

# Production primaire dans les eaux de surface de la Méditerranée occidentale. Calcul de la production journalière

*Primary production in surface waters of the western Mediterranean sea.  
Calculation of daily production*

Thierry Moutin\*, Patrick Raimbault, Jean-Christophe Poggiale

Laboratoire d'océanographie et de biogéochimie, Centre d'océanologie de Marseille, case 901, campus de Luminy, 13288 Marseille cedex 09, France

(Soumise le 23 octobre 1998; acceptée le 16 avril 1999)

Note présentée par Lucien Laubier

**Abstract** — We have found a relationship between the net absorption of carbon at time  $t$  divided by the net absorption of carbon in 24 h ( $A_{N(t)}/A_{N(24)}$ ) and the incubation duration after sunrise, in surface waters of the western Mediterranean sea. This ratio is quite similar whatever the sample location, the sample depth and the 24-h net-absorption level. Considering this result, we have established a correction factor which may be used to convert primary production rates obtained from incubation durations  $\leq 24$  h to daily rates (24 h dawn-to-dawn). © Académie des Sciences / Elsevier, Paris

phytoplankton / primary production / Mediterranean sea /  $^{14}\text{C}$

**Résumé** — Une relation entre l'absorption nette de carbone mesurée à un temps  $t$  divisée par l'absorption nette en 24 h ( $A_{N(t)}/A_{N(24)}$ ) et la durée d'incubation après le lever du soleil a été trouvée dans des eaux de surface de Méditerranée occidentale. Ce rapport est quasiment identique quels que soient le lieu d'échantillonnage, la profondeur et la valeur de l'absorption nette en 24 h. Cette relation permet d'établir un facteur de correction qui peut être utilisé pour calculer les taux de production primaire journaliers (24 h, aube à aube) à partir des taux obtenus pour des durées d'incubation  $\leq 24$  h. © Académie des Sciences / Elsevier, Paris

phytoplankton / production primaire / mer Méditerranée /  $^{14}\text{C}$

## Abriged version

Carbon assimilation by phytoplankton or primary production in the ocean is an important variable for assessing the global carbon cycle and thus for evaluating the impact of the anthropic  $\text{CO}_2$  input on climate change. Although it is now generally believed that the  $^{14}\text{C}$  method gives a good approximation of the rate of primary production, one significant problem remains when primary production estimates on a global scale are needed: how to take into account the large

variety of incubation durations used during a cruise or by different authors? Considering the JGOFS recommendation, i.e. 24-h incubations, we have established a correction factor which may be used to normalize primary production rates obtained from incubation durations  $\leq 24$  h, in a given region at a given moment, to daily rates (24 h, dawn-to-dawn).

This work was performed in the western Mediterranean sea during cruises in summer 1997, winter and spring 1998 aboard the R/V *Le Suroît*, *Téthys* and *L'Atalante*. Two-litre samples were obtained with 12-L Niskin bottles with silicone

\* Correspondance et tirés à part : moutin@com.univ-mrs.fr

rubber closures and tubing that had been carefully checked to avoid introducing toxic metals during sampling. Each sample was collected before sunrise, inoculated with the  $^{14}\text{C}$  working solution just before sunrise, and then incubated on deck at temperature and irradiance corresponding to the depth of collection. Following sunrise, 250-mL subsamples were filtered on GF/F filters at regular time intervals to measure net absorption ( $A_N$  mgC  $\text{m}^{-3}$ ). Calculations of primary production rates were performed according to the experimental protocol recommended by JGOFS (1988).

Data from the time series experiments indicated great variations in the  $A_{N(24^*)}$  values. However the net carbon absorption ratio ( $A_{N(t_i)}/A_{N(24^*)}$ ) versus the incubation duration ( $t_i$ ) maintains a constant value and seems to be independent of depth and the 24-h net-absorption level.

Considering that net carbon absorption is the difference between gross absorption  $A_G(t_i)$  and loss ( $L(t_i)$ ), a model was developed to determine the net absorption ratio as a function of incubation time (starting time, duration). It was assumed 1) that the kinetics of the normalized gross absorption is well represented by a function of the solar day duration and 2)

that the loss term is proportional to the net absorption and the incubation time.

Experimental points fitted well the  $A_{N(t_i)}/A_{N(24^*)}$  versus  $t_i$  relationship obtained from the model. A conversion factor ( $\tau$ ) was defined as  $A_N(T_i;T)/A_N(24^*)$ , ( $T_i$ : starting time of the incubation since dawn;  $T$ : incubation duration).

Dark absorption was generally low and the ratio of net absorption versus net absorption in 24 h in black bottles versus incubation duration was shown to follow a linear relationship. Primary production (24 h, dawn-to-dawn) taking into account dark absorption may be obtained from  $\leq$  24-h measurements using:

$$\text{PP dawn-to-dawn (mgC m}^{-3}\text{)} = A_N(T_i; T)/\tau(T_i; T) - (A_{N\text{black}}(T)/T)*24$$

The net carbon absorption ratio ( $A_{N(t_i)}/A_{N(24^*)}$ ) versus the incubation duration ( $t_i$ ) relationship seems to be independent of depth and of the 24-h net-absorption level in surface waters of the western Mediterranean sea. Thus, it was possible to normalize primary production rates obtained from incubation durations  $\leq$  24 h, in a given region at a given moment, to daily rates (24 h, dawn-to-dawn).

## 1. Introduction

L'absorption de carbone minéral par le phytoplancton (la production primaire) dans les océans est une variable importante au centre du débat sur le rôle du  $\text{CO}_2$  anthropique dans les changements climatiques. La méthode la plus utilisée pour quantifier cette production utilise le  $^{14}\text{C}$ : elle a été développée par Steemann-Nielsen [1] et améliorée par Fitzwater et al. [2]. Il est généralement admis que cette méthode donne une bonne approximation du taux de production primaire [3-8].

