

ACTIONS CONCERTÉES EN OcéANOGRAPHIE
RAPPORT D'ACTIVITÉ
1978

ANNEXE N°9

Synthèse des recherches sur le phytoplancton

GROUPE "MATIERES ORGANIQUES"

Synthèse des recherches sur le phytoplancton

(période 1977-1978)

55478

par J.P.Mommaerts (Unité de Gestion des Modèles Mer et Estuaire) et
C. Lancelot-Van Beveren (U.L.B.)

avec la collaboration de :

A. Bertels (V.U.B.)

J. Nijs (V.U.B.)

C. Nihoul (V.U.B.)

M. Somville (U.L.B.)

Sommaire

I. Introduction	1
I.1. Identification du système	2
I.2. Vers une meilleure compréhension des lois de régulation	3
II. Résultats	5
II.1. Stocks	5
1.1. Matière particulaire	5
1.1.1. Pigments chlorophylliens	5
1.1.2. Composition biochimique de la matière particulaire	7
II.2. Identification des voies dominantes de translocation dans les trois biotopes étudiés	10
2.1. Mesures globales des flux de carbone	10
2.1.1. Proportions relatives de production primaire particulaire et de production dissoute apparente	10
2.1.2. Contribution des bactéries "libres" à l'assimilation de bicarbonate marqué	12
2.2. Nature des métabolismes (spéciation) à l'oeuvre selon les saisons et les différents biotopes	13
II.3. Problèmes de cohérence	16
3.1. Rappel des problèmes principaux	16
3.2. Discussion théorique conduisant à la 2ème hypothèse	18
3.3. Respiration des "bactéries libres"	20
3.4. Respiration phytoplanctonique et photorespiration	20
3.5. Cinétiques de production dissoute et calcul de la consommation hétérotrophe sur ce type de substrat	22
3.5.1. Cinétiques et causes de sous-estimation de production dissoute	
3.5.2. Calcul de l'uptake hétérotrophe réalisé sur la production dissoute	23
3.6. Valeurs intégrées des flux de production particulaire et dissoute dans les trois zones étudiées	26
3.6.1. Production particulaire intégrée par m^2 et par jour	26
3.6.2. Production dissoute intégrée par m^2 et par jour	27

II.4. Régulation des métabolismes par les facteurs du milieu	29
4.1. Influence de la lumière	29
4.1.1. Influence de la lumière sur la production particulaire	29
4.1.2. Influence de la lumière sur la production dissoute	32
4.1.3. Autres processus influencés par la lumière	33
4.2. Influence de la concentration en nutriment limitant	33
4.2.1. Régulation de la photosynthèse et de l'uptake de nutriments	33
4.2.2. Nature des produits de synthèse	34
III. Conclusions	35
III.1. Résultats et problèmes en suspens	35
III.2. Thèmes de recherches futures	36
Références bibliographiques	38

I. Introduction

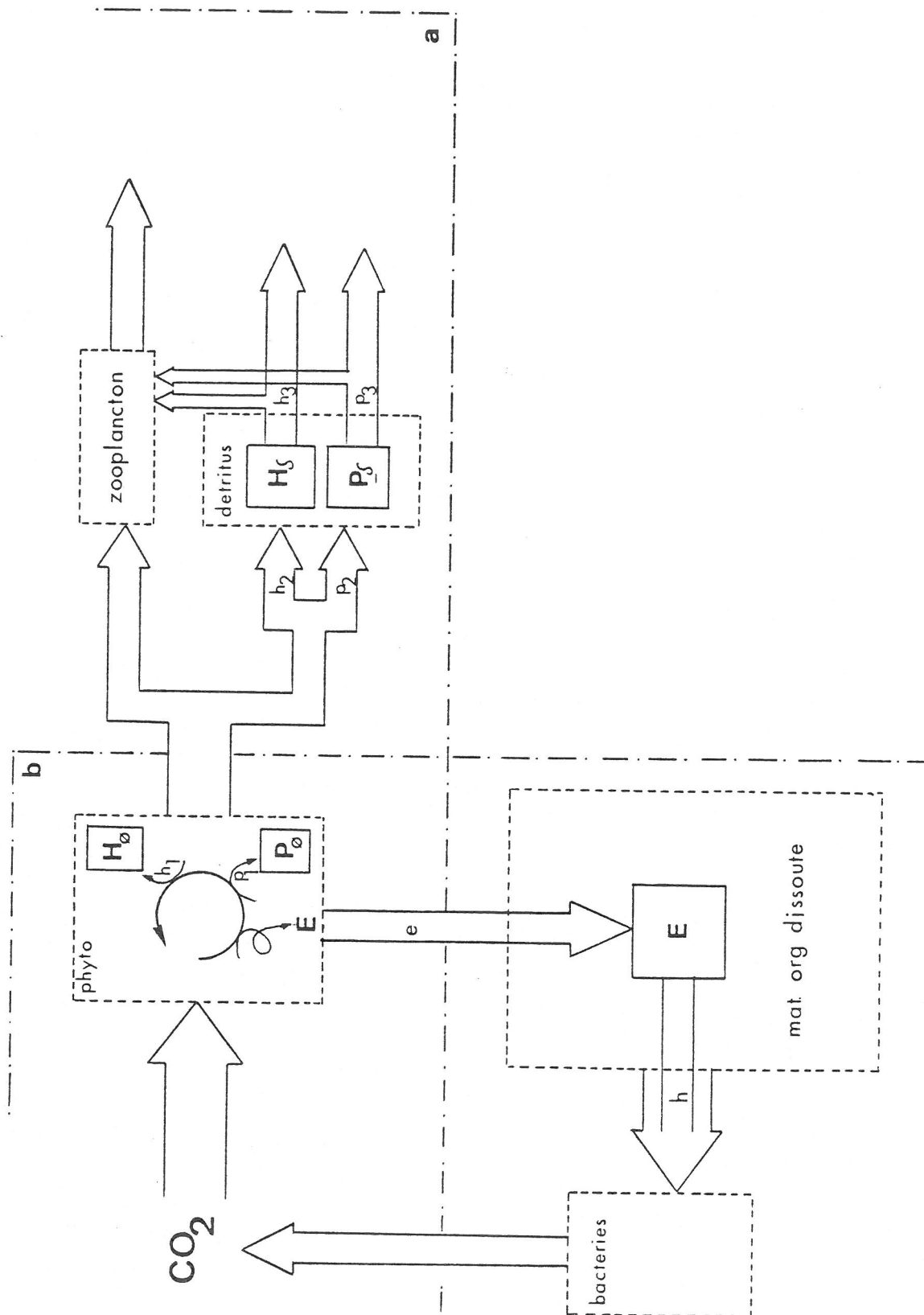
Le groupe "Matières organiques" s'est donné une série d'objectifs précis visant à :

- 1° une meilleure identification des stocks réactifs et des voies de translocation dominante dominantes dans l'écosystème marin (ex : reconnaître la branche dominante dans la fourchette phytoplancton-bactéries ou phytoplancton-zooplancton).
- 2° une meilleure compréhension des mécanismes de régulation (ex : mécanismes responsables des bifurcations sus-mentionnées).

On le voit, ces objectifs correspondent aux deux premières étapes de toute étude systématique, la troisième étant la formulation d'un modèle mathématique décrivant le système et permettant d'en étudier certaines propriétés macroscopiques.

Situés dans cette perspective, les objectifs du groupe "Phytoplancton" peuvent être formulés avec plus de rigueur et les lacunes actuelles apparaître plus facilement.

figure 1



I.1. Identification du système

L'effort d'identification comporte fondamentalement trois aspects :

- 1) Reconnaître et quantifier les stocks impliqués dans les translocations (Tech. Rep. OM/1978 : 05, 17, 22).
- 2) Savoir reconnaître les voies de translocation dominantes (notamment la "fourchette" phytoplancton-bactéries ou phytoplancton-zooplancton) d'où la nécessité de pouvoir comparer la Baie Sud de la Mer du Nord avec des milieux potentiellement différents (Manche et Escaut).

Cet effort devrait également aboutir à l'identification de meilleurs paramètres de mesure pour les recherches futures.

Ici, le groupe "phytoplancton" fournit des valeurs pour les flux de production particulaire et de production dissoute (Tech. Rep. OM/1978 : 03, 09, 15, 18, 22) ainsi que pour leurs composantes (divers métabolismes).

- 3) S'assurer d'une bonne cohérence des mesures.

La mesure de production phytoplanctonique est-elle cohérente avec les taux d'utilisation mesurés pour les compartiments qui suivent dans la chaîne trophique (bactéries et/ou zooplancton) et avec les taux de consommation enregistrés au niveau des nutriments ?

Les vérifications suivantes s'imposent, en ce qui concerne :

- les stocks : pour chaque élément (notamment N et P), la somme des concentrations dans les phases inorganique dissoute + organique dissoute + particulaire colonne d'eau + particulaire sédiment, doit rester constante au cours du temps (compte tenu des entrées et sorties).
- les flux : pour chaque élément, la somme des flux de consommation et de production (+ entrées et sorties) doit à chaque instant se conformer à la courbe de flux net que l'on peut aisément déduire de l'évolution

temporelle de concentration, mesurable in situ.

Cette vérification est utile à l'échelle nycthémérale comme à l'échelle saisonnière.

Cet exercice est actuellement tenté en ce qui concerne l'azote (voir rapport SURV/07 et rapport de synthèse du groupe "nutrients").

- les flux moyens en bilan annuel : pour chaque élément on peut déterminer un flux journalier moyen tel qu'on l'observerait en état stationnaire du système entier. On s'attend à ce que ces flux soient cohérents entre eux et que notamment la somme des consommations équilibre la somme des productions.

C'est au niveau des deux derniers points que se situe la problématique d'une estimation correcte des flux de production primaire (sous-estimation d'excrétion, de respiration ?) versus l'estimation correcte des flux dûs à l'activité hétérotrophe bactérienne (représentativité de la respiration totale à l'obscurité, validité des mesures de vitesse initiale de consommation ?). C'est pour tenter d'éclaircir ce problème que des mesures cinétiques de production primaire particulière et d'excrétion de matières dissoutes ont été faites (Tech. Rep. OM/1978 : 03, 15, 22). D'autre part, les limites théoriques de la distorsion entre production observée et production réelle ont été discutées (Tech. Rep. OM/1978 : 13).

I.2 Vers une meilleure compréhension des lois de régulation

Plusieurs orientations peuvent actuellement être discernées :

1. les recherches sur la spéciation (Tech. Rep. OM/1978 : 05, 22) font considérer plusieurs aspects :
 - la nature des produits excrétés est en rapport avec l'intensité des métabolismes bactériens hétérotrophes (problèmes des différents temps de turnover)
 - la nature de la biomasse phytoplanctonique est en rapport avec

l'intensité du métabolisme zooplanctonique (problème de valeur alimentaire).

- la comparaison des temps de turnover des divers métabolites dans les diverses composantes de la matière particulaire peut indiquer le type d'utilisation qui en est fait.

2. les recherches sur les relations qui existent entre la taille des organismes phytoplanctoniques (net-ou nannoplancton) et les exigences alimentaires (sélectivité) du zooplancton, sont à préciser.
3. les recherches sur les relations fonctionnelles entre différents métabolismes du phytoplancton et différents facteurs du milieu (ou spécifiques) sont à des stades d'avancement divers selon que
 - 1°) la variable étudiée est nouvelle (vitesse de synthèse de métabolites divers, excrétion) ou pas (production particulaire)
 - 2°) la relation est aisément mise en évidence (lumière) ou pas (nutriment limitant).

