

L'OLIGOTROPHIE: UN CONCEPT EN EVOLUTION

A. Herbland
CREMA-L'Houmeau, B.P. 5, L'Houmeau, France

SUMMARY

For approximately the last 15 years, there has been a great debate upon the estimation and the importance (at a global scale) of the primary production in the oligotrophic oceans (tropical and sub-tropical offshore oceans).

We can, artificially but logically, divide this period into three sequences. The first one, which can be described as the "pre-crisis" or classical scheme (i.e., oligotrophy is equivalent to a "biological desert") is the rule, and the observations and interpretations agree.

A second phase, called a "conflictive period" during which many observations tend to break the old concept.

A third and last phase, where a new concept of oligotrophy appears: very small phytoplankton, high growth rates, nutrient at nano-molar concentrations, rapid transient uptake are among the most important discoveries in these biological systems.

The ideas and results of these three periods are briefly presented in this paper. A possible consequence on the biology of tuna is raised in the conclusion.

RESUME

Depuis une quinzaine d'années, un grand débat s'est instauré autour de l'évaluation, et donc de l'importance, de la production primaire dans les océans oligotrophes (océans tropicaux et subtropicaux du large).

On peut artificiellement, mais logiquement, découper cette période en trois phases. Une première phase qu'on peut qualifier de "pré-crise", où le schéma classique, c'est-à-dire oligotrophie, égale à "désert biologique", est la règle et pendant laquelle toutes les observations et interprétations concordent. Une seconde phase, appelée "période conflictuelle", pendant laquelle, au contraire, un nombre important d'observations qui tendent à remettre le concept d'oligotrophie sont apparues. Une troisième et dernière phase qui voit émerger une nouvelle conception de l'oligotrophie, différente de l'ancienne, mais qui est également très éloignée des excès de la seconde.

Ces trois phases sont successivement et succinctement présentées, et une conséquence possible pour la biologie du thon est évoquée dans la conclusion.

RESUMEN

Desde hace unos quince años, existe un gran debate en torno a la estimación y, por tanto, a la importancia (a escala global) de la producción primaria en los océanos oligotróficos (alta mar de los océanos tropicales y subtropicales).

Podemos, de una forma artificial pero lógica, desglosar este período en tres fases: la primera, que podríamos calificar de "precrisis", donde el esquema clásico, es decir, la oligotrofia, equivalente al "desierto biológico", es la regla, y donde todas las observaciones e interpretaciones concuerdan. Una segunda fase, denominada "período conflictual", durante la cual, al contrario, muchas observaciones tienden a poner en duda el antiguo concepto.

Una tercera y última fase donde aparece un nuevo concepto de oligotrofia: fitoplancton muy pequeño, tasas de crecimiento muy altas y nutrientes en concentraciones nano-molares, distinto al de la segunda fase, pero que resulta igualmente muy alejado de los excesos de la segunda fase.

Estas tres fases se presentan de forma sucesiva y sucinta, y se menciona en la conclusión una posible consecuencia para la biología del atún.

Introduction :

A la fin du tour du Monde du Navire Océanographique la "Galathea", le danois STEEMANN NIELSEN, l'inventeur de la méthode au ^{14}C -celle-là même qui allait devenir la méthode pour mesurer la fixation photosynthétique du carbone minéral dans l'océan mondial- concluait : "The laws governing organic productivity in tropical and subtropical parts of the oceans are not very complex (STEEMANN NIELSEN, 1955)".

Cette phrase qui, quelques trente années plus tard pourrait prêter à sourire, reflète bien le processus général d'acquisition des connaissances : seules les choses mal connues sont simples, l'ignorance masquant la complexité.

Le débat qui s'est instauré depuis une quinzaine d'années sur l'estimation de la production primaire dans les océans oligotrophes (les océans tropicaux et subtropicaux du large) est une bonne illustration de ce principe. Avant 1970, tout était simple et cohérent : les méthodes, les observations et les concepts s'accordaient. Puis progressivement au fur et à mesure des découvertes multiples, le bel édifice a commencé à se lézarder et le doute s'est installé. A partir de ce moment, toutes les publications allaient dans le même sens : la contestation du dogme de l'oligotrophie avec parfois des estimations de flux de carbone si fantaisistes qu'elles ne résistaient pas à l'analyse.

Dans les quelques pages qui suivent nous allons tenter de résumer brièvement et de manière non exhaustive ce qui s'est passé dans la sphère des océanographes confrontés à l'oligotrophie. L'exposé comprendra trois parties :

- 1/ Le schéma classique de l'oligotrophie
- 2/ La remise en cause du concept
- 3/ Vers une réconciliation et la mise en place d'un nouveau paradigme

1/ Le schéma classique : oligotrophie équivalent de "désert biologique".