Selon Williams [9], la méthode au  $^{14}\text{C}$  mesure le taux net d'incorporation de  $^{14}\text{CO}_2$  à l'intérieur du matériel organique végétal à la lumière. Étant donné que le terme d'incorporation peut prêter à confusion en français, nous emploierons le terme d'absorption qui ne préjuge pas du devenir du carbone à l'intérieur des cellules phytoplanctoniques. L'absorption nette de  $^{14}\text{CO}_2$  par les algues ( $A_N$ ) correspond à la différence entre une absorption brute ( $A_G$ : flux d'entrée du traceur) et un terme de perte ( $L$ : flux de sortie du traceur) [10]:

$$A_N(t) = A_G(t) - L(t)$$

Étant donné que l'équilibre isotopique  $^{14}\text{CO}_2/\text{CO}_2$  est immédiat dans la phase liquide et qu'il peut être considéré comme invariable au cours de la durée d'incubation, le flux d'entrée de carbone est directement proportionnel au flux d'entrée du traceur. Ce flux peut être considéré comme l'absorption brute de carbone minéral à la lumière par la photosynthèse.

Le flux de sortie  $L(t)$  représente des processus aussi différents que la respiration de  $^{14}\text{CO}_2$  ou l'excrétion de  $^{14}\text{C}$  organique dissous [11]. Cette perte de traceur ne permet

pas de quantifier directement le flux physiologique de carbone correspondant à la respiration et à l'excrétion car le mélange isotopique dans les organismes n'est pas immédiat.

Les recommandations JGOFS [12] pour la mesure de la production primaire sont d'effectuer des incubations de 24 h (aube à aube). Néanmoins, de nombreuses mesures de production sont réalisées en utilisant des temps d'incubation différents (journée, matin, après-midi, quelques heures aux alentours du midi solaire...).

Nous avons établi, à partir d'expériences de cinétique d'absorption de  $^{14}\text{C}$  par le phytoplancton marin, un facteur qui peut être utilisé pour calculer le taux de production primaire journalier (24 h, aube à aube) à partir de mesures obtenues pour une durée d'incubation inférieure ou égale à 24 h.

## 2. Matériel et méthodes

Les données ont été acquises lors de quatre campagnes océanographiques en Méditerranée occidentale (figure 1). Durant la période 21 juillet-3 août 1997, sept stations (A à G) ont été échantillonnées dans le bassin algérien (campagne Elisa à bord du N/O *Le Suroît*). Les autres données ont été acquises dans le golfe du Lion:

- le 10 décembre 1997 au cours d'une mission sur le site Sofi (Site d'observation fixe) à bord du N/O *Le Téthys* (station Sofi),

- le 13 avril 1998 au cours de la mission Moogli 1 (station Sofi) à bord du N/O *L'Atalante*,

- le 8 juin 1998 au cours de la mission Moogli 2 (station S) à bord du N/O *Le Suroît*.

L'eau de mer prélevée à différentes profondeurs à l'aide d'une rosette de bouteilles de 12 L est collectée dans des

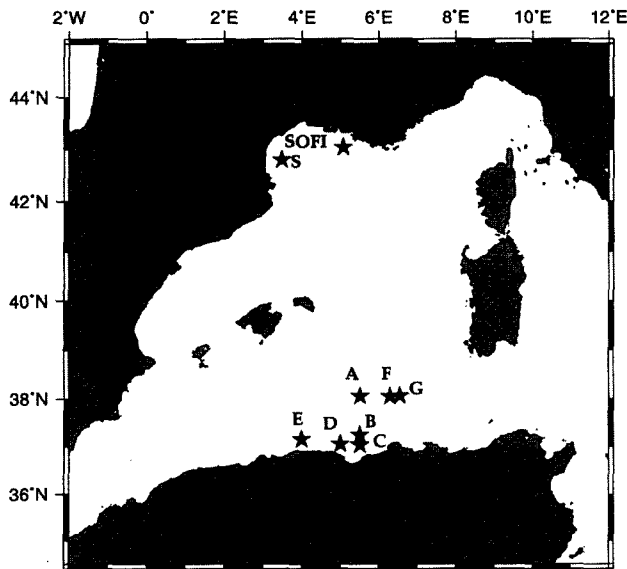


Figure 1. Localisation des stations d'étude en Méditerranée occidentale.

flacons d'incubation de 2 L en polycarbonate. L'ensemble du matériel utilisé a été préalablement nettoyé avec de l'acide chlorhydrique dilué à 10 % puis rincé avec de l'eau déionisée pour éviter l'introduction de métaux toxiques durant l'échantillonnage. Tous les échantillons ont été prélevés avant le lever du soleil, inoculés juste avant le lever du soleil ( $0,08 \mu\text{Ci mL}^{-1}$ ), et mis à incuber immédiatement sur le pont du navire à une température et à un niveau de lumière correspondant à la profondeur de prélèvement : par exemple 10 m (23 % de la lumière incidente) pour l'ensemble des sept stations étudiées dans le bassin algérien et 5, 20, 30, 50, 70 et 100 m pour le site Sofi correspondant respectivement aux niveaux de lumière 44, 23, 15, 11, 3 et 1 % de la lumière incidente. Au cours du temps, des aliquotes de 250 mL ont été prélevées et filtrées sur des filtres Whatman GF/F de diamètre 25 mm pour mesurer l'absorption nette ( $A_N$   $\text{mgC m}^{-3}$ ) de chaque échantillon en fonction de la durée d'incubation. Les filtres acidifiés avec 0,5 mL d'HCl 0.5 M ont été conservés à la température ambiante. Le comptage a été réalisé au laboratoire après ajout de 10 mL de scintillant Ultimagold MV à l'aide d'un scintillateur Packard 2100 TR.

La manipulation a été réalisée en respectant strictement le protocole expérimental recommandé par JGOFS (1988) pour la mesure de la production primaire. Pour une expérience dite « de début d'incubation différé », l'inoculation et la mise en incubation ont été réalisées à différents temps après le lever du soleil (station S, 8 juin 1998).

Le Par (*Photosynthetic available radiation*) a été mesuré à l'aide d'un LI-Cor (LI-192SA) muni d'un capteur sphérique (193SA) installé dans un bac d'incubation pour la campagne Elisa. Le Par n'ayant pas significativement varié pendant la campagne, les moyennes par demi-heure des valeurs discrètes obtenues pendant les dix jours de cam-

pagne ont été calculées. Pour les stations dans le golfe du Lion, le PAR a été mesuré à la station marine d'Endoume (Marseille) à l'aide d'un capteur plan (192SA).

