise à jour. *Bulletin de l'Etude en Commun de la Méditerranée*, 5 (Num. spéc. 128 pp. (Monaco).

- Sournia A. et Citeau I., 1972. Sur la distribution du molybdène en mer et ses relations avec la production primaire. *C.R. Acad. Sci. Paris ser. D.*, 275 : 1299-1302.
- Strickland J.D.H., Parsons T.R., 1972. A practical handbook of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 167, 310 pp. (2nd edition).
- Sunda W.G., Barber R.T. et Huntsman S.A., 1981. Phytoplankton growth in nutrient rich seawater : importance of copper-manganese cellular interactions. *J. Mar. Res.*, 39 : 567-586.
- Tranter D.J. et Newell B.S., 1963. Enrichment experiments in the Indian Ocean. *Deep Sea Res.*, 10 : 1-9.
- Venrick E.L., Mc Gowan J.A. et Mantyla A.W., 1973. Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific Ocean. *Fish. Bull. U.S.*, 71 : 41-52.
- Vincent W.F., 1981. Photosynthetic capacity measured by DCMU induced chlorophyll fluorescence in an oligotrophic lake. *Freshwater Biology*, 11 : 61-78.
- Wüst G., 1961. On the vertical circulation of the Mediterranean Sea *J. Geophys. Res.*, 66 : 3261-3271.
- Zaika V.E., Berland B.R., Burlakova Z.P., Georgieva L.V., Krupatkina D.K., Maestrini S.Y., Kholodov V.Y., Yashin V.A. (sous presse). Picoplankton and other components of autotrophic plankton in oligotrophic waters of Mediterranean Sea. *Biologiia moria*.