Ce troisième point implique un volume important de recherches, parfois plus routinières, ce qui ne va pas sans poser le problème des priorités d'action. On peut toutefois préciser ici que la recherche de meilleures cohérences ne doit pas nécessairement précéder la recherche sur les lois de régulation du système. En effet, on peut travailler avec des valeurs absolues non validées pour autant qu'elles restent utilisables en valeur relative (ex : la relation production primaire-lumière).

II . Résultats

II.1 Stocks

1.1. Matière particulaire

1.1.1. Pigments chlorophylliens

Le tableau I rassemble toutes les données disponibles en ce qui concerne les croisières de 1977 et 1978 à Ostende, Calais et Hansweert (ou Nieuwe Sluis) (rapports OM/78 : 05, 09, 17, 22)

	1	2	3
Ostende : 180777	21.50 (12.02)		
181077	3.92 (2.60)	4.47 (4.00)	1.80 (1.27)
050478	16.19		
190478	4.97		
160578	5.89	6.15 (6.00)	
110778		2.78 (1.88)	1.33 (0.54)
Calais : 260777	.34 (23)		
101077	.77 (.44)	0.93 (0.53)	0.87 (0.40)
170578		2.25 (2.00)	
120778		0.64 (0.54)	0.61 (0.47)
Hansweert: 190777	18.51(9.35)		
211077	4.48(3.03)	4.67 (1.87)	3.90 (0.80)
070478	7.21		
210478	6.31		
190578	7.17	3.36 (1.34)	
Nieuwe sluis 130778		3.60 (2.41)	2.32 (1.47)

Tableau I : Valeurs de chlorophylle a (active + phaeo-pigments)
 et de chlorophylle a active (Lorenzen) (entre parenthèses)
 en mg/m³
 colonne 1 : phyto.total (rapports OM/1978 :05 et 22)
 colonne 2 : phyto.total (rapports OM/1978 :09 et 17)
 colonne 3 : nannoplancton (rapports OM/1978 : 09 et 17)

A partir de ce tableau on a pu établir les contributions relatives du nanno- et du microplancton pour deux croisières (tableau II) :

	Juillet 78		Octobre 77	
	nanno(%)	micro(%)	nanno(%)	micro(%)
Calais	87	13	50	50
Ostende	29	71	30	70
Hansweert	61	39	42	58

Tableau II : Répartition en nanno- et microplancton.

Remarque : Sur base de ces tableaux le phytoplancton semble assez également distribué entre nanno- et microplancton. Les études réalisées lors de la période 1971-1975 en Mer du Nord ont cependant montré qu'il n'en est pas du tout ainsi et qu'il faut tenir compte de cet aspect pour une bonne compréhension du système. Il en va de même pour une compréhension de l'évolution saisonnière (voir aussi rapport SURV/1978 : 03).

1.1.2 Composition biochimique de la matière organique particulaire.

Le tableau III emprunte ses données au rapport OM/1978 n° 22. A ces résultats viennent s'ajouter quelques mesures de carbone organique (POC) et d'azote organique effectuées par le "Biologische Anstalt Helgoland" pendant les mois de mars et avril 1978.

Comparées au carbone estimé à partir des métabolites biochimiques, ces quelques mesures suggèrent que les protéines, hydrates de C et lipides représentent plus de 50% (Calais) et 75% (Ostende) du stock total de carbone organique particulaire. Les composés organiques non dosés sont probablement des substances organiques complexes précipités tels que les acides humiques.

Ces substances étant formées à partir des polyphénols et des produits de dégradation des protéines et des carbohydrates, les valeurs du rapport C/N peuvent osciller entre 5 et 12.

Le tableau III montre aisément que cette matière organique détritique "complexe" doit avoir à Calais le même rapport C/N que celui calculé pour la somme des métabolites biochimiques. A Ostende par contre, les valeurs plus élevées du rapport C/N de la matière organique particulaire totale indiquent que la matière détritique réfractaire est composée principalement des produits de dégradation des carbohydrates.

Cependant, comme, en raison de sa nature phénolique, cette matière détritique complexe n'est que peu ou pas biodégradable, la fraction de la matière organique particulaire qui est composée de protides, lipides et carbohydrates sert plus utilement à une comparaison des trois biotopes.

Outre la tendance globale d'une richesse décroissante de Hansweert vers Calais, on observe une tendance nette à l'augmentation du rapport C/N (et corrélativement une diminution du rapport P/H), ce qui implique une plus grande richesse relative en hydrates de Carbone dans la Manche.

Ceci peut surprendre puisque on pourrait s'attendre à ce que, la participation des apports terrigènes diminuant, la proportion des protéines aille plutôt en augmentant.

Néanmoins, la comparaison des rapports C/N probables (voir remarque) de la matière détritique suggère que les détritus de l'Escaut sont remarquablement

COMPOSITION BIOCHIMIQUE DE LA MATIÈRE ORGANIQUE PARTICULAIRE.

Taux moyen de carbone détritique : en % du total

Ostende : 53% min. = 47% max. = 60%

Hansweert : 54% min. = 12% max. = 91%

* = résultats allemands

plus riches en azote protéique que dans le milieu marin où la composition biochimique des détritus est identique à celle du phytoplancton.

Tout ceci permet de formuler les hypothèses suivantes :

- 1°) Si on admet que la composition biochimique du phytoplancton induit celles des détritus dans un milieu marin, la différence de $\frac{C}{N}$ observée à Ostende et Calais dépend de la richesse du milieu en éléments nutritifs.
- 2°) la différence de $\frac{C}{N}$ observée entre Ostende et Hansweert est essentiellement due aux détritus terrigènes, devenant dominants dans la matière en suspension alors que la composition biochimique du phytoplancton est identique puisque les nutriments ne sont pas limitants.

Remarque :

La discussion précédente repose principalement sur la connaissance des contributions phytoplanctoniques et détritiques dans la matière organique totale. Le problème de la séparation mécanique phytoplancton - détritus n'étant pas encore résolu actuellement, phytoplancton et détritus sont estimés au mieux par régressions linéaires (rapport ARC 1977; OM/1978:05).

Ainsi, le rapport C/N probable de la matière détritique est calculé statistiquement au moyen de régressions en faisant l'hypothèse d'une similitude de composition biochimique du phytoplancton à Ostende et à Hansweert basée sur les égalités de pattern de synthèse (rapport OM/1978 : 22).

II.2 Identification des voies dominantes de translocation dans les trois biotopes étudiés.

2.1. Mesures globales des flux carbone

2.1.1. Proportions relatives de production primaire particulaire et de production dissoute apparente

Le tableau IV permet de comparer les trois biotopes aux différentes époques de l'année en ce qui concerne les proportions relatives mesurées après 3 - 4 heures d'incubation (rapport OM/78 : 03 et 15 + tabl. x1)

	avril (2)		mai (2)		juillet(1 & 2)		octobre (1)	
	p	d	p	d	p	d	p	d
Calais	65-85	15-35	47	53	28(1)	72(1)	71	29
					86(2)	14(2)	47	53
Ostende	30-85	15-70	43	57	97(1)	3(1)	54-75	25-46
					95(2)	5(2)	75	25
Hansweert	68-100	0-32	92	8	88(1)	12(1)	84-96	4-16

(1) = 1977

(2) = 1978

Tableau IV : Proportions (%) de production particulaire (p) et dissoute (d).

Quoique la quantification correcte de la production dissoute implique des mesures plus fines (cinétiques permettant des corrections éventuelles pour des effets de latence ainsi que pour la consommation bactérienne : voir plus loin), ces chiffres

permettent une comparaison^{avec} les données de la littérature acquises dans des conditions semblables. La gamme des valeurs les plus fréquemment observées est comprise entre 15 et 70% d'excrétion.

Cependant, les valeurs de juillet sont nettement plus basses.

Un développement supplémentaire consiste à répartir le flux d'excrétion entre nanoplancton et microplancton. Le tableau V donne les contributions relatives du nanoplancton, respectivement à la production particulaire et à la production dissoute.

	avril 1978		juil. 1977		octobre 1977	
	p.p.	p.d.	p.p.	p.d.	p.p.	p.d.
Calais	42	61	100	74	16	66
	90	85				
Ostende	37	31	39	15	97	56
	63	63				
Hansweert	74	60	-	-	36	100
	62	-				

Tableau V : Part du nanoplancton (%) dans la production particulaire (p.p) et dans la production dissoute (p.d.).

Au vu de ces premiers résultats, il semble que la contribution du nanoplancton à la production dissoute ne soit pas significativement et systématiquement plus faible ou

plus forte que sa contribution à la production particulaire (voir notamment la série d'avril 1978). De même, il n'y a pas de tendance saisonnière ou régionale affirmée.

2.1.2. Contribution des bactéries "libres" à l'assimilation de bicarbonate marqué

Tout comme on a pu séparer le nanoplancton du microplancton par fractionnement des échantillons, il a été possible de calculer par différence, entre les résultats d'une filtration sur "pores" de $1\ \mu$ et de $0.2\ \mu$, la fixation de bicarbonate marqué par la fraction intermédiaire, vraisemblablement constituée de bactéries libres.

Ces résultats sont acquis sur base des mesures de vitesse initiale d'assimilation (tableau VI) réalisées en avril et mai 1978 (voir aussi Tech. rep. OM/1978 : 03).

	$> 1\ \mu$	$> 0.2\ \mu$	différence(= bactéries libres)	
Calais	$6.54 \pm .20$	$8.24 \pm .25$	$1.70 \pm .05$	(21%)
	$1.93 \pm .06$	$2.06 \pm .06$	$.13 \pm .004$	(6%)
	$2.19 \pm .06$	$2.89 \pm .09$	$.70 \pm .02$	(24%)
Ostende	35.79 ± 1	35.79 ± 1		
	$5.07 \pm .15$	$9.24 \pm .28$	$4.17 \pm .12$	(45%)
	$8.48 \pm .25$	$8.48 \pm .25$		
Hansweert	$1.80 \pm .005$	$1.80 \pm .05$		
	$4.76 \pm .14$	$5.67 \pm .23$	$.91 \pm .03$	(16%)

Tableau VI : Vitesse initiale mesurée in vitro (mg/ C/m³h) + intervalles de confiance à 95%.

la contribution des bactéries libres serait donc loin d'être négligeable (6 à 45 % dans les cas de différences statistiquement significatives).

Pour autant que 1°) il s'agisse bien de fixation ana-plérotique

2°) les débris phytoplanctoniques ne contribuent pas significativement à la fraction intermédiaire

On peut utiliser ces valeurs pour une estimation de respiration bactérienne (voir § "cohérence").

2.2. Nature des métabolismes (spéciation) à l'oeuvre selon les saisons et les différents biotopes.

L'information disponible actuellement est résumée dans le tableau VII.

Station		petits métabolites %	polysaccharides %	protéines %
Calais	moy.	28	48	24
	min.	19	45	17
	max.	36	50	37
Ostende	moy.	23	34	43
	min.	19	30	35
	max.	30	37	49
Hansweert	moy.	29	31	40
	min.	20	29	33
	max.	34	35	47

Tableau VII. : Ce tableau montre que les conditions de croissance des cellules phytoplanctoniques influencent fortement la synthèse des nouvelles molécules organiques soit vers les protéines soit vers les polysaccharides.

Ceci apparaît mieux lorsqu'on compare les rapports de vitesse P^+/H^+ (tableau VIII). Ce rapport semble donc être un bon indicateur des différences existant entre les différents éco-systèmes.

L'origine de ces différences est à rechercher au niveau des mécanismes de régulation (voir § "régulation").