## 3. Résultats et discussion

### 3.1. Observations

Les absorptions nettes mesurées en 24 h ( $A_{N(24^*)}$ ) varient de 0,79 à 2,22  $\text{mgC m}^{-3}$  pour le bassin algérien (figure 2a), de 0,03 à 1,57  $\text{mgC m}^{-3}$  pour le site Sofi en hiver (figure 2b) et de 0,50 à 5,07  $\text{mgC m}^{-3}$  pour le site Sofi au printemps (figure 2c). L'astérisque en indice signifie que les mesures ont été effectuées de l'aube à l'aube du jour suivant. Les variations sont d'un facteur 3 pour les sept stations étudiées dans le bassin algérien correspondant à la même profondeur échantillonnée (10 m), et d'un facteur environ 50 sur l'ensemble des profondeurs échantillonnées sur le site Sofi.

Les figures 2d, 2e et 2f représentent le rapport  $A_{N(t)}/A_{N(24^*)}$  (l'absorption nette au temps  $t$  divisée par l'absorption nette mesurée en 24 h aube à aube), en fonction du temps d'incubation à partir du lever du jour pour l'ensemble des expériences réalisées. Quelle que soit la station étudiée dans le bassin algérien ou la profondeur échantillonnée sur le site Sofi, le rapport  $A_{N(t)}/A_{N(24^*)}$  en fonction de la durée d'incubation apparaît relativement constant. Cela à l'exception de l'échantillon prélevé à 100 m sur le site Sofi (1 % de lumière) : les mesures à ce niveau sont très proches de la limite de sensibilité de la méthode (figure 2b).

### 3.2. Modélisation

Le taux de photosynthèse des populations naturelles de phytoplancton (P), correspondant à une vitesse d'assimilation de carbone, est généralement estimé avec le modèle de Jassby et Platt [13, 14]. Ce modèle a été choisi simplement sur la base de son bon ajustement avec les observations et Kirk [15] propose d'utiliser le modèle suivant, initialement proposé par Webb, Newton et Starr [16] :

$$P = P_m (1 - e^{-\alpha E_d / P_m}) \quad (1)$$

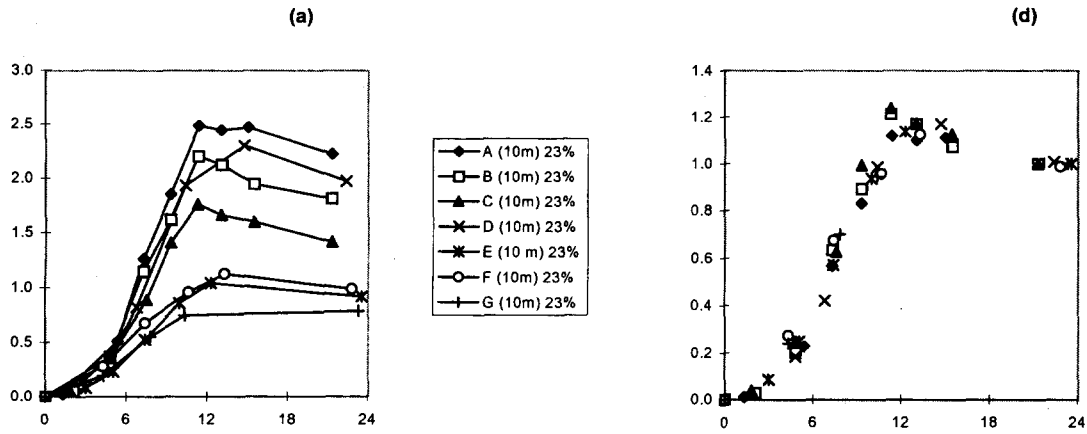
avec P : taux de photosynthèse horaire ( $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ),  $P_m$  : taux de photosynthèse maximum ( $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ),  $E_d$  : éclairage ( $\mu\text{Ein m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $\alpha$  : taux de photosynthèse limitée par la lumière ( $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1} (\mu\text{Ein m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$ ).

Peterson et al. [17] ont montré que ce modèle décrivait correctement les courbes P versus  $E_d$  pour une grande variété de systèmes phytoplanctoniques et Kirk [15] montre que cette expression, ou la suivante, est rationnelle en termes de mécanisme photosynthétique :

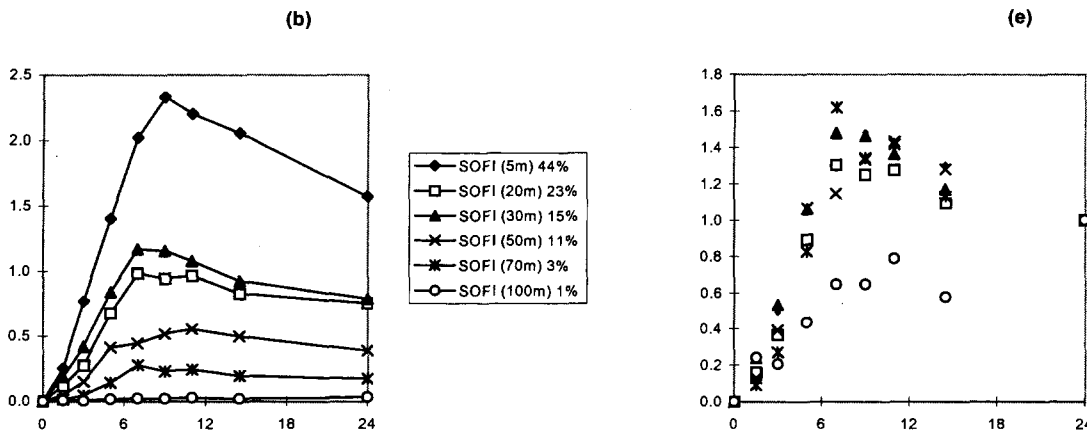
$$P = P_m (1 - e^{-E_d / E_k}) \quad (2)$$

avec  $E_k$  : paramètre de saturation de la photosynthèse ( $\mu\text{Ein m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),  $P_m / \alpha = E_k$ .