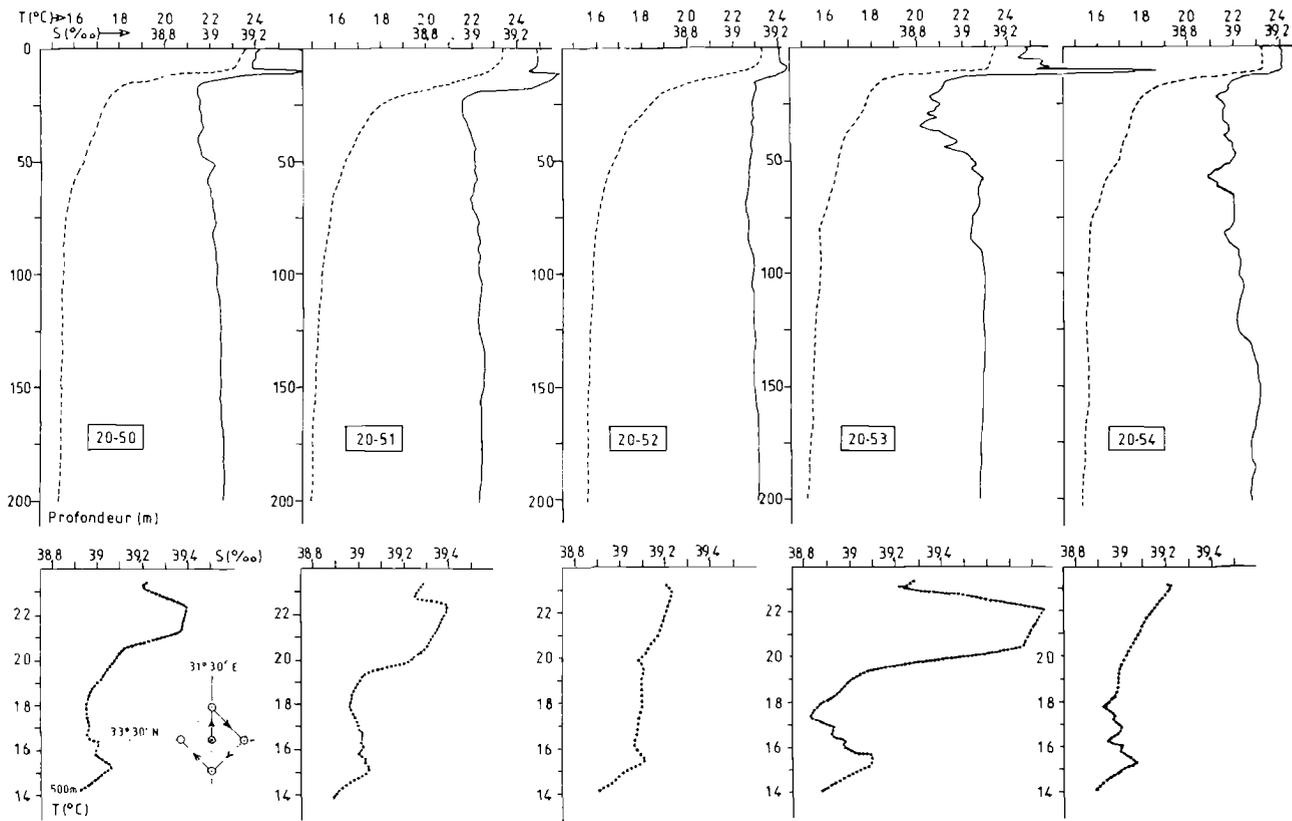


Figure 2 - Températures, salinités et diagrammes T-S autour