Tableau VIII :

Station	activités phytoplancton		total		stocks phytoplancton	
	P^+/H^+ $\mu\text{gC/Lh} / \mu\text{gC/Lh}$		P/H $\mu\text{gC/L} / \mu\text{gC/L}$		P/H $\mu\text{gC/L} / \mu\text{gC/L}$	
<u>Calais</u>						
moyenne	.49		.75			
min - max	.37	- .72	.71	- .82		
<u>Ostende</u>						
moyenne	1.28		1.24		1.21	
min - max	1.05	- 1.57	.90	- 1.70	1.02	- 1.43
<u>Hansweert</u>						
moyenne	1.31		1.87		1.25	
min - max	.94	- 1.52	.75	- 3.65	1.02	- 1.43

Les rapports de vitesse P^+/H^+ ont été utilement mis en rapport avec la composition biochimique des stocks de la matière particulaire (phytoplancton et détritus). L'identité des rapports de vitesse et de stock du phytoplancton montre que la mesure des vitesses reflète bien la composition biochimique du phytoplancton. L'analogie entre les rapports P^+/H^+ mesurés sur le stock total de la matière organique particulaire des milieux marins (Ostende

et Calais) montre que le stock total de matière organique particulaire est principalement sous le contrôle du phytoplancton. Les différences sont dues soit à des apports terrigènes (milieu estuarien) soit d'une utilisation préférentielle de la matière organique formée.

Estimation des temps de turnover et utilisation de la matière organique formée :

L'identité des rapports des flux et des stocks dans le phytoplancton peut servir de point de départ à une discussion sur les temps de turnover des diverses composantes de la matière organique particulaire dans les milieux marins et sur l'utilisation qui en est faite par les consommateurs du niveau trophique secondaire.

A cet effet, si on considère le schéma a de la figure 1 dans lequel on formule les hypothèses suivantes :

- $p_1 \approx p_2 \approx p_3$
 $h_1 \approx h_2 \approx h_3$ état stationnaire
- $\tau_{P\phi} \equiv \tau_{H\phi} \equiv \tau_{\phi}$: les vitesses de turnover des métabolites phytoplanctoniques sont identiques à celles du phytoplancton (τ_{ϕ})

L'expression des vitesses de turnover des protéines et des hydrates C détritiques peut s'écrire :

$$\tau_{P\delta} = \frac{p_1}{P_{\delta}}$$

$$\tau_{H\delta} = \frac{h_1}{H_{\delta}}$$

et si $\tau_{P\delta} / \tau_{H\delta} \neq 1$: on peut déduire une affinité différente des utilisateurs vis-à-vis des métabolites formés.

Le rapport des taux de renouvellement horaire des protéines et des hydrates de Carbone dans la matière détritique a été calculé pour les stations d'Ostende et de Calais :

Tableau IX :

	Ostende	Calais
moyenne	1.52	.53
minimum	1.22	.03
maximum	1.67	1

Les valeurs différentes des vitesses de turnover des protéines et des hydrates de C détritiques $\tau_{P\delta}$ et $\tau_{H\delta}$ mesurées à Ostende et à Calais indiquent une capacité d'utilisation différente de ces substrats chez les organismes détritivores.

Aussi, les inégalités $p_1 > h_1$ et $\tau_{P\delta} > \tau_{H\delta}$ observées à Ostende supposent que dans la mer du Nord les détritivores ont une affinité plus grande pour les protéines.

Par contre, les inégalités $p_1 < h_1$ et $\tau_{P\delta} < \tau_{H\delta}$ mesurées à Calais ne permettent pas de conclure à la préférence d'un substrat par rapport à l'autre des consommateurs.

II.3 Problèmes de cohérence

3.1. Rappel des problèmes principaux.

L'incohérence entre les chiffres de métabolisme hétérotrophe et de métabolisme autotrophe globaux est apparue pour la première fois lors de la tentative de bilan annuel faite pour la Baie Sud de la Mer du Nord (Projet Mer, Rapport final vol.8). Ainsi, pour la zone 1-S on avait :

Tableau X :

	Carbone	Azote
	(g / m ² j)	(g / m ² j)
production primaire (a)	370 (1)	34 (2)
Σ activités hétérotrophes (b)		
plancton	2700 (3)	?
benthos	150	21
	2850	?
Distorsion : b/a	7.7	?

Cette distorsion -qui n'est en fait établie que pour le cycle du carbone- indique soit une sous-estimation de la production primaire brute soit une surestimation de l'activité hétérotrophe (voir discussion in Joiris, 1977).

D'autre part, sur base des courbes annuelles de concentration en O₂ dissous et tenant compte des échanges avec l'atmosphère, Billen (in Rapport final 8) conclut à une surproduction primaire comprise entre 10 et 70 g C/m² an.

DISCUSSION

Les deux observations se complètent pour indiquer que la production primaire brute est fortement sous-estimée.

Mais à partir de là, on peut faire deux hypothèses très différentes :

1°) environ 90% de la respiration planctonique sont dûs aux bactéries hétérotrophes marines (1ère hypothèse défendue, chronologiquement)

-
- (1) : la production primaire en carbone est la production brute supposée (production particulaire + 15% excrétion + 30% respiration hypothétique)
- (2) : la production primaire en azote est calculée sur base de la production nette (supposée égale à la production particulaire + 15% d'excrétion)
- (3) : données de 1974, sur base des V_iO₂ (voir rapport final ,vol. 8)

donc : la sous-estimation concerne l'excrétion de matières organiques solubles par le phytoplancton.

2°) le phytoplancton est responsable pour une large part (respiration, photorespiration) de la respiration planctonique globale.

donc : la sous-estimation ne concernant que la respiration du phytoplancton, il n'y a pas nécessairement incohérence dans le cycle des éléments autres que le carbone et dès lors, un modèle de circulation d'azote basé sur la production primaire nette serait correct.

3.2. Discussion théorique conduisant à la 2ème hypothèse

Dans le rapport OM/1978 : 13 on considère les équations suivantes, établies pour un système (phytoplancton-bactéries) fermé et à l'état stationnaire :

1°) On considère l'équation d'évolution, simplifiée, du compartiment phytoplanctonique :

$$\frac{dB}{dt} = (k-e-r)B$$

où B = biomasse

k = taux de production (=productivité) primaire brute

e = taux d'excrétion

r = taux de respiration

rem : e et r peuvent aussi s'exprimer comme des fractions de k , soit respectivement αk et βk avec $\alpha + \beta = 1$

2°) Dans le cas d'une expérience de production primaire, on doit retrouver les résultats partiels suivants en ce qui concerne les taux, pour autant qu'il n'y ait aucune perte (de composés volatiles, par exemple):

a) sur le filtre : production primaire nette apparente

$$k' = k - \alpha k - \beta k$$

ou αk = excrétion

βk = respiration

b) dans le filtrat : excrétion apparente

$$e' = \alpha k - x\alpha k$$

où $x\alpha k$ = fraction d'excrétion assimilée par les bactéries
 hétérotrophes

c) en partie sur filtre et dans filtrat (?) : production bactérienne nette

$b' = x\alpha k - yx\alpha k$ où $yx\alpha k$ = fraction perdue par respiration
 bactérienne

Le total ($k' + e' + b'$) -c'est-à-d ce qui est mesurable et correspond
 à la notion expérimentale de productivité primaire -vaut, après
 simplification,

$$K' = k(1 - \beta - yx\alpha)$$

A partir de ces équations on démontre aisément que :

1°) dans les hypothèses extrêmes et improbables où :

a) 100% de la production primaire seraient excrétés de façon
 continue et où

b) ces 100% seraient rapidement métabolisés par les bactéries,
 (en supposant une efficience de 30%)

la production primaire brute réelle ne pourrait être 3.33 fois plus
 grande que la production primaire mesurée.

2°) Par contre, si 100% (ou la plus grande part) de la production
 primaire étaient respirés, la production brute réelle serait
 évidemment infiniment (ou beaucoup) plus grande que la produc-
 tion mesurée.

3°) On constate enfin que, pour autant que l'excrétion de composés
 labiles par le phytoplancton soit la seule source de subs-
 trat, la respiration bactérienne ne peut, en régime, être
 plus de 2.33 fois plus grande que la production primaire
 mesurée.

Donc, il paraît peu probable que l'excrétion puisse représenter une source de matière organique aussi importante qu'on a pu l'imaginer, puisque la distorsion ne peut facilement dépasser un facteur 3.

D'autre part, dans un système phytoplancton-bactéries (sans apports de M.O. extérieure), la contribution des bactéries à la respiration globale ne peut dépasser une certaine limite, tandis que la contribution potentielle du phytoplancton est illimitée.

3.3. Respiration des "bactéries libres"

On a vu au § 2.1.2. que la contribution à la fixation de $^{14}\text{CO}_2$ d'une fraction comprise entre 0.2 et 1 μ pouvait varier entre 6 et 45%. S'il s'agissait effectivement de fixation anaplérotique bactérienne, on calcule que la respiration correspondante (anapl. $\approx$ 5% resp.) vaudrait respectivement 1.2 à 9 fois la "production primaire" mesurée. Cette donnée est évidemment en contradiction avec le résultat de la discussion du § précédent et en harmonie avec la 1ère hypothèse. Dans la discussion, il y a cependant une condition restrictive qui n'est pas nécessairement rencontrée dans l'expérience, à savoir, que les bactéries ne dépendent que de l'excrétion phytoplanctonique et que le système est à l'état de régime.

3.4. Respiration phytoplanctonique et photorespiration

Le rapport MO/1978 23 fait la synthèse des connaissances récentes en matière de photorespiration. Se référant particulièrement à un article de Radmer et Kok (1976), il souligne que la photoréduction de O_2 à la lumière est un phénomène quantitativement important. Ainsi, à 80 % de la saturation lumineuse, une culture de *Scenedesmus obliquus* présente un bilan équilibré des flux de production d' O_2 et d'uptake d' O_2 et de CO_2 dans les premières minutes de l'expérience :

$$\begin{array}{ccccccc} \text{production d'O}_2 & = & \text{uptake } \text{O}_2 & + & \text{uptake } \text{CO}_2 \\ 100\% & & 25\% & & 75\% \end{array}$$

où O_2 et CO_2 sont en compétition pour l'utilisation du pouvoir réducteur généré par la photosynthèse. On suppose qu'il s'agit d'un mécanisme destiné à protéger l'appareil photosynthétique contre un excès de "force réductrice" en lumière forte. L'acide glycolique est un intermédiaire des réactions impliquées dans ce métabolisme. Son excrétion par le phytoplancton pourrait donc être un autre aspect du même phénomène.

D'autre part, la respiration vraie (mitochondriale) serait un phénomène beaucoup plus discret ($< 5\%$ du taux de production d' O_2), et supprimé à la lumière !

La détermination expérimentale la plus simple du taux de photorespiration se fait d'ailleurs en mesurant une libération de CO_2 marqué, à la lumière (ex. Cheng and Colman, 1974) par des algues préalablement marquées.

Enfin, les expériences de Odum et Beyers (1965), quoique déjà anciennes, méritent qu'on y fasse référence : travaillant sur divers microcosmes, ces auteurs ont invariablement enregistré une évolution nycthémérale de la production nette à la lumière et de la respiration globale à l'obscurité (fig. 2) telle qu'elle suggère un mécanisme semblable à la charge et à la décharge d'un condensateur (leur modèle analogique), avec de fortes vitesses initiales de respiration dès la mise à l'obscurité.

Les faits tels que reportés ci-dessus ne suffisent pas à éclaircir totalement le problème : 1°) s'il s'agissait de photorespiration, le taux de photoréduction d' O_2 devrait être vraiment beaucoup plus élevé pour expliquer une distorsion importante entre activité autotrophe et hétérotrophe globale.