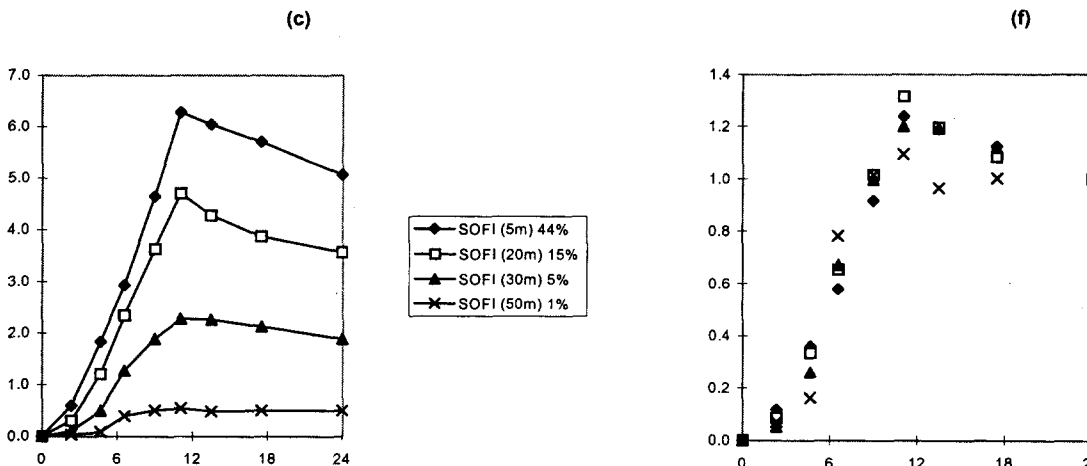
Bassin Algérien, été 1997



Golfe du Lion, hiver 1997



Golfe du Lion, printemps 1998



$A_N(t_i)$  (mgC m<sup>-3</sup>) versus  $t_i$

$A_N(t_i)/A_N(24^*)$  versus  $t_i$

Figure 2.  $A_N(t_i)$  et  $A_N(t_i)/A_N(24^*)$  en fonction du temps d'incubation à partir du lever du soleil ( $t_i$ ).

L'éclairement au cours de la journée peut être calculé approximativement avec la formule et les relations suivantes [15] :

$$\begin{aligned} E_d(t) &= E_m \sin(\pi t/N) \quad \text{si } t < N \\ E_d(t) &= 0 \quad \text{si } t \geq N \end{aligned} \quad (3)$$

$E_m$  est l'éclairement au midi solaire et la durée du jour ( $N$ ) peut être calculée en fonction de la latitude ( $\gamma$ ) et de la déclinaison du soleil ( $\delta$ ) selon :  $N = 0,133 \arcsin(-\tan \gamma \tan \delta)$ . La déclinaison du soleil peut être obtenue avec la relation donnée par Spencer [18] :  $\delta = 0,39637 - 22,9133 \cos \Psi + 4,02543 \sin \Psi - 0,3872 \cos 2\Psi + 0,052 \sin 2\Psi$  où  $\Psi$  est la date exprimée en angle ( $\Psi = 360d/365$  ;  $d$  : jour julien).

La figure 3 représente les valeurs de l'éclairement normalisé ( $E_d^n(t) = E_d(t)/E_m$ ), calculées selon le modèle présenté ci-dessus, obtenues avec le modèle 6S (LPCM Villefranche) et mesurées ( $E_d^n(t) = \text{Par}/\text{PAR}_M$ ). Les courbes obtenues avec les deux modèles sont proches. La différence entre les valeurs mesurées et les deux modèles dans le bassin algérien sont essentiellement à mettre en relation avec les contraintes expérimentales (incubation à bord dans un bac). Cette différence est particulièrement importante au moment du lever du soleil. Elle n'existe pas sur les figures 3b et 3c puisque le Par a été mesuré à la station marine d'Endoume.

La vitesse d'absorption brute normalisée a été représentée par la fonction suivante :

$$\frac{dA_G^n(\text{Mod}(t,24))}{dt} = \frac{P_m(1 - e^{E_d^n(\text{Mod}(t,24))/E_k^n})}{P_m} \quad (4)$$

avec  $t$  : temps à partir du lever du soleil (h),  $P_m$  ( $\text{mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$ ) : taux de photosynthèse maximum.

Ce paramètre prend en compte l'ensemble des effets des variables telles que la concentration de la biomasse chlorophyllienne, la température, l'éclairement maximum et la disponibilité en sels nutritifs essentiellement.

$E_d^n$  : éclairement normalisé  $E_d^n(t) = E_d(t)/E_m$ ,  $E_k^n$  : paramètre de saturation de la photosynthèse normalisé (sans dimension).

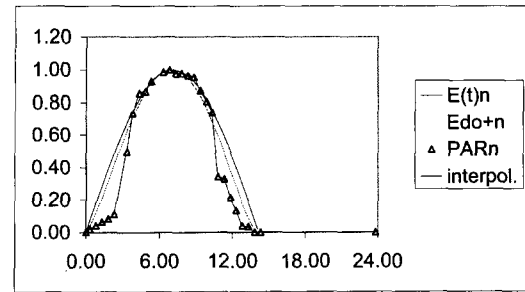
L'absorption brute normalisée est ainsi obtenue :

$$A_G^n(t_i) = \int_{T_i}^{T_f} \frac{dA_G^n(\text{Mod}(t,24))}{dt} dt \quad (5)$$

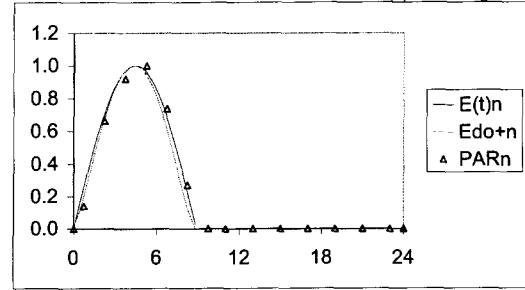
avec  $t$  : temps par rapport au lever du soleil (h),  
 $t_i$  : temps par rapport au début de l'incubation (h),  
 $T_i$  : temps correspondant au début de l'incubation par rapport au lever du soleil (h),  
 $T$  : durée de l'incubation (h),  $T_f = T_i + T$ .