Jusqu'à la fin des années 60, toutes les observations dans les mers oligotrophes convergeaient : absence quasi complète de sels nutritifs (en

particulier de nitrate, et parfois de phosphate) dans la couche homogène chaude ; faibles valeurs de chlorophylle indicatrices de faibles biomasses phytoplanctoniques ; très rares cellules de phytoplancton visibles au microscope inversé. La méthode au ^{14}C (seule méthode suffisamment sensible dans ces eaux pauvres) conduisait à des valeurs très basses de la fixation photosynthétique du carbone ($<200 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$). Enfin, le taux de croissance du phytoplancton était lui aussi très faible : de l'ordre de 0,2 doublement par jour.

On estimait à l'époque que l'essentiel de la production primaire (près de 90 % de la production totale) était assuré par la production dite de "régénération", c'est-à-dire par des éléments nutritifs excrétés ou reminéralisés par les hétérotrophes (zooplancton et bactéries), éléments qui ont donc coûté de l'énergie et de l'oxygène à l'écosystème pour être produits.

Toute cette faible activité était expliquée par la présence d'une thermocline permanente, agissant comme une barrière qui ne laisse passer que très peu de sels nutritifs dans la couche superficielle.

En résumé, et pour employer un style journalistique expressif, l'oligotrophie était synonyme de "désert biologique".

Or, à partir du début des années 70, plusieurs découvertes plus ou moins simultanées vont faire voler en éclat le concept du "désert biologique".

2/ La période conflictuelle : une énumération impressionnante de remises en cause.

a) Les premiers à tirer la sonnette d'alarme furent les bactériologistes (SOROKIN, 1971 ; SIEBURTH, 1977). Par des méthodes -il est vrai contestables- ils ont mesuré des valeurs de production bactérienne très élevées. Or, dans l'océan du large éloigné de toute source de matière organique d'origine exogène, l'énergie nécessaire au développement des bactéries ne peut provenir que des produits organiques de la photosynthèse (assimilation et excrétion).

Puisque la production primaire estimée par la méthode au ^{14}C ne permettait pas d'assurer l'entretien des hétérotrophes de la colonne d'eau, ils en concluaient qu'elle était largement sous estimée.

b) Un peu plus tard, le doute s'est installé chez les "productivistes" eux-mêmes : des flacons d'incubation trop petits, des durées d'incubation trop longues, un manque de précaution dans la manipulation des échantillons sont apparus comme autant de causes de sous-estimation (GIESKES *et al.*, 1979). On s'est aperçu aussi que la présence de métaux-traces dans des flacons d'incubation en verre pouvait provoquer une inhibition sensible de la photosynthèse dans les eaux oligotrophes (FITZWATER *et al.*, 1982). De même, le câble porteur souvent rouillé, était accusé de contaminer les échantillons en métaux. Tout récemment, WILLIAMS, sous presse, a montré qu'une bouteille Niskin de 30 l, très fréquemment utilisée pour les prélèvements d'eau destinées aux mesures de production était aussi responsable d'une diminution de la photosynthèse : en fait, le coupable est le caoutchouc qui relie les deux couvercles de la bouteille ...

Bref, une analyse minutieuse de toutes les étapes de la méthode au ^{14}C a fait apparaître des causes multiples de sous-estimation.

c) Une autre découverte allait augmenter le trouble dans les esprits : GOLDMAN *et al.*, (1979) se sont aperçus, avec des cultures de phytoplancton, que le rapport de REDFIELD (expression de la composition chimique du phytoplancton $\text{C/N/P} = 106/16/1$) n'était seulement obtenu que lorsque le taux de croissance du phytoplancton était proche du taux de croissance maximal. Or dans les eaux du large, le rapport de REDFIELD est la norme. Faut-il en déduire que le phytoplancton de ces eaux pauvres est voisin de son taux maximal de croissance ? Ce résultat allait à l'encontre de l'idée reçue qui stipulait que le phytoplancton, en ne se divisant que tous les 4-5 jours, "végétait" dans les eaux oligotrophes.

d) Cette découverte devait être corroborée par toute une série d'observations tendant à montrer que le phytoplancton des eaux du large était très actif : TIJSSSEN (1979), dans les eaux de la couche homogène du courant Nord équatorial a pu montrer, grâce des mesures nombreuses et précises, que la teneur en oxygène augmentait de 0,3 à 0,6 % entre le matin et le soir, ce qui, converti en carbone, correspond à des valeurs de production primaire comprise entre 550 et 1100 $\text{mgC m}^{-2}\text{j}^{-1}$.