2°) les faits ne sont pas toujours cohérents : ainsi, la photoréduction d' O_2 est supprimée à l'obscurité et la respiration mitochondriale du phytoplancton ne serait que très faible, alors que, expérimentalement, les consommations sont mises en évidence à l'obscurité !

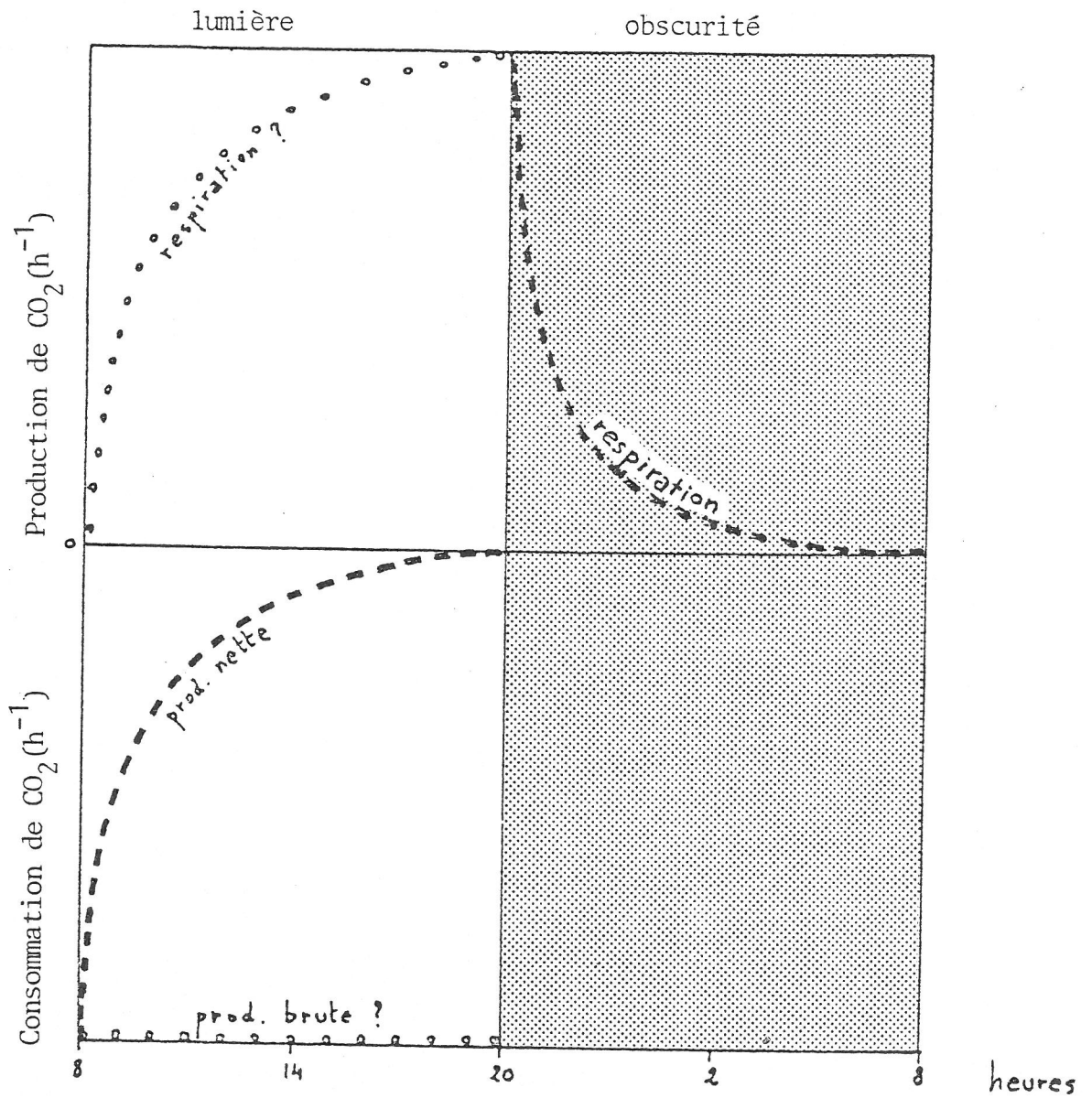


Fig. 2. Expériences de Beyers (1965) : Observant une production nette décroissante, mais supposant une production brute constante (car fonction d'une lumière constante), on déduit une augmentation progressive de la respiration à la lumière. A l'obscurité, cette respiration est mesurée et décroît rapidement.

3.5. Cinétiques de production dissoute et calcul de la consommation hétérotrophe sur ce type de substrat.

3.5.1. *Cinétiques et causes de sous-estimation de production dissoute*

Des cinétiques de production particulaire et dissoute ont été réalisées "in vitro" (12 000 lux) afin de vérifier la validité de mesures effectuées après un temps d'incubation fixé à 4 heures (temps généralement usité pour la mesure de la production particulaire dans les trois biotopes).

Trois types de courbes ont été obtenus :

1) La production dissoute varie linéairement mais après un temps de latence (fig. 3a) :

dans ce cas, la latence correspond à une phase de marquage uniforme de tous les pools carbonés du phytoplancton. Il y a sous-estimation du taux de production dissoute si les chiffres de fin et de début d'incubation sont les seuls à être pris en compte. La physiologie du phytoplancton (durée de latence, intensité de la photosynthèse) est seule déterminante de cette sous-estimation.

2) La production dissoute varie linéairement avec le temps (fig. 3b)

dans ce cas, la production dissoute mesurée après 4 heures est probablement correcte.

3) La production dissoute varie non linéairement au cours du temps, avec une décroissance apparente du taux (fig. 3c)

dans ce cas, il y a également sous-estimation du taux de production dissoute si on ne se base que sur les valeurs de début et fin d'incubation. Dans ce cas-ci, la consommation hétérotrophe bactérienne est plus probablement responsable de ce phénomène.

Les quelques résultats rassemblés dans le tableau XI montrent que les mesures de production dissoute effectuées après un temps d'incubation de 4 heures sont en moyenne sous-estimées de 20%. La sous-estimation due à la présence de bactéries peut occasionnellement

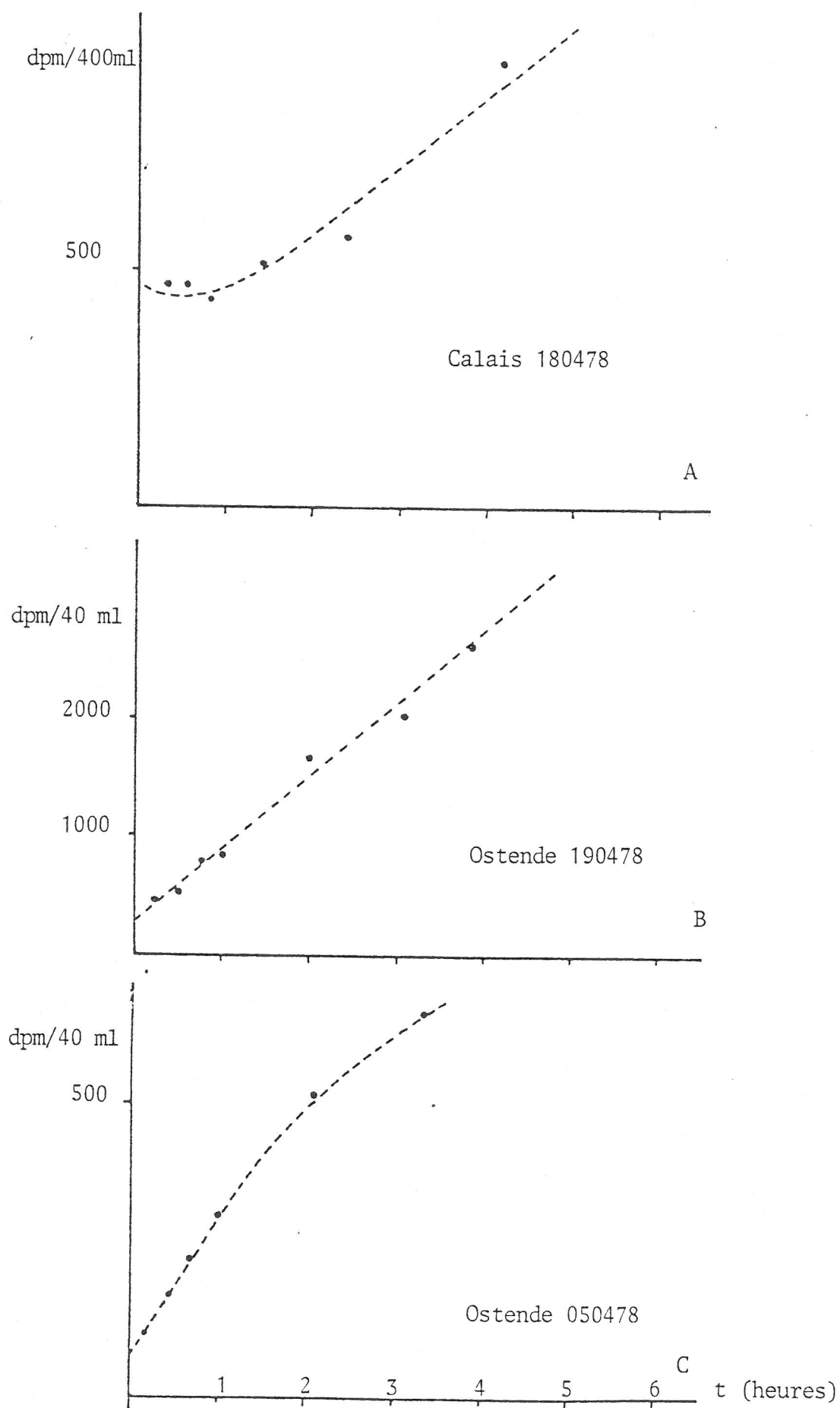


Fig. 3. Allures possibles des cinétiques de marquage de la fraction excrétée.

atteindre 50%; celle due à l'existence d'une latence est toujours plus faible.

Remarque :

Les différences parfois significatives entre les sous-estimations exprimées sous forme de taux ou de valeurs absolues de production dissoute (tableau XI) correspondent à une diminution de la production au cours de l'incubation.

Cette diminution peut être attribuée soit à des phénomènes respiratoires, soit à la présence de microzooplancton dans l'échantillon.

3.5.2. Calcul de l'uptake hétérotrophe réalisé sur la production dissoute

Outre la recherche de la "vraie" excrétion, l'intérêt des cinétiques de produits extracellulaires marqués réside dans la recherche du flux d'uptake des produits d'excrétion phytoplantonique.