Nous avons considéré que le flux de perte  $L(t)$  était proportionnel à l'absorption nette et à la durée de l'incubation, hypothèse simple proposée par Mingelbier et al. [10].

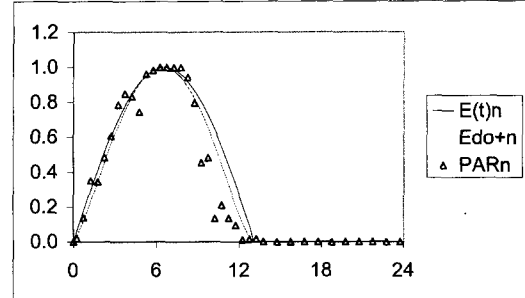
$$L(t_i) = kA_N(t_i) t_i \Gamma \quad (6)$$



(a) Bassin Algérien, été 1997



(b) Golfe du Lion, hiver 1997



(c) Golfe du Lion, printemps 1998

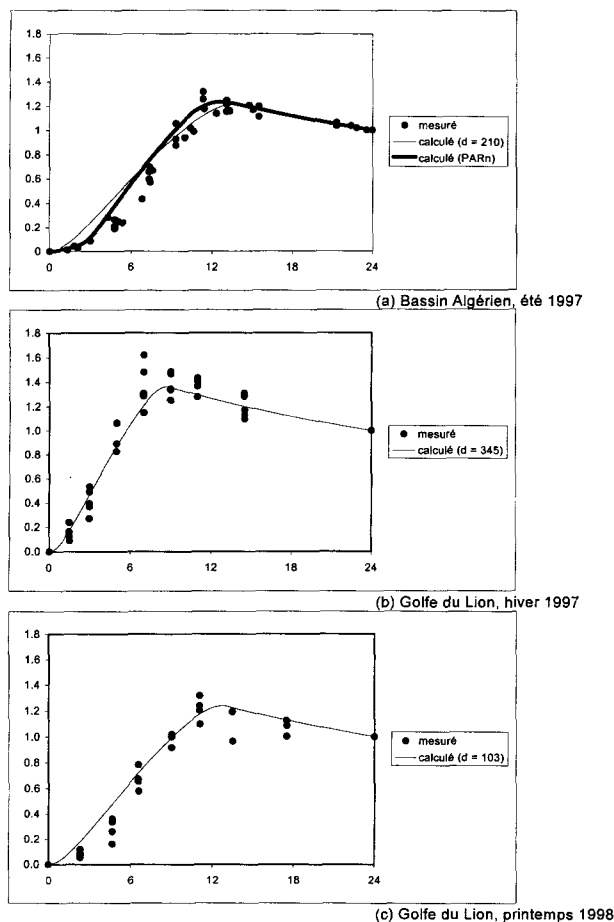
**Figure 3.** Éclairement normalisé à la surface de l'eau versus  $t_p$ , valeurs obtenues : 1<sup>o</sup> en considérant uniquement la durée du jour avec le modèle sinusoidal ( $E_d^n(t)$ ), 2<sup>o</sup> à partir du modèle 6S ( $E_d^n + \eta$ ), 3<sup>o</sup> à partir de mesures in situ ( $\text{Par}_n$ ).

Le terme  $k$  est un coefficient de perte. Le terme  $\Gamma$  permet d'ajuster ce coefficient de perte dans la mesure où le début de l'incubation est différent de l'aube.  $\Gamma = 1$  si l'incubation commence à l'aube. Si l'incubation commence durant le jour solaire ( $T_i < N$ ) :  $\Gamma = N/2 / (T_i + N/2)$ , sinon les pertes de traceurs ne commencent qu'à partir du moment où les algues peuvent absorber du  $^{14}\text{C}$  : si  $t_i \leq 24 - T_i$ ,  $\Gamma = 0$  sinon  $\Gamma = [t_i - (24 - T_i)]/t_i$

Finalement, l'absorption nette normalisée est égale à :

$$A_N^n(t_i) = A_G^n(t_i) - L^n(t_i) = \int_{T_i}^{T_f} \frac{dA_G^n(\text{Mod}(t,24))}{dt} \frac{1}{1 + kt_i \Gamma} dt \quad (7)$$

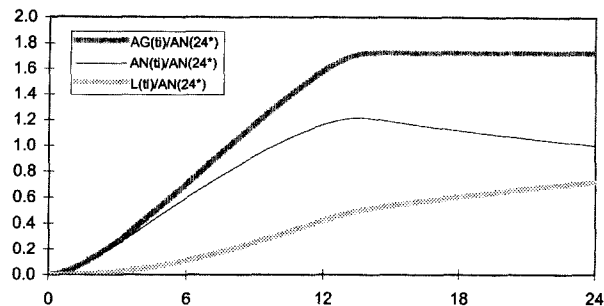
Les résultats du modèle ainsi que les points expérimentaux correspondant aux expériences de cinétiques (Elisa, juillet 1997 et Sofi, décembre 1997 et avril 1998) sont présentés sur la figure 4. Les fonctions  $A_N^n(t_i) / A_N^n(24^*)$  en fonction de  $t_i$  ont été calculées pour les dates et latitudes des stations étudiées qui correspondent à des



**Figure 4.**  $A_N(t_i)/A_N(24^*)$  en fonction de  $t_i$ : points expérimentaux et courbes obtenues à l'aide du modèle (sur la figure 4a,  $A_N(t_i)/A_N(24^*)$  vs  $t_i$  déterminé à partir des valeurs de  $Par_n$  mesurées à également été représenté).

durées de jour respectivement égales à 14 h 05, 9 h et 13 h 20. L'intégration a été réalisée avec un pas de temps égal à 0,1 h. Les deux paramètres relatifs à l'absorption brute et au terme de perte permettant les meilleurs ajustements sont respectivement  $E_k^n = 0,4$  et  $k = 0,03$ .