De même, LE BOUTEILLER et HERBLAND (1982 a et b) ont mesuré des variations nycthérales de grande amplitude dans la zone euphotique oligotrophe de la divergence équatoriale de l'Atlantique oriental : le taux de croissance calculé était de l'ordre d'un doublement par jour et comme la biomasse du phytoplancton n'augmentait pas d'un jour à l'autre ils en

concluaient que le zooplancton consommait toute la biomasse végétale au fur et à mesure de sa production.

Les observations et les découvertes précédentes concernent exclusivement le taux de croissance du phytoplancton. Elles n'impliquent pas nécessairement que la production exportable du système est plus élevée. En effet, rien n'empêche d'imaginer, du moins en théorie, qu'une biomasse phytoplanctonique double, triple ou quadruple entre le matin et le soir et que cette biomasse soit continuellement broutée (surtout la nuit) par un zooplancton lui aussi très actif qui, via l'excrétion, fournirait au "phytoplancton du lendemain", les sels nutritifs nécessaires à sa très forte croissance. Seulement, d'un point de vue halieutique, ce système très actif est stérile, puisqu'en quelque sorte la production se "mord la queue".

Les découvertes énumérées plus haut ont donc seulement invalidé le principe implicite que l'absence de sels nutritifs était le signe d'un faible renouvellement de la biomasse phytoplanctonique.

Celles que nous allons brièvement évoquer ci-dessous sont plus embarrassantes car elles concernent ce que les biologistes appellent la "production nouvelle".

Comme son nom l'indique, la production nouvelle tire sa matière d'éléments exogènes au système. Si le système est en équilibre il peut exporter une quantité équivalente à ce qui a été importé (EPPLEY et PETERSON, 1979). Or, en dehors de zones géographiquement limitées (upwellings, fronts) où la pêche peut représenter une source d'exportation non négligeable, la quasi-totalité de l'exportation est due à la sédimentation des particules qui quittent à jamais la zone euphotique.

Toute la matière organique qui sédimente se minéralise progressivement en consommant de l'oxygène. Il est donc théoriquement possible en mesurant l'oxygène consommé et en appliquant des relations stochiométriques, d'accéder à la production nouvelle. Ce calcul suppose que les entrées et les sorties latérales de matière organique particulaire sont égales, voire nulles, ce qui est rarement vrai. Cependant, dans le cas particulier de certains grands "gyres" comme celui de la mer des Sargasses, réputée pour son oligotrophie, l'hypothèse n'est pas déraisonnable. JENKINS (1982) a donc pu, en combinant les mesures classiques d'UAO (Utilisation Apparente de l'Oxygène) et une méthode originale de datation des eaux (rapport tritium/hélium 3), estimer un flux de consommation d'oxygène dans la couche aphotique correspondant à l'oxydation de la matière organique produite dans la zone euphotique. Et ce

fut la surprise ! La production nouvelle était de l'ordre de grandeur de la production primaire obtenue par la méthode au ^{14}C , c'est-à-dire, de la production primaire totale. Or classiquement, dans ces eaux oligotrophes, la production nouvelle ne représente que 10 % de la production totale. Que fallait-il remettre en cause ? la valeur de la production primaire totale ou la proportion de la production nouvelle, c'est-à-dire le type de fonctionnement de l'écosystème ?

Dans un même ordre d'idée, SHULENBERGER et REID (1981) ont contesté les anciennes valeurs de la production primaire dans le Pacifique central nord. A partir des accumulations saisonnières d'oxygène, produit de la photosynthèse ne pouvant s'échapper à cause de la présence d'une thermocline, ces auteurs ont calculé que la production primaire pourrait être sous estimée d'un facteur 4 !

3/ Vers la réconciliation et un nouveau paradigme.

Ces deux dernières approches (consommation d'oxygène dans la zone aphotique et production dans la zone euphotique) présentent la même caractéristique, celle de s'appliquer à des grandes zones et sur des longues durées et par conséquent d'intégrer la variabilité à petite échelle. Cette variabilité n'est pas prise en compte avec la méthode classique (quelques heures d'incubation en un point donné) et cette différence pourrait expliquer une partie des écarts entre les deux méthodes. En effet, les enrichissements transitoires et localisés seront intégrés dans le premier cas alors qu'ils ne seront pas pris en compte dans le second, puisque la probabilité de "tomber" sur de tels événements au moment de la mesure, est faible.