Ces flux peuvent être estimés par calcul à partir de la courbe d'évolution des produits excrétés dans l'échantillon incubé. En effet, si on considère le modèle b de la figure 1 dans lequel on suppose E constant, l'évolution de la radioactivité des produits excrétés (E^+) est donnée par la relation :

$$\frac{dE^+}{dt} = e \cdot a_{CO_2} - h \cdot a_E$$

dans laquelle a_{CO_2} : activité spécifique de l'eau

a_E : activité spécifique du pool de produits excrétés = $\frac{E^+}{E}$

$$\text{d'où } \frac{dE^+}{dt} = e \cdot a_{CO_2} - \frac{h \cdot E^+}{E}$$

$$\text{or } \frac{h}{E} = \frac{1}{\tau} \quad (\text{activité relative d'utilisation de E})$$

$$\text{donc } \frac{dE^+}{dt} = e \cdot a_{CO_2} - \frac{1}{\tau} E^+ \quad (1)$$

Tableau XI

Stations	Vitesses initiales			Moyennes calculées pour une incubation de 4 h			sous-estimation de la production dissoute taux %	Utilisation hétérotrophe $\mu\text{gr C/l.h}$
	PP $\mu\text{gC/lh}$	Pd $\mu\text{gC/lh}$	% excrét.	PP $\mu\text{gC/lh}$	Pd $\mu\text{gC/lh}$	% excrét.		
Calais								
04.04.78	6.54 $\pm$.12	1.56 $\pm$.15	19%	6.54 $\pm$.12	1.31 $\pm$.13	17%	16% ⁺	.25
18.04.78	1.93 $\pm$.03	.57 $\pm$.06	23%	1.71 $\pm$.03	.45 $\pm$.05	21%	11% ⁺	
17.05.78	3.42 $\pm$.06	3.95 $\pm$.40	54%	2.38 $\pm$.04	2.65 $\pm$.30	53%	2%	
moyenne	3.96	2.03	33%	3.54	1.47	29%	10%	
Ostende								
18.10.77	9 $\pm$.16	6.8 $\pm$.7	43%	7.28 $\pm$.13	6.2 $\pm$.6	46%	0%	1.05
05.04.78	35.8 $\pm$.60	10.4 $\pm$ 1	22%	35.80 $\pm$.60	5.2 $\pm$.5	13%	50%	
19.04.78	5.07 $\pm$.10	4.1 $\pm$.4	44%	4.40 $\pm$.10	3.5 $\pm$.3	44%	0%	
16.05.78	9.67 $\pm$.17	14.8 $\pm$ 1.5	60%	9.30 $\pm$.17	12.6 $\pm$ 1.5	57%	11%	
moyenne	14.9	9.05	38%	14.2	6.9	33%	15%	
Hansweert								
21.10.77	13.91 $\pm$.25	.48 $\pm$.05	4%	11.98 $\pm$.21	.53 $\pm$.05	4%	0% ⁺	20%
07.04.78	3.33 $\pm$.06	2.22 $\pm$.20	40%	2.8 $\pm$.05	1.35 $\pm$.13	32%	28% ⁺	
21.04.78	4.76 $\pm$.08	0	0%	4.76 $\pm$.08	0	0%	0%	
19.05.78	9.16 $\pm$.16	1.31 $\pm$.13	12%	8.6 $\pm$.15	.75 $\pm$.08	8%	37%	
moyenne	7.80	1	11%	7	.66	9%	16%	

+ sous-estimation due au temps de latence.

si on pose : $e.a_{CO_2} = A$ et $\frac{1}{\tau} = B$

$$(1) \text{ devient : } \frac{dE^+}{dt} + BE^+ = A$$

dont la solution analytique est :

$$E^+ = \frac{A}{B} (1 - e^{-Bt})$$

applications :

Sur la dizaine de cinétiques de 4 heures effectuées, 3 seulement montrent une consommation hétérotrophe telle que le calcul de $1/\tau$ soit réalisable (tableau XII et figures 4, 5 et 6).

Dans les autres cas il eut fallu de plus longues incubations pour déceler une consommation éventuelle.

STATION	$1/\tau (h^{-1})$
Ostende 050478	.39
160578	.07
Calais 170578	.38

Tableau XII

Comparées aux mesures de temps de turnover de petits substrats effectuées par le groupe "bactéries" (G. Billen et C. Joiris), ces quelques valeurs de $1/\tau$ paraissent exceptionnellement élevées.

Par contre, les moyennes calculées pour l'ensemble des situations conduisent à des estimations de l'utilisation hétérotrophe moyenne plus conformes à ces mesures (tableau XI).

A ce stade-ci de nos expériences, une question se pose : une cinétique d'excrétion de 4 heures peut-elle d'une manière générale mesurer une consommation hétérotrophe dans les trois biotopes étudiés?

Pour y répondre, nous avons utilisé le modèle théorique en y injectant différentes valeurs de $1/\tau$: figure 7

fig. 4

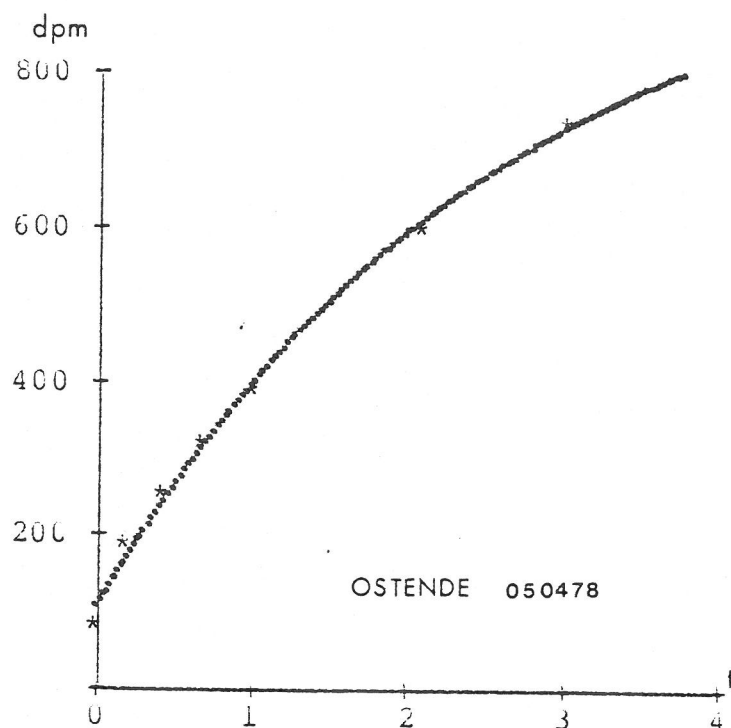


fig. 5

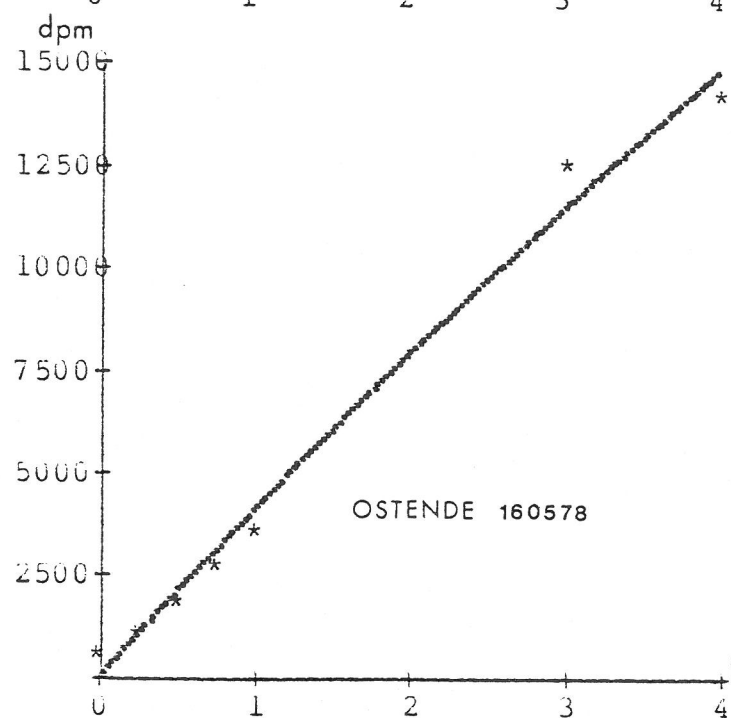


fig. 6

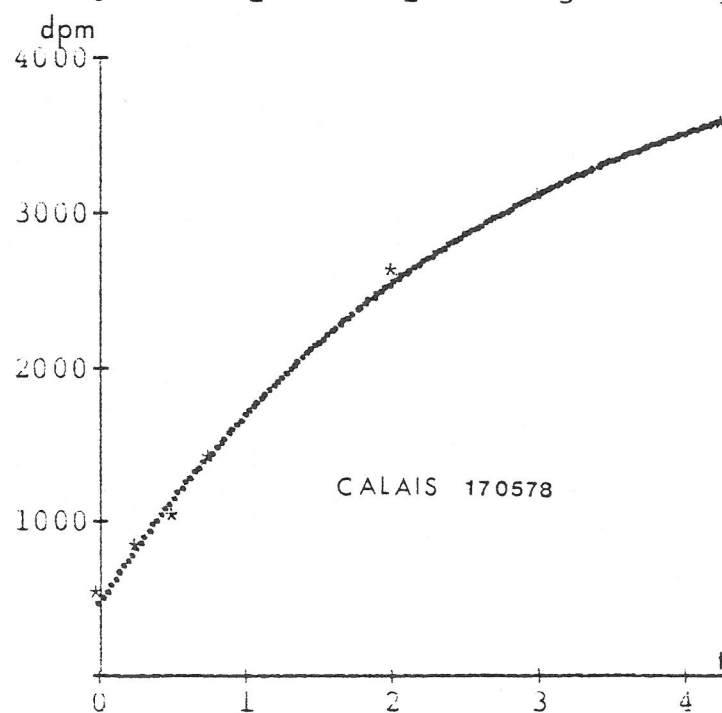
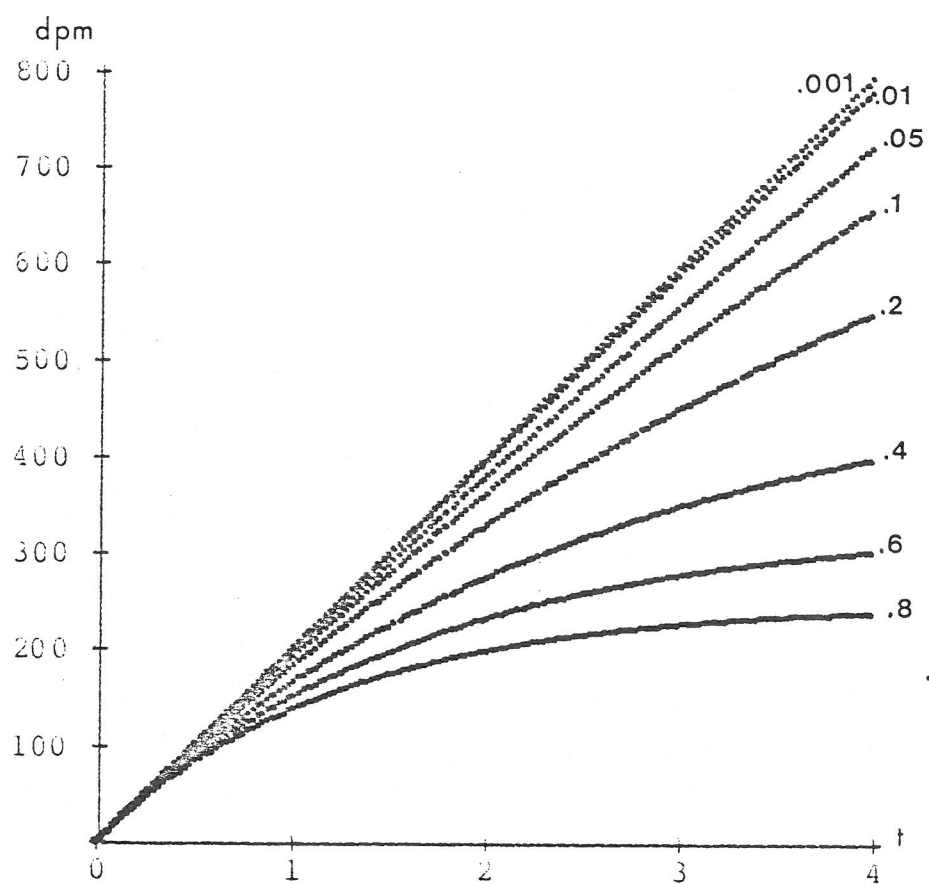


fig.7 : courbes d'évolution des produits extracellulaires marqués pour différentes valeurs de $1/\tau$



Tenant compte d'une erreur relative de 10% sur la mesure d'excrétion, il ressort de cet exercice que les valeurs de $1/\tau$ donnant lieu à une déviation significative de la droite d'excrétion phytoplanctonique sont $\gg .05$.