Malgré les différences de communautés phytoplanctoniques que l'on peut supposer entre les différentes saisons et les différents lieux échantillonnés, il semble que la proportion de carbone assimilé par rapport à ce que les algues pourront assimiler en 24 h est une constante ne dépendant que du temps d'incubation (heure de début, durée) et de la durée du jour solaire. La figure 4a présente également le résultat du modèle obtenu en utilisant les données mesurées de  $Par_n$  (figure 3a). Les valeurs manquantes de PAR ont été linéairement interpolées par la méthode des moindres carrés pour le calcul. Dans le résultat du modèle noté ( $Par_n$ ),  $A_N(t_i)$  et  $A_N(24^*)$  sont calculées avec le  $Par_n$  mesuré. Il semble donc que la différence entre le modèle et les observations au moment du lever du soleil est à mettre en relation avec les différences d'éclairement mesuré dans le bac à incubation et



**Figure 5.** Courbes représentant l'absorption brute, l'absorption nette et les pertes, normalisées par rapport à l'absorption nette en 24 h aube à aube ( $A_N(24^*)$ ).

obtenu par le calcul. Cette différence est essentiellement liée aux contraintes expérimentales d'incubation sur le pont du navire et n'existerait donc pas dans le cas d'incubation in situ. Si  $A_N(t_i)$  est calculée avec le  $Par_n$  mesuré et  $A_N(24^*)$  avec l'éclairement déterminé à partir de la durée du jour (équation 3), la sous-estimation de la production primaire (24 h) mesurée dans le bac est de 19 %. Le choix des valeurs des deux paramètres  $E_k^n$  et  $k$  n'est pas à mettre en doute du fait de la moins bonne adéquation du modèle avec les valeurs observées en début de jour.

La fonction mathématique  $A_N(t_i)/A_N(24^*)$  ( $A_N(t_i)$  a une constante près) est la différence entre deux fonctions simples  $A_G(t_i)/A_N(24^*)$  et  $L(t_i)/A_N(24^*)$  qui sont représentées sur la figure 5 pour les expériences réalisées au cours de la mission Elisa. D'après notre modèle, le taux de perte du traceur est relativement important et représente de l'ordre de 40 % de l'absorption brute en 24 h.

### 3.3. Expérience de début d'incubation différé

La figure 6 présentent les résultats d'une expérience de cinétique réalisée en faisant varier le temps de début d'incubation ( $T_i$ ). Les points expérimentaux et les courbes obtenues avec le modèle sont représentés.

Si le départ de l'incubation est l'aube, le modèle représente correctement l'évolution du rapport  $A_N(t_i)/A_N(24^*)$ . En revanche, même si l'allure des courbes est bien représentée, il existe des différences entre les valeurs mesurées en 24 h et les résultats du modèle pour les incubations différés.

### 3.4. Calcul de la production primaire de référence (24 h aube à aube)

Le rapport de l'absorption nette de carbone en fonction de la durée d'incubation semble indépendant de la valeur de l'absorption nette en 24 h et de la profondeur. Il est ainsi possible de définir le facteur  $\tau$  :

$$\tau(T_i; T) = \frac{A_N(T_i; T)}{A_N(24^*)} = \frac{A_N^n(T_i; T)}{A_N^n(24^*)} \quad (8)$$

où  $T = T_f - T_i$  ( $T_i$  et  $T_f$  correspondent aux temps d'incubation initial et final à partir du lever du soleil) et  $A_N(24^*)$

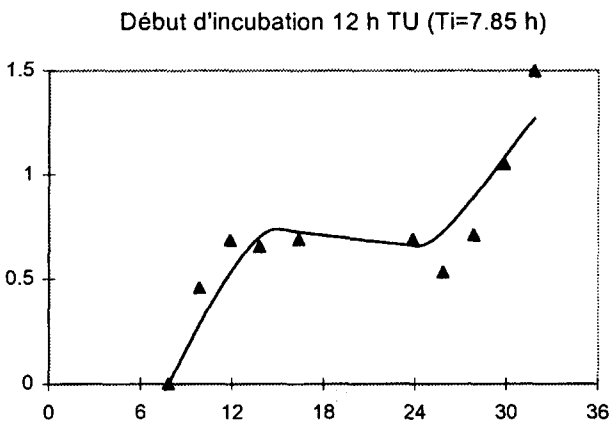
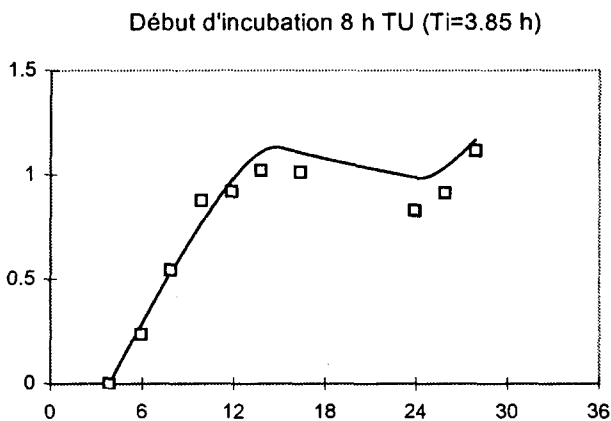
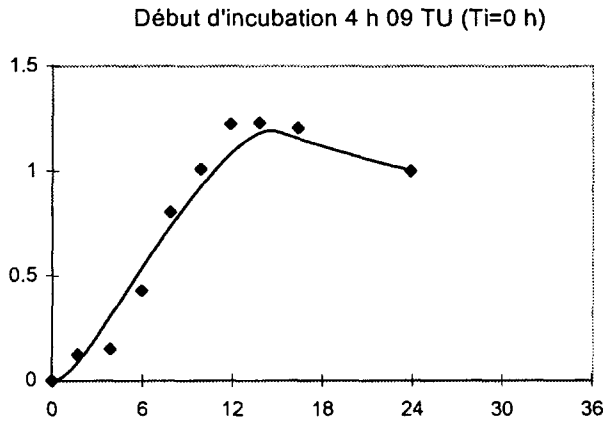


Figure 6.  $A_N(t)/A_N(24^*)$  en fonction de  $t$ : points expérimentaux et courbes calculées pour différents temps de début d'incubation (site S, juin 98).

correspond à l'absorption nette qui aurait été mesurée en 24 h de l'aube à l'aube dans des conditions normales d'éclairement. Cela permet de calculer le taux d'absorp-

Tableau I. Valeur du facteur  $\tau(T_i, T)$  en fonction du temps initial et de la durée de l'incubation pour trois exemples de durée du jour : 9 h, 12 h et 15 h.