de la station 20-55.

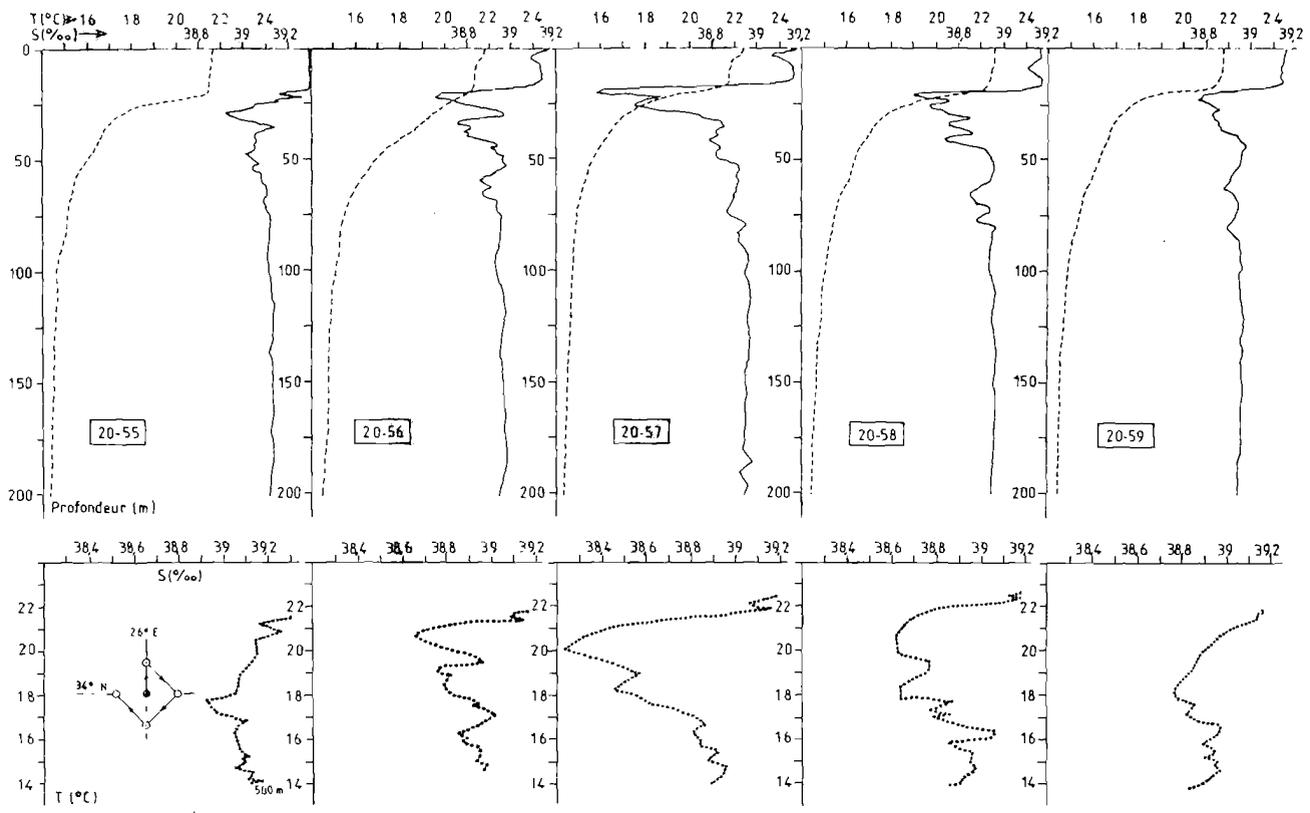
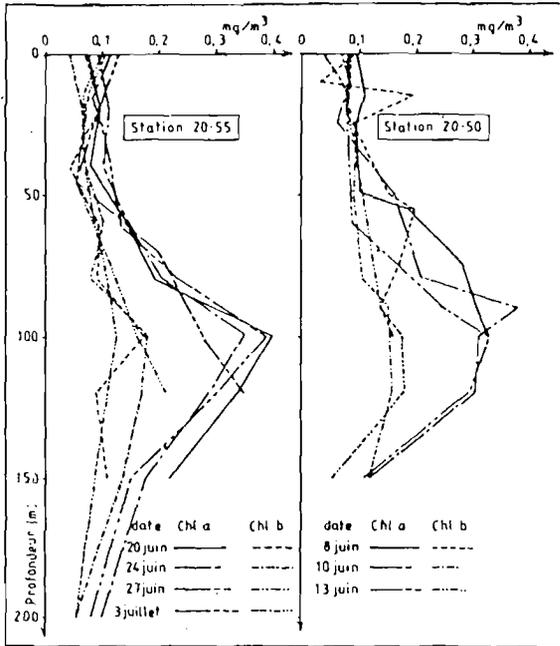