Ces valeurs sont généralement supérieures (du moins à Ostende et à Calais) aux mesures de temps de turnover des petits substrats (voir synthèse bactéries). Dans l'hypothèse où les différentes sortes de molécules excrétées sont effectivement représentées par ces petits substrats et où ces derniers constituent la grosse majorité des métabolites utilisées par les bactéries, on ne devrait pas observer de consommation hétérotrophe endéans les 4 heures. Les valeurs de $1/\tau$, .39 et .38, calculées pour les cinétiques d'excrétion correspondraient donc à des situations exceptionnelles expliquées soit par une non-stationnarité momentanée, soit par une importante excrétion de molécules n'entrant pas dans la catégorie des "petits substrats" et effectivement utilisées rapidement par les hétérotrophes.

3.6. Valeurs intégrées des flux de production particulaire et dissoute dans les trois zones étudiées.

Afin de permettre une comparaison avec les flux d'assimilation hétérotrophe mesurés dans le groupe "bactéries" nous avons procédé aux calculs suivants :

3.6.1. *Production particulaire intégrée par m^2 et par jour*

La forme de la relation [Prod. part. - lumière] étant relativement bien connue, on peut tenter d'appliquer le modèle de Vollenweider au calcul d'intégration sur la profondeur et la journée.

Les résultats présentés au tableau XIII sont cependant à prendre avec prudence, beaucoup de paramètres devant encore être mieux validés.

Dans la formule générale :

$$\int_0^{-\infty} \int_{t_0}^{t_t} p_z dz = \frac{p_{opt}}{\eta} \cdot \sum f(I'_{0t})$$

l'algorithme $\sum f(I'_{0t})$ est basé sur une série d'hypothèses concernant la forme de la relation photosynthèse-lumière (ici : "Vollenweider II", à titre provisoire) et l'évolution de la lumière dans la journée (ici : la courbe sinusôïdale moyenne, typique pour la saison). Cependant, le coefficient d'extinction et p_{opt} doivent être effectivement déterminés chaque fois.

On voit dans le tableau XIII que l'algorithme multiplicateur $\sum f(I'_{0t})$ ne varie pas énormément selon la saison ou le biotope. Ce sont en fait la transparence de l'eau et l'importance du stock (+ problèmes possibles d'hétérogénéité verticale à Calais), combinées à l'efficacité de production par unité de biomasse, qui conditionnent la production primaire particulière intégrée.

Les valeurs de production en mer figurant au tableau XIII sont des valeurs assez basses. Elles s'inscrivent cependant dans les gammes connues pour la Baie Sud de la Mer du Nord en juillet et octobre. Rappelons que la production particulière peut atteindre $3000 \text{ mg C/m}^2 \text{ j}$ lors du pic de printemps.

3.6.2. Production dissoute intégrée par m^2 et par jour

Prenant l'hypothèse - simplifiée (voir § 4.1.2) - d'une proportion constante de production dissoute, on a :

$$\text{production dissoute} = \frac{\epsilon \cdot \text{production particulière}}{1 - \epsilon}$$

où ϵ = fraction du total, excrétée

Tenant compte de la sous-estimation de 10 à 16 % sur les taux mesurés dans les expériences non cinétiques (voir tabl. XI) et utilisant les valeurs d'excrétion du tableau IV, on peut calculer les productions dissoutes intégrées, figurant au tableau XIII

Avril

Juillet

Octobre

	$\Sigma f(I'_0)$	Prod. partic.	ε corrige	Prod. diss.	Prod. totale	$\Sigma f(I'_0)$	Prod. partic.	ε corrige	Prod. diss.	Prod. totale	$\Sigma f(I'_0)$	Prod. partic.	ε corrige	Prod. diss.	Prod. tot.
<u>Calais</u>															
1977	-					17.5	260(?)	.81	1108	1368	13	117(?)	.33	58	175
1978	~20(?)					25	210	.16	40	250	-	-	-	-	-
<u>Ostende</u>															
1977	-					-	-	-	-	-	15.5	251(?)	.40	167	418
1978	~20(?)					28	474	.06	30	504	-	-	-	-	-
<u>Hansweert</u>															
1977	-					-	-	-	-	-	13	15(?)	.11	2	17
1978	~20(?)					-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tableau XIII : Algorithme multiplicateur et production particulaire, dissoute et totale ($\text{mg C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$)

(?): l'incertitude sur un calcul de production particulaire se transmet évidemment au calcul du production dissoute et totale.

II. 4. Régulation des métabolismes par les facteurs du milieu

Pour comprendre l'évolution du système et éventuellement la modéliser il faut absolument que soient connues les contraintes qu'exercent les facteurs du milieu (lumière , température , concentration en nutriments limitants ,etc.) sur les différents flux que l'on a cherché à identifier et quantifier (voir §§ précédents) .

Celles-ci s'appliquent plus précisément aux constantes cinétiques des réactions biochimiques qui déterminent ces flux.

La recherche en ce domaine consiste à établir les lois selon lesquelles les constantes cinétiques répondent aux variables de commande. Il est évident que les compartiments biologiques auxquels on s'adresse doivent être homogènement fonctionnels. C'est la raison pour laquelle le fractionnement en nanno- et microplancton est poursuivi.

C'est dans le domaine de la relation production particulaire-lumière que cette recherche est la plus avancée actuellement.

Aujourd'hui , et avant que l'étude précitée ne soit complétée (la plupart des acquis n'étaient que des premières indications), s'ajoutent une série de nouvelles variables (excrétion, vitesses de synthèse de métabolites divers , respiration, etc.) qu'il s'agira d'aborder de la même manière.

De plus, l'étude du rôle de la lumière ne doit pas faire oublier celui des autres facteurs (nutriments notamment).

4.1 Influence de la lumière

4.1.1. *Influence de la lumière sur la production particulaire*

La relation photosynthèse-lumière et les modèles qui la décrivent le plus justement ont déjà été étudiés lors du programme CIPS (Mommaerts, in Projet Mer , Rapp.final,8) en ce qui concerne la Mer du Nord.

Dans le cadre du projet "Matières organiques" il convenait de préciser les valeurs des paramètres utiles de cette relation , pour les deux biotopes supplémentaires.

Les rapports OM/1978 09,15 et 18 fournissent les données brutes permettant de reconstituer une série de courbes photosynthèse-lumière (fig.8) .

Le tableau XIV donne les valeurs probables des paramètres de saturation I'_K et p_{opt} (voir fig. 8) déduits de ces courbes et permettant la modélisation de la production intégrée sur la profondeur (voir § II.3.6.).

Du point de vue de la recherche sur les régulations , il est particulièrement utile de suivre les variations des paramètres k_{opt} ($=p_{opt}/\text{chlor.a}$) et α ($=k_{opt}/I'_K$) qui ont des significations physiologiques précises (tabl.XV).

	Avril 1978		Mai 1978		Juillet 1977 1978		Octobre 1977	
Station	I'_K	p_{opt}	I'_K	p_{opt}	I'_K	p_{opt}	I'_K	p_{opt}
CALAIS	4-6.5	2.5-6	-	-	30 20	4.5 2.5	10	4.5
OSTENDE	4-6.5 7-9	9-13 20-30	≤ 5	16	≤ 15	13	7	16
HANSWEERT	-	-	3	7	-	-	10	18

Tableau XIV. Valeurs d' I'_K (joules/cm²h) et de p_{opt} (mg C/m³h)

La variation saisonnière d' I'_K , déjà constatée en 1971-1975 pour la Mer du Nord semble confirmée. D'autre part, il ne semble pas y avoir de différences marquées entre les trois biotopes.

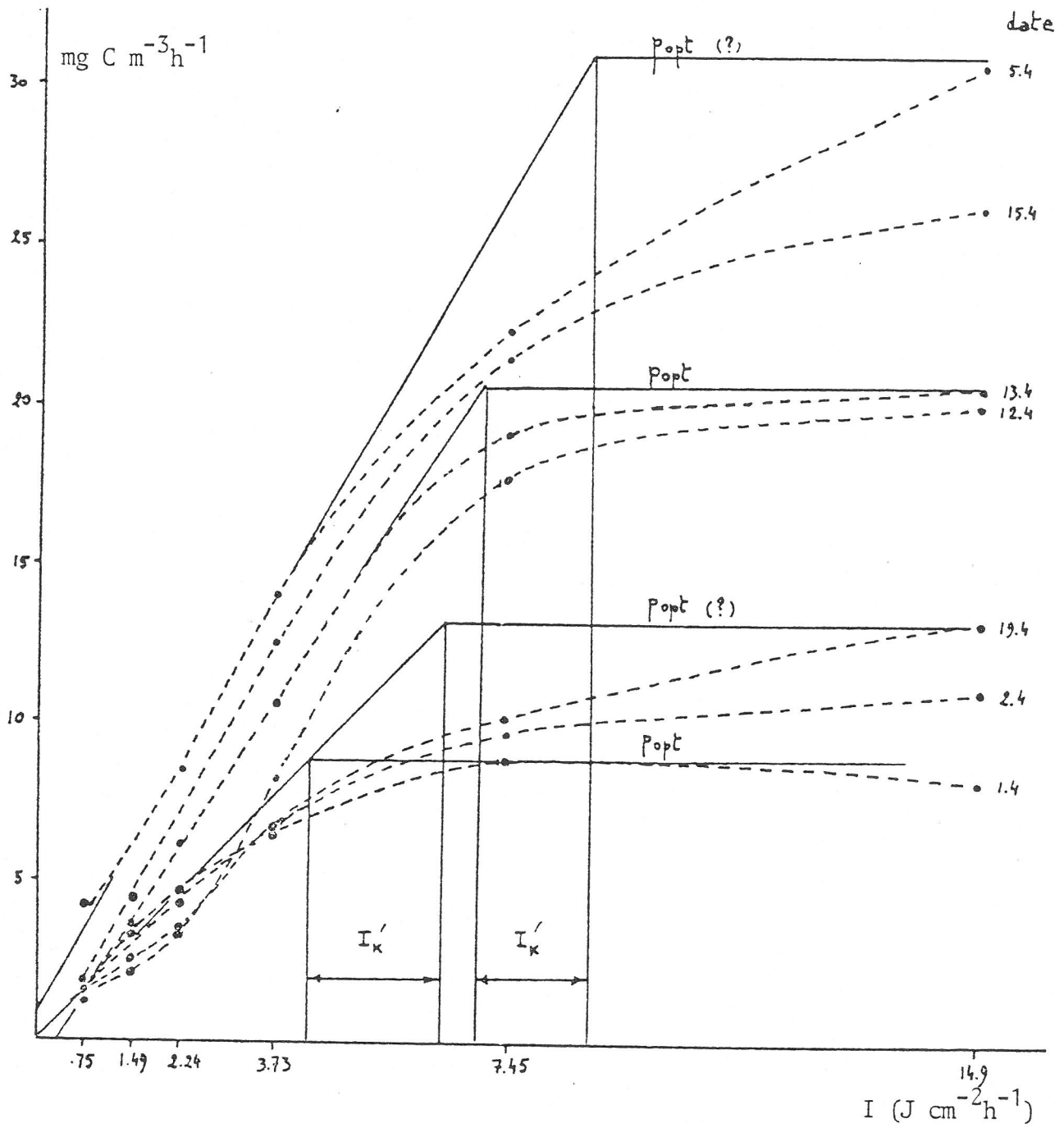


Fig. 8. Courbes production particulaire-lumière observées à Ostende, avril 1978

	Avril 1978		Mai 1978		Juillet 1977 1978		Octobre 1977	
Station	K_{opt}	α	K_{opt}	α	K_{opt}	α	K_{opt}	α
CALAIS	2.0-3.0	0.4-0.5	-	-	13.2 4.6	0.4 0.2	5.8-7.5	0.6-0.7
OSTENDE	1.4-4.4 1.0-2.7	0.2-0.6 0.2-0.7	2.7	≥ 0.5	6.9	≥ 0.4	4.0	0.6
HANSWEERT	-	-	5.2	1.7	-	-	4.0-9.5	0.4-0.9

Tableau XV : valeurs de K_{opt} (h^{-1}) et α ($h^{-1}I^{-1}$)

Les valeurs de k_{opt} et α concernent respectivement le rendement photosynthétique maximal de la chlorophylle (un paramètre pouvant notamment dépendre de la concentration en nutriments limitants et de la température) et la dépendance de la lumière en situation non saturante (un paramètre pouvant aussi être lié à l'espèce).