Temps d'incubation / lever du soleil ( $T_i$ )	Durée (T)	$\tau(T_i, T)$		
		N = 9h	N = 12h	N = 15h
0	N/2 (matin)	0,74	0,72	0,70
N/2	N/2 (après midi)	0,81	0,79	0,77
0	N (jour solaire)	1,35	1,26	1,19
0	24 h	1,00	1,00	1,00
N/2	24 h	1,25	1,25	1,26
/NH	24 h	1,36	1,27	1,19
3N/2	24 h	1,23	1,12	1,03
N/2-2	4 h	0,88	0,67	0,54

tion journalier de référence ( $A_{N(24^*)}$ ) à partir de l'absorption nette  $\leq 24$  h mesurée ( $A_N(T_i, T)$ ).

Des exemples de valeurs de  $\tau$  pour des temps d'incubation généralement utilisés pour des mesures de production primaire sont données dans le tableau I. Les plus faibles valeurs d'accumulation de  $^{14}C$  pour des incubations de 24 h sont obtenues pour les incubations débutant au lever du soleil et les plus fortes pour les incubations débutant au coucher du soleil, comme le montrait également Mingelbier et al. [10]. Il est important de remarquer que la signification de la mesure sur 4 h autour du midi solaire dépend fortement de la durée du jour solaire.

La mesure simultanée dans un flacon à la lumière et dans un flacon mis à l'obscurité permet par différence d'obtenir le taux de production primaire selon le protocole JGOFS [12]. Les valeurs mesurées dans les flacons mis à l'obscurité en comparaison avec les valeurs mesurées dans les flacons à la lumière sont généralement très faibles : moyenne [ $A_{N_{noir}}(24^*)/A_N(24^*)$ ] = 0,05 (SD = 0,03) pour dix échantillons prélevés en surface. La compréhension de la mesure à l'obscurité n'est pas encore clairement établie [19-21]. La figure 7 indique néanmoins qu'il semble exister une relation linéaire entre le rapport  $A_{N_{noir}}(t)/A_{N_{noir}}(24^*)$  et la durée de l'incubation. La correc-

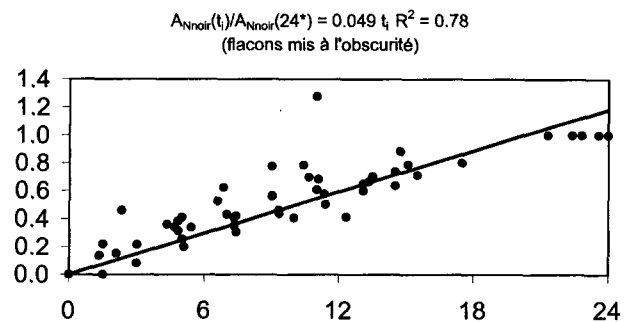


Figure 7.  $A_{N_{noir}}(t)/A_{N_{noir}}(24)$  versus  $t$ : points expérimentaux et régression linéaire forcée à l'origine.

**Tableau II.** Mesures in situ de  $A_N(0; T)$  et estimation à l'aide du modèle proposé de l'absorption nette et de la production primaire de référence (24 h, aube à aube) pour différentes durées d'incubation (T) depuis l'aube (golfe du Lion, station S, 08 juin 1998).

T (h)	$1/\tau$	$A_N(0; T)$ mesurée sur T (mgC m <sup>-3</sup> )	$A_N(24^*)$ estimée sur 24 h	$A_{N\text{noir}}(0; T)$ mesurée sur T (mgC m <sup>-3</sup> )	$A_{N\text{noir}}(24^*)$ estimée sur 24 h	Erreur (%)	PP (24*) estimée sur 24 h (mgC m <sup>-3</sup> )	Erreur (%)
3,9	3,34	1,42	4,73	0,04	0,24	10	4,49	51
5,9	1,92	4,04	7,77	0,06	0,25	14	7,51	18
7,9	1,35	7,57	10,23	0,08	0,24	10	9,98	9
9,9	1,08	9,50	10,26	0,11	0,26	18	10,00	9
11,9	0,92	11,52	10,60	0,17	0,34	55	10,26	12
13,8	0,85	11,58	9,84	0,14	0,24	11	9,60	4
16,4	0,87	11,35	9,88	0,19	0,28	27	9,60	4
23,9	1,00	9,42	9,42	0,22	0,22	1	9,20	0

tion à réaliser pour tenir compte de l'absorption à l'obscurité est donc une simple interpolation linéaire :

**PP aube à aube (mgC m<sup>-3</sup>) =**

$$A_N(T_i; T)/\tau(T_i; T) - (A_{N\text{noir}}(T)/T) * 24 \quad (9)$$

La production primaire (24 h, aube à aube) intégrée sur la profondeur (PPI, mgC m<sup>-2</sup>) peut être obtenue directement en remplaçant  $A_N(T_i; T)$  par l'absorption nette intégrée sur la colonne d'eau.

Le *tableau II* donne les résultats de mesures in situ de  $A_N(0; T)$  et d'estimations à l'aide du modèle proposé de l'absorption nette de référence ( $A_N(24^*)$ ) et de la production primaire (24 h, aube à aube) pour l'expérience réalisée dans le golfe du Lion à la station S en juin 1998 (échantillon prélevé à 5 m). Mis à part les valeurs obtenues en début d'incubation, l'erreur calculée sur l'estimation de la production primaire de référence (valeur absolue de (valeur estimée - valeur mesurée)/valeur mesurée \* 100) est voisine de 10 %. Cette erreur est maximale du fait des contraintes expérimentales dues à l'incubation en bac et devrait donc être inférieure dans le cas d'incubations in situ.