Les images satellitaires de la couleur de la mer obtenues avec le capteur CZCS, embarqué sur le satellite Nimbus 7, ont révélé une hétérogénéité spatiale et une variabilité temporelle surprenantes, même pour les régions réputées oligotrophes. La vision globale de l'océan à partir des satellites valide ainsi certaines observations qui paraissaient suspectes comme les "cheminées" de nitrate et de phosphate trouvées au milieu d'une radiale où la couche homogène est complètement épuisée en sels nutritifs. L'océan du large ne serait donc pas un espace monotone mais au contraire il serait formé d'une "mosaïque" de zones aux caractéristiques écologiques différentes. L'utilisation de ces sels nutritifs par le phytoplancton a pour conséquence d'augmenter la production nouvelle c'est-à-dire la production

exportable. A grande échelle, il se pourrait donc que le taux de production nouvelle soit plus élevé que ce qu'on pensait, ce qui aurait pour conséquence de rapprocher les estimations contradictoires des deux approches citées plus haut.

D'un point de vue méthodologique, il apparaît désormais acquis qu'en prenant certaines précautions pour minimiser la toxicité des métaux traces, la méthode au ^{14}C conduit à des valeurs de production plus élevées que par le passé : $0,5 \text{ gC m}^{-2}\text{j}^{-1}$ pour les eaux les plus oligotrophes de la planète serait une valeur acceptable (c'est une valeur 2 à 3 fois plus élevée que les valeurs historiques).

De même, on sait aujourd'hui que le phytoplancton des eaux oligotrophes est très différent de celui des eaux riches : un nouveau vocable a été inventé pour le désigner : c'est le picoplancton ($< 2 \mu\text{m}$). Il est prépondérant dans les eaux stratifiées de l'océan du large (HERBLAND *et al.*, 1985 ; RAIMBAULT *et al.*, 1988). Il est constitué de cyanobactéries qui dominent dans la couche homogène oligotrophe tandis que dans la nitracline, au niveau du maximum profond de chlorophylle, ce sont les micro-algues eucaryotes (flagellés et autres) et les toute nouvelles "prochlorophytes" porteuses de chlorophylle b qui se partageraient l'essentiel de la biomasse (CHISHOLM *et al.*, 1988).

Enfin, ce que nous appelons "oligotrophie" est fixé par les capacités analytiques du moment. GARSIDE (1982) par une technique fluorimétrique a pu mettre en évidence des gradients de nitrate entre le haut et le bas d'une zone euphotique là où la technique traditionnelle d'analyse des nitrates ne décelait rien. Des nouveaux raffinements de l'analyse au Technicon permettent aujourd'hui d'abaisser la limite de détection et ainsi de mesurer des consommations de nitrate par le phytoplancton à des concentrations nanomolaires (OUDOT et MONTEL, 1988 ; RAIMBAULT *et al.*, 1989). Ces techniques contribuent à mettre en évidence la capacité du phytoplancton à assimiler le nitrate à de très faibles concentrations. La part potentielle de la production nouvelle dans les eaux oligotrophes va donc augmenter, ce qui, encore une fois, va dans le sens d'une réconciliation des estimations contradictoires de la production primaire dans les eaux oligotrophes.

Conclusion

Après une période de crise où les valeurs de production primaire annoncées dans les eaux oligotrophes tendaient à s'accroître vertigineusement (n'a-t-on pas annoncé un facteur 100 de sous-estimation !) il semble que le balancier revienne aujourd'hui à une nouvelle position d'équilibre, se traduisant par des estimations plus raisonnables. Le système oligotrophe n'est pas le désert biologique que l'on imaginait il y a trente ans : du phytoplancton très petit (indétectable en microscopie traditionnelle) capable de taux de croissance élevés, et parfaitement adapté aux conditions de lumière et de sels nutritifs ambiants se développe dans ces eaux. Il exploite avec efficacité tous les enrichissements transitoires de faible intensité, ce qui a pour conséquence d'augmenter la production nouvelle et ce qui permet l'entretien d'un réseau trophique dynamique où le microzooplancton serait le principal consommateur du picoplancton.

Comment le thon survit-il dans un tel environnement ? C'est une question qui n'entre pas dans le cadre de cet exposé. Mais ce qu'on peut dire, sans grand risque de se tromper, c'est que l'océan du large stratifié est hétérogène dans l'espace et variable dans le temps. On peut émettre l'hypothèse que les thons, au hasard (ou au déterminisme ?) de leurs déplacements rencontrent des zones plus riches en nourriture, zones que l'on pourrait qualifier "d'oasis" pour prolonger la métaphore du désert biologique.