Figure 3 - Températures, salinités, et diagrammes T-S autour de la station 20-50.



◀ Figure 4 - Répartition verticale de la chlorophylle a et b aux stations 20-50 et 20-55.

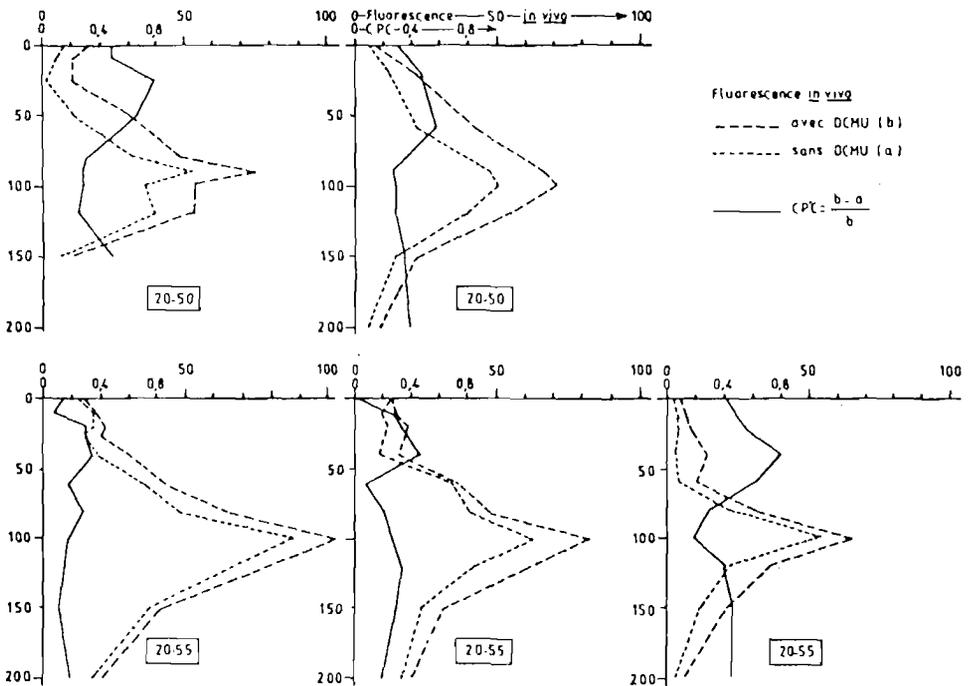


Figure 5 - Répartition verticale de la fluorescence in vitro avec et sans DCMU, et de l'index de capacité photochimique cellulaire, pour les eaux des stations 20-50 et 20-55.

Populations naturelles

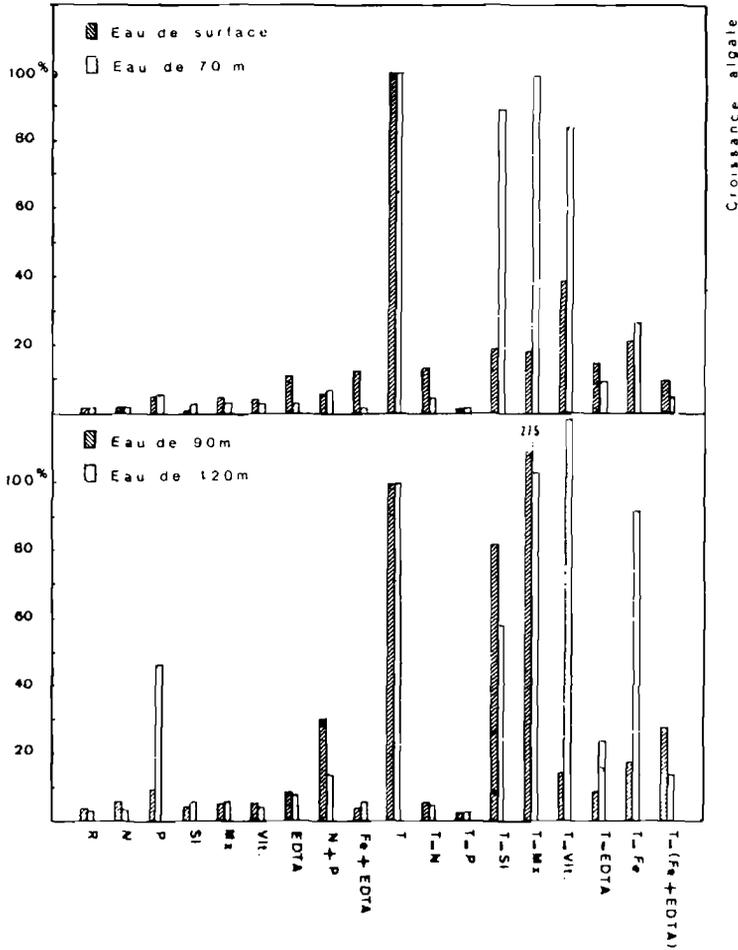


Figure 6 - Croissances des populations naturelles de 0 m, 70 m, 90 m, et 120 m prélevées à la station 20-50, en présence de divers enrichissements. Les croissances sont exprimées en pour cent de celle obtenue avec l'enrichissement complet (T).