Pour l'instant, aucune tendance — régionale ou saisonnière — vraiment claire ne se dégage de ces valeurs. Il se peut cependant qu'à l'avenir, des données supplémentaires viennent confirmer l'impression que les valeurs de k_{opt} sont plus faibles en avril (effet de bloom) et que les valeurs de α sont plus élevées à Hansweert (adaptation à un environnement faiblement éclairé).

4.1.2. Influence de la lumière sur la production dissoute

En première analyse, la production dissoute paraît représenter une fraction relativement constante de la production totale (voir les nombreuses données du rapport OM/1978 15), c-à-d que sa relation à la lumière obéit approximativement à la même loi que la production particulaire et peut donc être simulée par le même modèle (ex: Vollenweider).

Cette conclusion n'a pu être obtenue qu'en soustrayant les chiffres d'incubation à l'obscurité pour chacune des fractions (= tentative d'élimination de la composante "fixation anaplérotique+background" pour la fraction particulaire et de la composante "background de contamination organique d'ampoule" pour la fraction dissoute). Comme les bruits de fond exacts n'étaient pas connus, les courbes de % d'excrétion montrent cependant encore une très grande variabilité aux plus faibles éclaircissements (fig. 9). La tendance moyenne (fig. 10) va dans le sens d'une légère diminution du % excrété. Pour être tout à fait correct, il convient donc de prévoir un algorithme particulier pour le calcul de l'excrétion in situ :

soit $p_I = p_{opt} \cdot f_1(I)$ l'algorithme utilisé pour la production primaire particulaire (par ex. le modèle de Vollenweider)

où : p_I = production particulaire à la lumière I

p_{opt} = " " " " optimale

$f_1(I)$ = fonction de la lumière

et $\epsilon_I = \epsilon_{opt} \cdot f_2(I)$ la relation "fraction de la production totale excrétée - lumière"

où : ϵ_I = fraction du total excrétée à la lumière I

ϵ_{opt} = " " " " optimale

$f_2(I)$ = fonction de la lumière

on définit l'algorithme suivant pour l'excrétion :

$$e_I = \frac{\epsilon_{opt} \cdot f_2(I)}{1 - \epsilon_{opt} \cdot f_2(I)} \cdot p_{opt} \cdot f_1(I)$$

Avec les données actuelles on a $f_2(I) = 0.0133 I + 0.8$

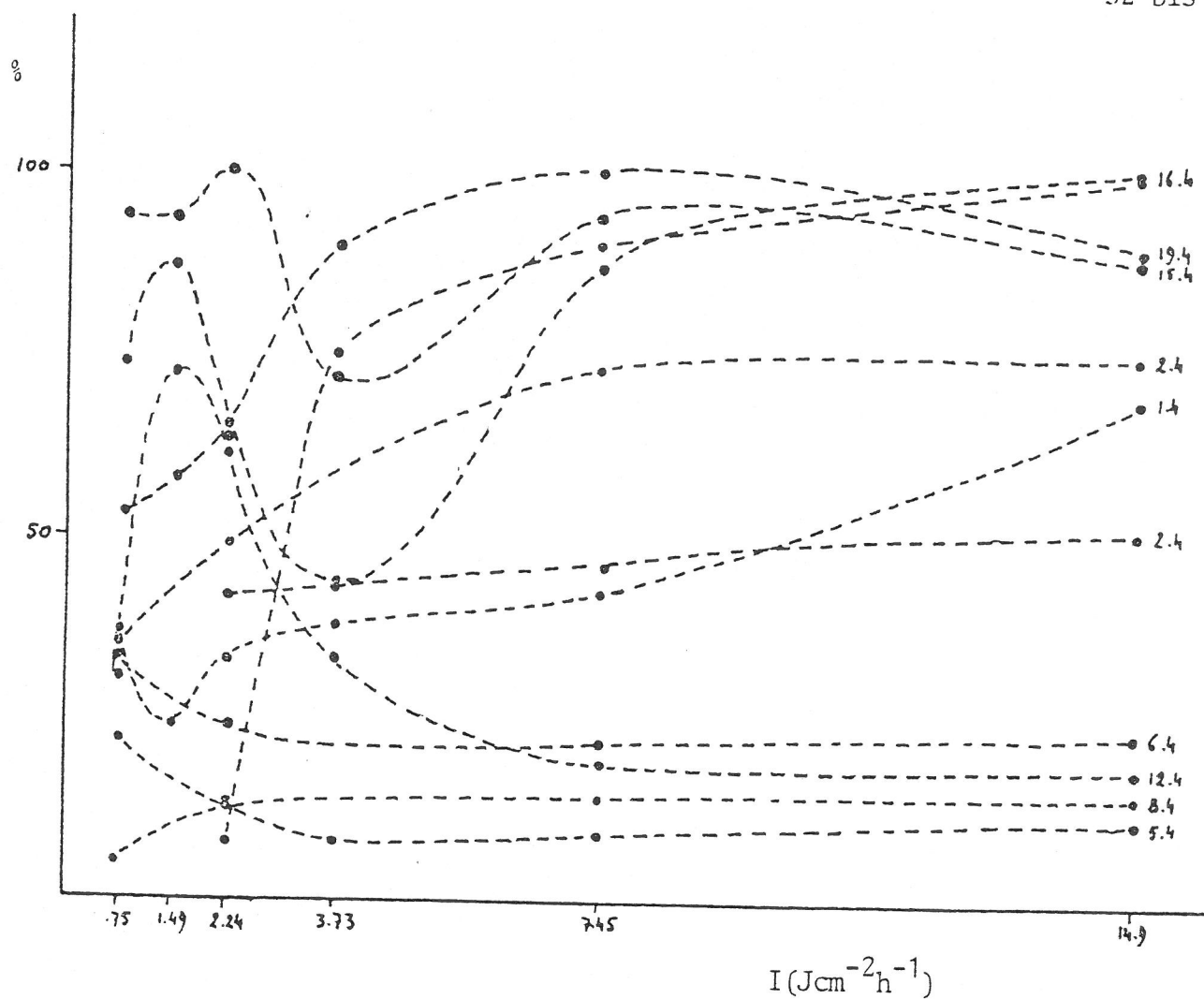


Fig. 9. Courbes production dissoute - lumière (en % de la production totale) observées à Ostende, avril 1978.

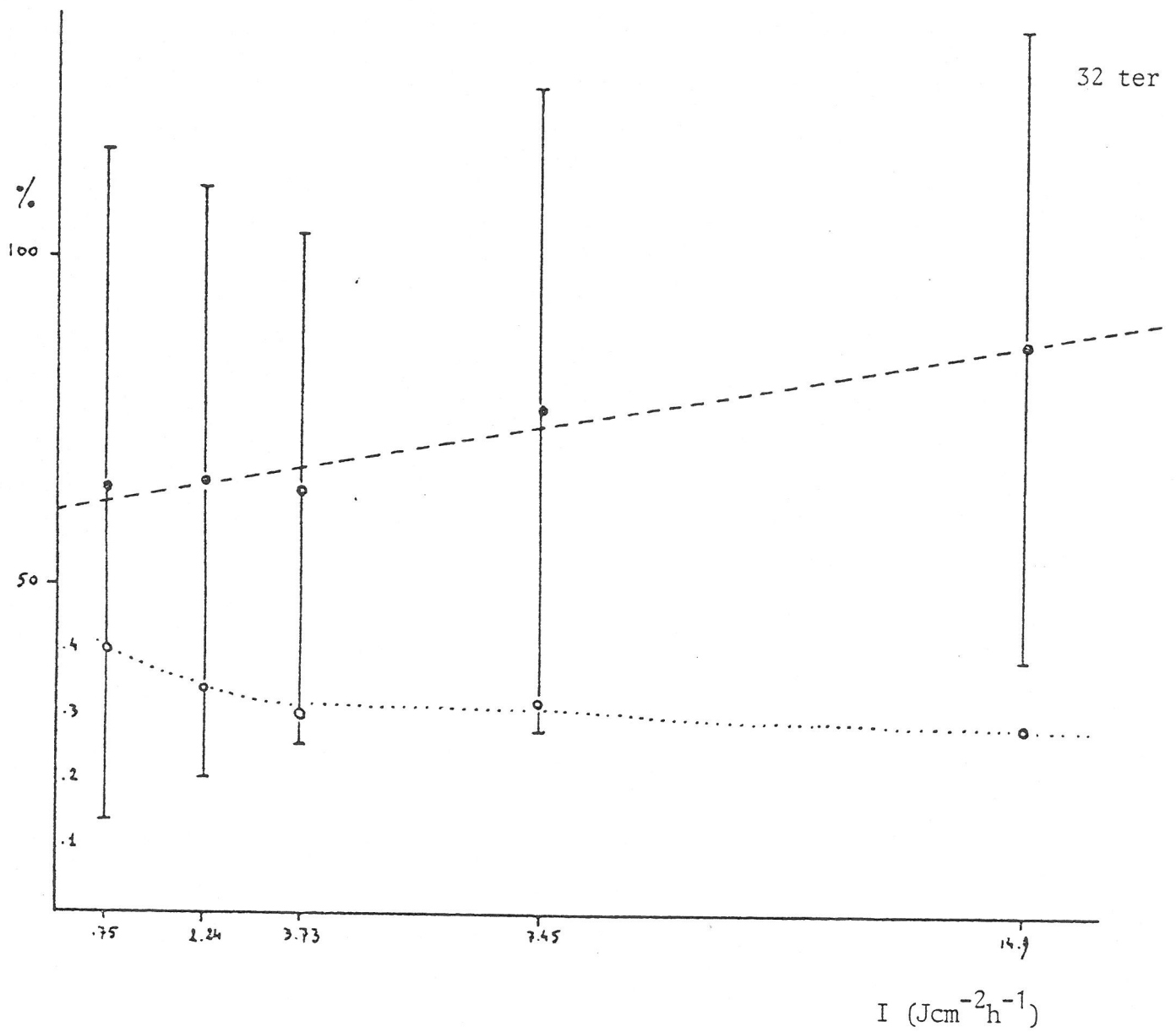


Fig. 10. Tendence moyenne du % d'excrétion (par rapport au % maximum, pris comme index 100) en fonction de l'intensité lumineuse
 cercles noirs : moyenne $\pm$ déviation standard
 cercles blancs : coefficient de variation ($\bar{m}/\sigma$)

Excrétion à l'obscurité

Se basant sur les résultats de quelques expériences préliminaires avec prémarquage , le même rapport (OM/1978 15) indique aussi que l'activité d'excrétion pourrait se prolonger pendant quelques heures après que les cellules phytoplanctoniques aient été plongées dans l'obscurité . Ce phénomène a probablement son importance du point de vue écologique puisque la turbulence de l'eau amène les organismes phytoplanctoniques à passer rapidement par des zones d'éclairement variable.