Cette hypothèse est largement confortée par la contemplation de la magnifique carte des "paturages de la mer" réalisée par le *National Geographic Magazine*, (1988) à partir de la compilation de 20 000 images de CZCS. Même si cette carte est fautive, même si elle n'est qu'une moyenne grossière, l'impression qui se dégage est celle d'hétérogénéité et de complexité. Le thon ne doit guère éprouver de difficultés à trouver de la nourriture en quantité suffisante dans un tel entrelacs d'isolignes ... et nous sommes bien loin de la simplicité évoquée par STEEMANN-NIELSEN en 1955 !

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CHISHOLM S.W., OLSON F.J., ZETTLER E.R., GOERICKE R. WATERBURY J.B. and WELSCHMEYER N.A., 1988. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, 334 : 340-343.
- EPPLEY R.W. and PETERSON B.J., 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, 282 : 677-680.
- FITZWATER S.E., KNAUER G.A. and MARTIN J.H., 1982. Metal contamination and its effects on primary production measurements. *Limnol. Ocean.*, 27 : 544-551.
- GARSDALE C., 1982. A chemiluminescent technique for the determination of nanomolar concentrations of nitrate and nitrite in seawater. *Mar. Chem.*, 11 : 159-167.
- GIESKES W.W.C., KRAAY G.W., and BAARS M.A., 1979. Current ¹⁴C methods for measuring primary production - gross underestimates in oceanic waters. *Neth. J. Sea. Res.*, 13 : 58-78.
- GOLDMAN J.C., MC CARTHY J.J. and PEAVEY D.G., 1979. Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. *Nature*, 279 : 210-215.
- HERBLAND A., LE BOUTEILLER A., and RAIMBAULT P., 1985. Size structure of phytoplankton in the Equatorial Atlantic Ocean. *Deep Sea Res.* : 32 (7) : 819-836.
- JENKINS W.J., 1982. Oxygen utilisation rates in N. Atlantic subtropical gyre and primary production in oligotrophic systems. *Nature*, 300 : 246-248.
- LE BOUTEILLER A., HERBLAND A., 1982a. Synthèse de chlorophylle et production primaire : 13 jours de mesure *in situ* en un point fixe de l'Atlantique Equatorial. *Actualités de Biochimie Marine, CNEXO Actas Colloq.*, 14 : 97-122.
- LE BOUTEILLER A., HERBLAND A., 1982b. Diel variation of chlorophyll a as evidenced from a 13 day-long station in the Equatorial Atlantic Ocean. *Oceanogr. Acta*, 5 : 433-441
- National Geographic Society*, 1988. Endangered Earth. Produced by the Cartographic Division of the N.G.S., W.E. GARRET Ed.

- OU DOT C. et MONTEL Y., 1988. A light sensitivity method for the determinations of nanomolar concentrations of nitrate and nitrite in sea water with a Technicon autoanalyser II. *Mar. Chem.*, 24 : 239-252.
- RAIMBAULT P., TAUPIER-LEPAGE I., and RODIER M., 1988. Vertical size distribution of phytoplankton in the western Mediterranean Sea during early summer. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 45 : 153-158.
- RAIMBAULT P., SLAWICK G., COSTE B. and FRY B., 1989. On the feasibility of using an automated colorimetric procedure for the determination of seawater nitrate in the 0-100 nm range : exemples from field and culture work. *Mar. Biol.* (sous presse).
- SHULENBERGER E. and REID J.L., 1981. The Pacific shallow oxygen maximum, deep chlorophyll maximum and primary productivity, reconsidered. *Deep Sea Res.*, 28 : 901-919
- SIEBURTH J. MCN, 1977. International Helgoland Symposium : Conveners report on the informal session on biomass and productivity of micro-organisms in planktonic ecosystems. *Helgo. Wiss. Meer.*, 30 : 697-704.
- SOROKIN Y.L., 1971. Bacterial components of oceanic ecosystems. *Mar. Biol.*, 11 : 101-105.
- STEEHMANN NIELSEN E., 1955. Production of organic matter in the oceans, 1955. *J. Mar. Res.*, 4 : 374-386.
- TIJSEN S.B., 1979. Diurnal oxygen rhythm and primary production in the mixed layer of the Atlantic ocean at 20°N. *Neth. J. Sea Res.*, 13 : 79-84.
- WILLIAMS P.J.le B., 1989. A serious contamination problem from a Niskin Sampler encountered during plankton productivity studies. *Limnol. Ocean.* (sous presse).