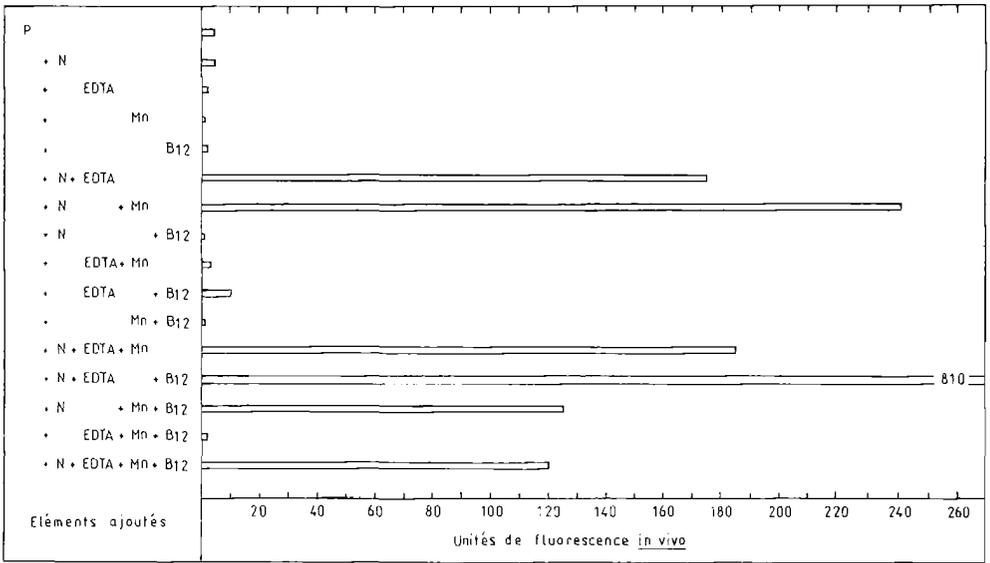


Figure 7 - Croissance au 9^e jour d'une population naturelle prélevée à 100 m à la station 20-55, en présence de divers enrichissements. Les croissances sont exprimées en unités arbitraires de fluorescence *in vivo*.

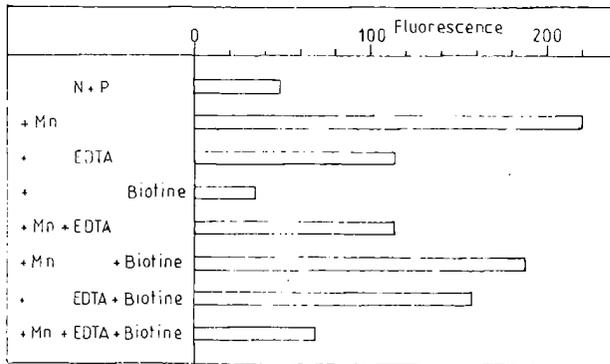


Figure 8 - Croissance au 8^e jour d'une population naturelle prélevée à 100 m à la station 20-55, en présence de divers enrichissements. Les croissances sont exprimées en unités arbitraires de fluorescence *in vivo*.

Eléments	Concentration finale	
N	25 $\mu\text{g at.l}^{-1}$	
P	1,7 "	
Si	30 "	
EDTA	0,6 $\mu\text{M.l}^{-1}$	
Métaux (M)	Co	2,5 ng at.l^{-1}
	Cu	5 "
	Fe	100 "
	Mn	50 "
	Mo	50 "
	Zn	100 "
Vitamines (Vic.)	Thiamine	74 nM.l^{-1}
	Biotine	205 pM.l^{-1}
	B12	67 pM.l^{-1}

**TABLEAU I - ELEMENTS ET CONCENTRATIONS UTILISES
DANS LES DIVERS ENRICHISSEMENTS**

	Expérience 1	Expérience 2	Expérience 3	Expérience 4
Station	20.50	20.50	20.55	20.55
Profondeur	0m, 90m	0m, 90m	100m	100m
Volume d'incubation	30ml	20ml	30ml	1l
Combinaisons	Rien = R (N), (P), (Si), (Mn), (Vit), (EDTA) (N+P), (FeEDTA) Tout = T (T-P), (T-N), (T-Si), (T-Mn) (T-Vit), (T-EDTA) (T-Fe), (T-FeEDTA)	Rien (N) (P) (N+P)	(P) (P+N), (P+EDTA) (P+Mn), (P+B12) (P+N+EDTA), (P+N+Mn) (P+N+B12), (P+Mn+B12) (P+EDTA+B12) (P+N+EDTA+Mn) (P+N+EDTA+B12) (P+N+Mn+B12) (P+EDTA+Mn+B12) (P+N+EDTA+Mn+B12)	(P+N) (P+N+Mn) (P+N+EDTA) (P+N+Biotine) (P+N+Mn+EDTA) (P+N+Mn+Biotine) (P+N+EDTA+Biotine) (P+N+EDTA+Mn+Biotine)