4.1.3. Autres processus influencés par la lumière

La spéciation de la synthèse des métabolites , la photorespiration , la respiration sont également influencées par la lumière . Ces aspects n'ont cependant pas encore fait l'objet de recherches particulières dans le cadre du programme "Matières organiques".

4.2. Influence de la concentration en nutriment limitant

Remarque : un rapport particulier traite des quelques données actuellement disponibles en ce qui concerne les problèmes de nutriments.

4.2.1. Régulation de la photosynthèse et de l'uptake de nutriments

Deux aspects ont été plus concrètement abordés dans la période 1977-1978 :

1. Stimulation de la production à la suite d'enrichissements en NO_3^-

Une réaction positive implique que l'élément testé est en concentration limitante dans le milieu . Une telle stimulation de la production particulière a été nettement observée à Ostende et à Hansweert en octobre 1977. Par contre , il n'y a pas eu d'effet significatif lors des croisières d'avril et mai 1978 (rapport OM/1978:18). La conclusion est très incertaine , d'autant plus que le critère retenu n'est pas le meilleur : en effet, c'est dans une stimulation de l'uptake plutôt que de la photosynthèse qu'il faut rechercher une réponse à la question d'une détermination de l'élément

limitant . Une recherche sur les autres éléments potentiellement limitants fait également défaut .

2. Recherche de la nitrate-réductase

On sait par la littérature que la synthèse de la nitrate-réductase (permettant l'utilisation de NO_3^- par le phytoplancton) est inhibée par le NH_4^+ à partir d'un certain seuil , placé fort bas ($\geq 1 \text{ M/l}$).

Comme la concentration en NH_4^+ est généralement plus élevée dans nos eaux , la question de la disponibilité de NO_3^- se posait fortement . Cette question a été résolue en partie (rapport OM/1978:21) puisqu'on observe de la nitrate-réductase presque chaque fois qu'il y a du phytoplancton . Il faut cependant souligner que cela n'implique pas automatiquement que le NO_3^- soit effectivement utilisé par le phytoplancton .

4.2.2. Nature des produits de synthèse

La nature des produits métabolisés par les cellules phytoplanctoniques dépend de différents facteurs liés à l'espèce (position taxonomique, état physiologique) et au milieu (nutrients , lumière , salinité , température). Quoiqu'encore peu nombreux , les résultats acquis sembleraient indiquer que chaque milieu supporte la croissance d'une communauté phytoplanctonique propre , caractérisée par une composition biochimique propre , indépendamment de la diversité des espèces et peut-être de la taille des organismes.

Il semblerait d'autre part que la richesse plus ou moins grande d'un milieu en azote minéral dissous influence les proportions de protéines et d'hydrates de carbone nouvellement synthétisés :

- une communauté phytoplanctonique se développant dans un milieu oligotrophe (Calais) synthétise relativement plus d'hydrates de C que de protéines ($\text{P}^+/\text{H}^+ < 1$).
- les populations phytoplanctoniques des milieux riches en azote minéral dissous (Ostende - Hansweert) ont un taux de protéines supérieur à celui des hydrates de C ($\text{P}^+/\text{H}^+ > 1$).

III. Conclusions

III.1. Résultats et problèmes en suspens

Les diverses recherches sur le phytoplancton qui — pour obéir à une certaine logique — ont été présentées dans un cadre d'approche systématique, ont apporté des débuts de réponses aux deux problèmes principaux qui motivaient le groupe "Matières Organiques":

1.1. Un problème général

La mise en évidence et l'étude de variantes significativement différentes des cycles biogéochimiques est-elle susceptible de faire progresser notre compréhension des mécanismes qui régissent le fonctionnement des écosystèmes marins de nos régions ?

Il a en tout cas été établi que des différences nettes existent entre Calais, Ostende et Hansweert en ce qui concerne la composition biochimique des organismes phytoplanctoniques et des détritiques ainsi que dans les "patterns" de biosynthèse. Ceci pourrait avoir une influence au niveau des consommateurs (bactéries, surtout vis-à-vis de la matière dissoute, et zooplancton, surtout vis-à-vis de la matière particulaire).

Par contre, on n'a pas pu mettre en évidence des différences significatives en ce qui concerne les taux de production, d'excrétion, la répartition entre nanno- et microplancton, les paramètres de la relation photosynthèse-lumière. Ceci n'est cependant pas un résultat définitif car, pour beaucoup de ces aspects, le nombre de mesures était nettement insuffisant à moins que ce ne soient les conditions du milieu qui étaient exceptionnelles (climat défavorable, par ex.).

Enfin, une série d'aspects importants n'ont pas été abordés pendant cette période : ex.-nature des populations (à mettre en rapport avec grazing)

- régulation de l'uptake par les nutriments limitants
- importance de la mortalité naturelle du phytoplancton
- spéciation de la production dissoute
- etc.

1.2. Un problème particulier

Sachant que les chiffres de consommation hétérotrophe globale étaient incompatibles avec les valeurs avancées jusqu'ici pour la production primaire brute, était-il possible que le phytoplancton soit néanmoins une source importante de petits métabolites pouvant servir de substrats aux bactéries hétérotrophes ? Au cas où l'excrétion phytoplanctonique ne pouvait expliquer cet apport de matières organiques, y avait-il d'autres explications aux valeurs élevées de respiration globale ?

Des progrès importants ont été accomplis en ce qui concerne la quantification correcte de l'excrétion phytoplanctonique (mise au point d'une approche cinétique), de la forme de régulation par la lumière et du calcul de l'uptake hétérotrophe éventuel à partir des écarts aux taux initial.

On a montré que, quoique non négligeable, la production dissoute n'était généralement pas supérieure à la production particulaire.

D'autre part, l'uptake hétérotrophe sur la production dissoute est en général assez faible.

Il semble donc qu'il faille trouver d'autres raisons aux chiffres élevés de respiration globale à l'obscurité. La possibilité d'une respiration ou d'une photorespiration phytoplanctonique plus élevée que prévues a été discutée. Il y a cependant un ensemble de faits contradictoires qui continuent à obscurcir ce problème : selon des données récentes de la littérature, la respiration phytoplanctonique serait supprimée à la lumière et de toute façon très faible à l'obscurité. D'autre part, des mesures de fixation de CO_2 marqué pouvant être attribuée aux "bactéries libres" (fraction comprise entre 0.2 et 1 micron) impliquent des respirations très importantes.

III.2. Thèmes de recherches futures

Les questions soulevées au § précédent constituent évidemment des sujets de recherche prioritaires :

- la respiration et/ou la photorespiration du phytoplancton peuvent-elles contribuer de manière importante à la respiration globale ? Comment se fait la régulation de ces activités ? Des recherches indicatives peuvent se faire à l'aide de

cultures axéniques . D'autre part , il existe des méthodes permettant de mesurer le taux de photorespiration .

- on cherchera à préciser les interactions suivantes :

-phytoplancton-zooplancton : par des mesures de spéciation de la matière organique particulaire , couplées à des dosages d'enzymes digestifs du zooplancton

-phytoplancton-bactéries : par des mesures de spéciation de la production dissoute

- en ce qui concerne des paramètres déjà connus , une série de points restent à préciser en ce qui concerne les régulations (effets des nutriments sur la production primaire et l'uptake , sur l'excrétion , sur la spéciation des métabolites excrétés ; excrétion à l'obscurité et aux fortes lumières).
- d'autres paramètres n'ont jamais été étudiés : il en va ainsi de la mortalité "naturelle" (non due au grazing) dont la quantification est importante pour la modélisation du système et qui peut représenter un facteur important dans le déterminisme de la fourchette phyto-zoo ou phyto-bactéries.

Certaines expériences sont prévues pour tenter d'évaluer l'activité exo-enzymatique déployée sur du matériel cellulaire mort .

Références bibliographiques

- Beyers, R.J., 1965 . The pattern of photosynthesis and respiration in laboratory microecosystems . in C.R.Goldman (ed.) Primary productivity in aquatic environments . Mem. Ist.Ital.Idrobiol., 18 suppl. Univ. of California Press, Berkeley. , pp. 61-74.
- Cheng, K.H. and Colman, B., 1974. Measurements of photorespiration in some microscopic algae . Planta (Berl.) , 115, 207-212.
- Joiris, C., 1977. On the role of heterotrophic bacteria in marine ecosystems : some problems . Helgoländer wiss.Meeresunters., 30, 611-621.
- Odum, H.T., Beyers, R.J. and N.E.Armstrong, 1963. Consequences of small storage capacity in nanoplankton pertinent to measurements of primary production in tropical waters . J. of Mar. Res., p.191
- Radmer, R.J. and B.Kok, 1976. Photoreduction of O_2 primes and replaces CO_2 assimilation . Plant Physiol., 58, 336-340.

Liste des rapports techniques utilisés.

- TECH. REP. OM/1978 03 : C. Lancelot-Van Beveren : Mesure de la production photosynthétique particulaire et dissoute.
- TECH. REP. OM/1978 05 : C. Lancelot-Van Beveren : Croisières "matières organiques": protéines, hydrates de carbone, lipides particuliers et amines primaires dissoutes.
- TECH. REP. OM/1978 09 : A. Bertels en J. Nijs : Kruisvaarten organische stoffen, juli en oktober 1977. Primaire produktie.
- TECH. REP. OM/1978 13 : J.P. Mommaerts : Note sur le problème de cohérence entre mesures d'activités autotrophes et hétérotrophes dans les écosystèmes marins.
- TECH. REP. OM/1978 15 : A. Bertels : Kruisvaart organische materie : April 1978. Excretie en primaire produktie bepaling in de Noordzee.
- TECH. REP. OM/1978 17 : J. Nijs : Chlorofyl- en pheophytine waarden, organische stoffen mei en juli 1978.
- TECH. REP. OM/1978 18 : J. Nijs en A. Berthels : Bruto resultaten van de particuliere en opgeloste primaire produktie voor Oostende-Calais-Hansweert van 1978.
- TECH. REP. OM/1978 21 : M. Somville : Dosage de la nitrate réductase en Mer du Nord et dans la partie aval de l'estuaire de l'Escaut.
- TECH. REP. OM/1978 22 : C. Lancelot-Van Beveren : Spéciation biochimique de la production phytoplanctonique particulaire.
- TECH. REP. OM/1978 23 : C. Nihoul : Zuurstof verbruik door fotosynthetische organismen in het licht - Fotorespiratie.
- TECH. REP. SURVEY/1978 03 : J. Nijs en A. Bertels : Dosage van chlorofyl- en pheophytinepigmenten in de Belgische kustwateren tijdens het jaar 1977.
- TECH. REP. SURVEY/1978 07 : J.P. Mommaerts et G. De Cadet : Seizoen variatie en ruimtelijke verspreiding van de nutriënten in de Zuidelijke Noordzee (1978). Implicaties betreffende verbruik en regeneratie.
- Rapport A.R.C. 1977 : C. Lancelot-Van Beveren : Variations saisonnières des principaux métabolites du phytoplancton (protéines, hydrates de carbone, lipides) dans la zone côtière de la Baie Sud de la Mer du Nord.
- Programme National R & D, Projet Mer, Vol. 8 (Ed. Nihoul & Polk): Chaînes trophiques et cycles des nutriments