Une restriction évidente du modèle proposé est que la disponibilité du flux de lumière réellement utilisé par les algues au cours de la journée considérée change de manière importante par rapport à ce que l'on peut prévoir avec le modèle basé sur une estimation à partir de la durée du jour solaire. Il est nécessaire dans ce cas d'utiliser l'éclairement mesuré.

**Acknowledgments:** Les auteurs remercient G. Slawyk, ainsi que les deux arbitres anonymes pour leurs conseils dans la rédaction de cette note. Merci également à A. Bricaud et B. Gentili du LPCM Villefranche pour avoir mis à disposition le modèle 6S, et à J.C. Romano pour avoir transmis les données du Par mesurées à la station marine d'Endoume. Ce travail a été réalisé dans le cadre des programmes de recherche européen Mater/WP2 et français Pnoc.

## References

- [1] Steemann-Nielsen E., Measurement of the production of the organic matter in the sea by mean of carbon 14, *Nature* 167 (1951) 684-685.
- [2] Fitzwater S.E., Knauer G.A., Martin J.H., Metal contamination and its effect on primary production measurements, *Limnol. Oceanogr.* 27 (1982) 544-551.
- [3] Williams P.J., Le B., Raine R.C.T., Bryan J.R., Agreement between the <sup>14</sup>C and oxygen methods of measuring phytoplankton production: reassessment of the photosynthetic quotient, *Oceanol. Acta* 2 (1979) 411-416.

## 4. Conclusion

Le rapport d'absorption nette  $A_N(t)/A_N(24^*)$  en fonction du temps d'incubation ( $t_i$ ) semble être indépendant de la valeur de l'absorption nette en 24 h dans les eaux de surface de la mer Méditerranée occidentale, bien que des différences importantes de communautés phytoplanctoniques puissent être suspectées entre les différentes saisons et les différents lieux échantillonnés. À partir de ce constat, il est possible d'appliquer une procédure simple pour convertir les taux de production primaire obtenus pour une durée d'incubation  $\leq 24$  h en des taux de production journaliers, dans la mesure où le flux de lumière ne change pas de manière drastique au cours de la journée. Il suffit de connaître les trois caractéristiques expérimentales suivantes : l'heure de début et la durée de l'incubation ainsi que la durée du jour solaire (qui peut être obtenue en connaissant la position géographique du site étudié et la date). L'obtention de valeurs de production primaire de référence (24 h, aube à aube) devrait permettre la comparaison des nombreuses mesures de production primaire obtenues en Méditerranée avec des temps d'incubation différents.

Dans la mesure où les contraintes expérimentales ne permettent pas d'effectuer des incubations de 24 h (aube à aube) comme le recommande le protocole JGOFS, il semble possible d'effectuer des incubations de plus courtes durées.



- [4] Williams P.J., Le B., Heinemann K.R., Marra J., Purdie D.A., Comparison of  $^{14}\text{C}$  and  $\text{O}_2$  measurement of phytoplankton production in oligotrophic waters, *Nature* 305 (1983) 49–51.
- [5] Platt T., Primary productivity in the central North Pacific: comparison of oxygen and carbon fluxes, *Deep-Sea Res.* 31 (1984) 1311–1319.
- [6] Davies J.M., Williams P.J., Le B., Verification of  $^{14}\text{C}$  and  $\text{O}_2$  derived primary production using an enclosed ecosystem, *J. Plankton Res.* 6 (1984) 457–474.
- [7] Bender M., Grande K.D., Johnson K., Marra J., Williams P.J., Le B., Sieburth J., Pilson M., Langdon C., Hitchcock G., Orchardo J., Hunt C., Donaghay P., Heinemann K., A comparison of four methods for determining planktonic community production, *Limnol. Oceanogr.* 32 (1987) 1085–1097.
- [8] Grande K.D., Williams P.J., Le B., Marra J., Purdie D.A., Heinemann K., Eppley R.W., Bender M., Primary production in the North Pacific gyre, *Deep-Sea Res.* 36 (1989) 1621–1634.
- [9] Williams P.J., Le B., Chemical tracer methods for measuring plankton production, *ICES Mar. Sci. Symp.* 197 (1993) 20–36.
- [10] Mingelbier M., Klein B., Claereboudt M.R., Legendre L., Measurement of daily production using 24 h incubations with the  $^{14}\text{C}$  method: a caveat, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 113 (1994) 301–309.
- [11] Williams P.J., Le B., Lefèvre D., Algal  $^{14}\text{C}$  and total carbon metabolisms. 1. Models to account for the physiological processes of respiration and recycling, *J. Plankton Res.* 18 (1996) 1941–1959.
- [12] JGOFS, Core measurements protocols: report of the core measurement working group, JGOFS report n°6, Joint Global Ocean Flux Study, SCOR, 1988, pp. 1–40.
- [13] Jassby A.D., Platt T., Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.* 21 (1976) 540.
- [14] Bidigare R.R., Prézelin B., Smith R.C., Bio-optical models and the problems of scaling, in : Falkowski P.G., Woodhead A.D. (éds.), *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*, Plenum Press, New York, 1992, pp. 175–212.
- [15] Kirk J.T.O., *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*, Cambridge University Press, 2e édition, 1994, 509 p.
- [16] Webb W.L., Newton M., Starr D., Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model, *Oecologia* 17 (1974) 281–291.
- [17] Peterson D.H., Pery M.J., Bencala K.E., Talbot M.C., Phytoplankton productivity in relation to light intensity: a simple equation, *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 24 (1987) 813–832.
- [18] Spencer J.W., Fourier series representation of the position of the sun, *Search* 2 (1971) 172.
- [19] Sournia A., La production primaire planctonique en Méditerranée, Essai de mise à jour, Newsletter of cooperative investigations in the Mediterranean, Monaco 5 (1973) 1–127.
- [20] Li W.K.W., Irwin B.D., Dickie P.M., Dark fixation of  $^{14}\text{C}$ : variation related to biomass and productivity of phytoplankton and bacteria, *Limnol. Oceanogr.* 38 (1993) 483–494.
- [21] Banse K., On the dark bottle in the  $^{14}\text{C}$  method for measuring marine phytoplankton production, *ICES Mar. Sci. Symp.* 197 (1993) 132–140.