**TABLEAU II - LISTE DES DIVERS ENRICHISSEMENTS AJOUTES
AUX ECHANTILLONS D'EAU DE MER PRELEVES AUX
PROFONDEURS INDIQUEES AUX STATIONS 20-50 ET 20-55**

Profondeurs m	Station 20.50		Station 20.55					
	13 Juin		20 Juin		24 Juin		27 Juin	
	N	P	N	P	N	P	N	P
0 - 90	t.in.	t.in.	t.in.	t.in.	t.in.	t.in.	t.in.	t.in.
100 m	t.in.	t.in.	t.in.	t.in.	t.in.	t.in.	0,1	t.in.
120 m	0,4	t.in.	0,6	t.in.	0,9	t.in.	1,6	t.in.
150 m	0,7	t.in.	2,8	0,02	2,3	0,01	2,8	0,03
200 m	1,0	t.in.	4,2	0,07	2,9	0,07	3,3	0,09
300 m	1,9	t.in.	4,5	0,12	4,1	0,11	3,4	0,09

TABLEAU III - DISTRIBUTION VERTICALE DES NITRATES ET PHOSPHATES
AUX STATIONS 20-50 ET 20-55. CONCENTRATIONS EN $\mu\text{g at.l}^{-1}$

Groupes taxonomiques	Biomasse (total = 12,03 mg.m^{-3})	Effectifs (total = 15.500 cellules. l^{-1})
Diatomées	50% centriques = 3-7 pennées = 57 Chaetoceros affinis, curvisetus, spp : Navicula spp. ; Nitzschia seriata, spp. ; Thalassiothrix sp.	31% centriques = 33% pennées = 61%
Dinoflagellés	29% Cerarium sp. = 64% Gymnodinium spp. = 30%	33% Cerarium sp. = 2% Gymnodinium spp. = 72%
Chlorophytes	13%	1%
Chrysophytes	3,9%	7%
	Coccolithus spp. : 77% Syracosphaera sp. : 13%	Coccolithus spp. : 67% Syracosphaera sp. : 20%
Petits flagellés	3,5%	3%

TABLEAU IV - COMPOSITION DES COMMUNAUTES NATURELLES AU NIVEAU
DU MAXIMUM DE CHLOROPHYLLE a, A LA STATION 20-55 (26 JUIN).
BIOMASSE ET EFFECTIFS DES DIVERS GROUPES EXPRIMES EN
POUR CENT DE LA BIOMASSE ET DES EFFECTIFS TOTAUX

Profondeur	Taille des organismes	24 Juin	25 Juin	29 Juin	3 Juillet
20 m	<110 μm et >10 μm	0 %	17 %	(18 %	-
	<10 μm et > 3 μm	59 %	44 %		-
	< 3 μm	41 %	39 %	82 %	-
80 m	<110 μm et >10 μm	-	-	(23 %	-
	<10 μm et > 3 μm	-	-		-
	< 3 μm	-	-	77 %	-
90 m	<110 μm et >10 μm	-	12 %	-	-
	<10 μm et > 3 μm	-	29 %	-	-
	< 3 μm	-	59 %	-	-
100 m	<110 μm et >10 μm	10 %	-	8 %	-
	<10 μm et > 3 μm	27 %	-	23 %	-
	< 3 μm	63 %	-	69 %	-
120 m	<110 μm et > 10 μm	-	-	(40 %	(38 %
	<10 μm et > 3 μm	-	-		
	< 3 μm	-	-	60 %	62 %

**TABLEAU V - IMPORTANCE DU MICRO, NANO, ET PICOPLANCTON
EXPRIMEE EN POUR CENT DE LA CHLOROPHYLLE a TOTALE**

